

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

Научные труды

ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

Выпуск 7

Йошкар-Ола
2015

УДК 630.574:(470.343)

ББК 43.4

Н 34

Научный редактор
Ю. П. Демаков, доктор биологических наук

Рецензенты:

Рубцов В. В., доктор биологических наук (Институт лесоведения РАН)
Чумаченко С. И., доктор биологических наук (Московский государственный университет леса)

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

Н 34 **Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага»**. Вып. 7. – Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2015. – 302 с.
ISBN 978-5-8158-1564-3

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 978-5-8158-1564-3

© Коллектив авторов, 2015
© ГПЗ «Большая Кокшага», 2015
© ФГБОУ ВПО «Поволжский государственный технологический университет», 2015

Scientific Papers
OF THE STATE NATURE RESERVE
«BOLSHAYA KOKSHAGA»

Issue 7

Yoshkar-Ola
2015

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

Reviewers:

Rubtsov V.V., Doctor of Biological Sci. (Institute of Forest Science, RAS)

Chumachenko S.I., Doctor of Biological Sci. (Moscow State Forest University)

Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». Issue. 7. – Yoshkar-Ola: Volga State University of Tehnology, 2015. – 302 p.
ISBN 978-5-8158-1564-3

ISBN 978-5-8158-1564-3

© Group of authors, 2015

© State Nature Reserve «Bolshaya
Kokshaga», 2015

© Volga State University of Tehnology, 2015

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	7
Исаев А. В., Шарафутдинов Р. Н. Почвы постоянных пробных площадей основных биогеоценозов заповедника	8
Демаков Ю. П., Исаев А. В., Таланцев В. И. Вариабельность содержания зольных элементов в напочвенном покрове и верхнем слое почвы сосняка лишайникового	29
Исаев А. В., Демаков Ю. П., Гордеева Т. Х., Бажина А. А. Вариабельность параметров почвы пойменного биогеоценоза	41
Исаев А. В., Демаков Ю. П., Таланцев В. И. Содержание зольных элементов в побегах различных древесных пород	79
Демаков Ю. П., Исаев А. В. Динамика породного состава лесов Республики Марий Эл	86
Демаков Ю. П., Исаев А. В., Сафин М. Г. Закономерности динамики прироста деревьев сосны в различных типах леса заповедника	101
Демаков Ю. П., Исаев А. В. Закономерности динамики радиального прироста деревьев дуба в пойменных лесах заповедника	139
Демаков Ю. П., Исаев А. В. Закономерности роста деревьев пихты сибирской в пойменных экотопах	157
Исаев А. В., Демаков Ю. П. Фенотипическая структура ценопопуляций дуба черешчатого по массе и форме его желудей	184
Богданов Г. А., Богданова Л. Г. Растительность молодых песчаных наносов пойменного участка меандра в среднем течении реки Большая Кокшага	190
Бекмансуров М. В., Богданов Г. А., Еруханова А. Ю. Сукцессии растительных сообществ в ходе зарастания лесом заброшенных сельскохозяйственных земель	197
Богданов Г. А. Аннотированный список лишайников заповедника	206
Рыжова Л. В. Список водорослей заповедника «Большая Кокшага»	245
Демаков Ю. П., Корнеев В. А., Князев М. Н. Динамика численности зайца-беляка и некоторые аспекты его поведения в заповеднике	258
Мальков Ю. Г. Орнитофауна сопредельных с заповедником территорий	274
Артаев О. Н. Ихтиофауна заповедника «Большая Кокшага»	282
Рыжова Л. В. Библиография научно-исследовательских работ, выполненных в Государственном природном заповеднике «Большая Кокшага» и на сопредельных территориях. Дополнение 4.	290
Об авторах	299

CONTENTS

Preface	7
Isaev A.V., Sharafutdinov R.N. Soils of permanent study areas (pine biogeocenoses) in the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve	8
Demakov Yu.P., Isaev A.V., Talantsev V.I. Variability of ash constituents content in the soil cover and topsoil (lichen pine forest)	29
Isaev A.V., Demakov Yu.P., Gordeeva T.Kh., Bazhina A.A. Variability of soil characteristics in floodplain biogeocenose	41
Isaev A.V., Demakov Yu.P., Talantsev V.I. Ash constituents content in the shoots of various wood species	79
Demakov Yu.P., Isaev A.V. Species composition dynamics in the forests of the Republic of Mari El	86
Demakov Yu.P., Isaev A.V., Safin M.G. Regularities of dynamics of pine increment in different forest types of the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve	101
Demakov Yu.P., Isaev A.V. Peculiarities of dynamics of English oak increment in floodplain forests of the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve	139
Demakov Yu.P., Isaev A.V. Regularities of Siberian fir growth in floodplain ecotopes	157
Isaev A.V., Demakov Yu.P. Phenotypic structure of English oak cenopopulation by weight and shape of acorns	184
Bogdanov G. A., Bogdanova L. G. Vegetation on young sand deposits in the bottomland area of a meander in the middle reach of the Bolshaya Kokshaga	190
Bekmansurov M.V., Bogdanov G.A., Erukhanova A.Yu. Plant communities succession when forest colonization on the abandoned agriculture lands	197
Bogdanov G.A. A list of lichens for the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve	206
Ryzhova L.V. A list of algae for the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve	245
Demakov Yu.P., Korneev V.A., Knyazev M.N. Population dynamics of lepus and some aspects of its behaviour in the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve	258
Malkov Yu.G. Avifauna adjacent to the nature reserve areas	274
Artaev O.N. Ichthyofauna of «Bolshaya Kokshaga» nature reserve	282
Ryzhova L.V. Bibliography of scientific studies carried out in the Nature State Reserve «Bolshaya Kokshaga» and the adjoining territories. Supplement 4	290
About authors	299

ПРЕДИСЛОВИЕ

В очередной, седьмой по счету, выпуск Научных трудов Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» вошли статьи, посвященные изучению различных аспектов структурно-функциональной организации и развития биогеоценозов.

В трех первых работах отражены особенности сложения почвенного покрова в различных экотопах заповедника, показана вариабельность его физико-химических свойств и валового содержания многих зольных элементов. Эти материалы, имеющие прямое отношение к проблеме биологического круговорота в лесных экосистемах, дополняют представленные в следующей статье данные о содержании в годичных побегах ели, липы, дуба и вяза различных зольных элементов.

Ряд работ посвящен выявлению закономерностей в динамике роста деревьев сосны, дуба и пихты в различных экотопах заповедника и прилегающих территорий.

В сборнике представлены также данные по динамике породного состава лесов Республики Марий Эл за длительный период времени, изменчивости формы и фенотипической структуре ценопопуляций дуба по массе и форме его желудей, структуре фитоценозов на песчаных наносах в пойме реки Большая Кокшага, сукцессиям растительности на заброшенных сельскохозяйственных землях, видовому разнообразию лишайников и водорослей заповедника.

В трех заключительных статьях отражены особенности развития фауны заповедника и прилегающих территорий.

Представленные в сборнике результаты очень разнообразных по тематика 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 соответствующих специальностей и студентам вузов.

Искренне благодарим за работу рецензентов сборника докторов биологических наук В.В. Рубцова и С.И. Чумаченко, а также М.А. Шалагину за качественный перевод аннотаций статей.

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

УДК 630*114 (470.343)

ПОЧВЫ ПОСТОЯННЫХ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЕЙ СОСНОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЗАПОВЕДНИКА

А.В. Исаев, Р.Н. Шарафутдинов

Приведены результаты исследований почв сосновых биогеоценозов в различных по увлажнению типах леса – от лишайниковых до сфагновых. Показано, что на вершинах дюн, а также на их пологих склонах формируются иллювиально-железистые дерново-подзолы, на участках с близким залеганием грунтовых вод – торфяно-подбуры глеевые и торфяно-глееземы. В профиле автоморфных почв четко выделяются элювиальный и иллювиальный горизонты, а в гидроморфных элювиальный отсутствует. В гранулометрическом составе почв преобладают фракции крупного, среднего и мелкого песка. По содержанию физической глины все гумусовые и элювиальные горизонты классифицируются как рыхлопесчаные. Наиболее бедной по содержанию подвижных элементов является почва сосняка лишайникового и лишайниково-мшистого. Подстилка сосняка черничного, по сравнению с другими типами леса, более богата кальцием.

Ключевые слова: *сосновые биогеоценозы, почва, морфологические горизонты, гранулометрический состав, подвижные элементы.*

Введение

В заповеднике наибольшее распространение имеют древостои с преобладанием в составе сосны обыкновенной, на долю которых приходится около 44% покрытой лесом площади [5]. Самой распространенной группой типов леса является брусничниковая – 26,4 % площади насаждений заповедника; черничниковая группа типов леса занимает 19,4 %; лишайниковая и сфагновая составляют 5 % и 2,75 % соответственно. Каждый из типов леса имеет определенный экологический ареал, обусловленный характером рельефа и почвенно-грунтовыми условиями.

Почвы сосновых биогеоценозов заповедника правобережья и левобережья р. Большая Кокшага изучались Р.Н. Шарафутдиновым [18], тем не менее, исследованиями не охвачено все их многообразие. Поэтому проводимые в настоящее время исследования поднимают новые вопросы по морфологической характеристике и генетической диагностике почвенных профилей и ставят задачи по оценке свойств почв, решение которых давало бы лучшее понимание степени влияния сосновых лесов на почвообразование и характер их зависимости от эволюции почвенно-грунтовых условий. Это вызвало необходимость продолжения изучения почвенного покрова различных типов лесорастительных условий (ТЛУ) сосновых биогеоценозов.

Объекты и методика работ

Для выполнения поставленной цели в наиболее распространенных типах сосновых лесов были заложены постоянные и временные пробные площади (ППП и ВПП) (рис. 1) на правом берегу р. Большая Кокшага, согласно общепринятым методикам [12]. На каждой ПП произведен сплошной пересчет древостоя с определением основных таксационных показателей (табл. 1), описан ЖНП, заложен почвенный разрез, согласно общепринятым методам [14, 17].

ППП 9 заложена в кв. 89, выд. 15 на вершине дюны в сосняке лишайниковом на расстоянии 1 км от русла реки. Рельеф участка слабыхолмистый. Общее проективное покрытие (ПП) травяно-кустарничкового яруса составляет 74 %. В живом напочвенном покрове (ЖНП) преобладают лишайники рода кладония с ПП 66 %, ТЛУ – А₁ (сухой бор).

ППП 90-4-05 заложена в кв. 90, выд. 27 в сосняке лишайниковомшистом на пологом склоне дюнного всхолмления на расстоянии не более 350 м от русла реки. Рельеф участка ровный со слабым уклоном на юг. Основу ЖНП составляют лишайники (кладонии лесная и оленья) и зеленые мхи (плеврозий Шребера и дикранум волнистый), покрывающие до 90 % поверхности почвы; травяной покров очень редкий (покрытие менее 5 %) из марьянника лугового, ястребинки зонтичной, ландыша, ТЛУ – А₂ (свежий бор).

ППП 16 заложена в кв. 90, выд. 27 на средней части склона первой надпойменной террасы, на расстоянии 20 м от ППП 17 в сосняке брусничном на расстоянии не более 150 м от русла реки. Рельеф участка слабобугристый. Общее ПП травяно-кустарничкового яруса составляет 88 %. В ЖНП преобладают брусника с ПП 40 %, плевроциум Шребера с ПП 37 %, дикранум волнистый с ПП 42 %, ТЛУ – А₂ (свежий бор).

ППП 17 заложена в кв. 90, выд. 27 на нижней части склона первой надпойменной террасы, круто переходящей в пойму в сосняке липняковом на расстоянии от начала поймы 20 м, русла реки не более 200 м. Рельеф участка ровный. Общее ПП травяно-кустарничкового яруса составляет 34 %. В ЖНП преобладают черника с ПП 9 %, костяника с ПП 4 %, молиния голубая с ПП 2 %, ТЛУ – В₂ (свежая суборь).

ППП 10 заложена в кв. 89, выд. 5 на нижней части склона первой надпойменной террасы, переходящей в пойму в сосняке черничном на расстоянии от русла реки 800 м. Рельеф участка ровный с наличием бугорков, образованных у оснований стволов деревьев. Общее ПП травяно-кустарничкового яруса составляет 110 %. В ЖНП преобладают чер-

ника с ПП 51 %, плевроциум Шребера с ПП 34 %, дикранум волнистый с ПП 12 %, ТЛУ – А₃ (влажный бор).

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев пробных площадей

Состав древостоя по запасу	Порода	А, лет	Нср, м	Дср, м	Бони- тет	Полнота		Запас, м³/га	
						абсолют, м²/га	относи- тельная	растуще- го леса	в т.ч. сухостой
Сосняк лишайниковый (ППП-9)									
100С ед. Б	Сосна 1 яр.	80	17,3	23,1	III	15,43	0,47	124	-
	Сосна 2 яр.	*	13,5	13,2	*	8,3	0,27	54	-
	Береза	*	10,5	12,2	*	0,43	0,03	3	-
Сосняк лишайниково-мшистый (ППП 90-4-05)									
100С ед. Б	Сосна	80	21,0	18,4	II	33,6	0,88	300	
	Береза	*	-	16,3	*	0,23			-
Сосняк брусничный (ППП-16)									
96С4Б ед. Е	Сосна	80	26,9	23,2	I	39,14	1,06	462,6	6,2
	Береза	*	28	21,4	*	1,53	0,05	19,5	0,5
	Ель	*	20	19,1	*	0,11	0,003	1	-
Сосняк липняковый (ППП-17)									
58С17Е17Ос 7Б 1Лп ед. Д	Сосна 1 п**	180	31,5	55,2	I	9,75	0,25	129,3	0,8
	Сосна 2 п	80	27,1	22,4	I	9,43	0,25	111,6	0
	Береза	84	22,3	18,6	II	3,08	0,11	29,8	0,3
	Ель 1 яр.	54	27,9	26,4	Ia	4,03	0,1	52,2	0
	Ель 2 яр.	*	14,4	14,2	*	2,2	0,08	15,6	0
	Липа	*	11,8	12,4	*	0,69	0,03	4,3	0
	Осина	*	23,6	26,1	*	6,46	0,19	67,8	9
	Дуб	*	12	13,2	*	0,2	0,01	1,3	0
Сосняк черничный (ППП-10)									
1) 73С18Б9Ос	Сосна 1 яр.	80	22,7	27,7	II	23,84	0,67	242	-
	Береза 1 яр.	*	20,8	23,1	*	6,49	0,25	61	-
	Осина	*	22,0	31,4	*	2,79	0,09	30	-
2) 54Е31Б 12С3Ос	Сосна 2 яр.	*	16,1	15,4	*	1,02	0,03	7	-
	Ель	*	13,2	13,3	*	4,59	0,18	32	-
	Береза 2 яр.	*	13,4	12,8	*	2,74	0,14	18	-
	Осина	*	18	16,0	*	0,18	0,006	2	-
Сосняк сфагновый (ВПП-49)									
93С7Б	Сосна 1 яр.	80	19,4	27,3	III	30,7	0,9	267	-
	Сосна 2 яр.	*	12,8	12,9	*	1,89	0,06	11	7
	Береза	*	11,0	11,0	*	3,89	0,23	22	-

Примечание: * – не определено; ** – поколение; яр. – ярус.

ВПП 49 заложена в кв. 90, выд. 29 в замкнутой междюнной западине первой надпойменной террасы в сосняке сфагновом на расстоянии от русла реки не более 400 м. Рельеф участка ровный. Общее ПП травяно-кустарничкового яруса составляет 128 %. В ЖНП преобладают сфагнум Гиргензона с ПП 93 %, голубика с ПП 8 %, мирт болотный с ПП 7 %, ТЛУ – А₅ (мокрый бор).

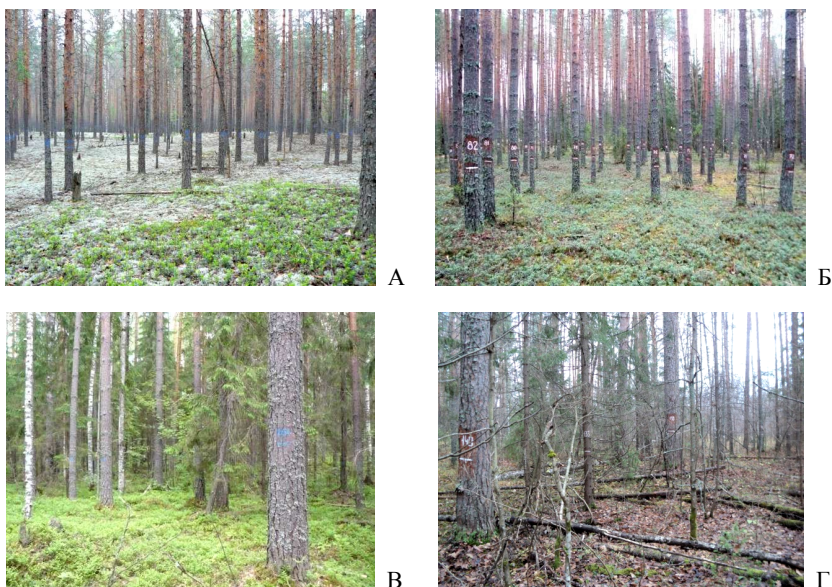


Рис. 1. Общий вид биоеоценозов: А – сосняк лишайниковый, Б – сосняк брусничный, В – сосняк черничный, Г – сосняк липняковый

Отобранные образцы почвы и подстилки высушивались до воздушно сухого состояния, и в лаборатории Поволжского государственного технологического университета проведены их анализы на основе общепринятых методик [1]. Определены следующие показатели: гигроскопическая влага, гранулометрический состав, зольность (для лесной подстилки), содержание гумуса, сумма обменных оснований, подвижный фосфор и обменный калий, кислотность почвы водной и солевой вытяжек, гидролитическая кислотность и степень насыщенности основаниями. Цифровой материал обработан на ПК с использованием стандартных методов математической статистики. Названия почв даются в соответствии с Классификацией и диагностикой почв России [9], лесной подстилки – по Л.Г. Богатыреву [2-4].

Морфологическое описание почвенных разрезов

Сосняк лишайниковый (рис. 2А)

OL 0-1,5 см. Деструктивный слой лесной подстилки типа модер, листоватый, рыхлый, сухой. Состоит из полуразложившихся органических остатков. Содержит минеральную примесь, в небольшом количестве присутствуют мелкие корни.

AY 1,5-11 см. Темно-серый, бесструктурный, рыхлый, рыхлопесчаный, свежий. Содержит мелкие и скелетные корни деревьев в небольшом количестве. Включения представлены скоплением мелких углей, равномерно распределенных по всему горизонту. Переход в следующий горизонт постепенный, граница размытая волнистая.

E 11-23 см. Белесый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Содержит очень мало мелких корней, единично скелетные корни. Включения – мелкие угли в незначительном количестве. Переход в следующий горизонт постепенный, граница размытая волнистая.

EBF 23-32 см. Белесовато-охристый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Окраска горизонта обусловлена доминированием охристых оттенков с пятнами белесоватого цвета. Новообразования представлены охристыми вкраплениями окисного железа. Единично встречаются мелкие корни.

BF1 32-60 см. Охристый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Единично встречаются мелкие корни. В данном горизонте начинается ожелезненная корневина шириной 3-4 см, сложенная песчаным материалом насыщенного ржавого цвета с более плотной упаковкой. Переход в следующий горизонт постепенный, заметен по окраске и плотности.

BF2 60-84 см. Немного бледнее горизонта BF1, бесструктурный, менее плотный, чем BF1, рыхлопесчаный, свежий. Содержит единичные скелетные корни диаметром 2-3 мм. Продолжение ожелезненной корневин. Переход в следующий горизонт постепенный.

BCff 84-110 см. Бледно-охристый, бесструктурный, по плотности схож с горизонтом BF2, рыхлопесчаный, свежий. Новообразования – псевдофибры. Корни отсутствуют. Ожелезненная корневина заканчивается в данном горизонте.

Грунтовые воды не обнаружены, вскипания от HCl нет.

Почва: дерново-подзол иллювиально-железистый ненасыщенный неглубокоосветленный псевдофибровый рыхлопесчаный.

Сосняк лишайниково-мшистый (рис. 2Б)

OL – 0-2,5 см. Деструктивный слой лесной подстилки типа модер из прошлогоднего опада (листва, кора, хвоя, шишки, мелкие ветки), сухой. Входит слой зеленых мхов с доминированием плевроциума Шребера.

OF 2,5-3,5 (4) см. Ферментативный слой лесной подстилки. Содержит значительную примесь остатков разложившейся древесины, встречающейся повсеместно. Очень густо пронизан корнями растений.

OFh 3,5 (4)-5,0 (6,0) см. Ферментативно-гумифицированный слой лесной подстилки. По описанию схож с A0", отличается большим содержанием минеральной части и большей степенью деструкции остатков органического материала. На границе с горизонтом AY много корней растений.

AY 5,0 (6,0)-12 см. Темно-сизый, бесструктурный, слегка уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Включения представлены небольшим скоплением углей, равномерно распределенных по верхней части горизонта. Повсеместно присутствует присыпка выбеленных зерен кварца, придающая сизый оттенок горизонту. Содержит много мелких корней растений, а также скелетные корни. Переход в следующий горизонт постепенный. Граница перехода размытая волнистая.

AYe 12,0-22,0 см. Сизый с темноватым оттенком за счет небольшого количества гумусовых веществ, сконцентрированных на поверхности минеральных зерен кварца, бесструктурный, слегка уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Содержит мало мелких корней растений, имеются вертикальные и горизонтальные скелетные корни. Переход в следующий горизонт замечен по окраске. Граница перехода размытая волнистая.

E 22-54 см. Белесый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Состоит преимущественно из выбеленных зерен кварца – минерального скелета почвы с незначительной присыпкой более мелкого материала белесого цвета. Содержит крупные корни диаметром до 0,4 см, корневины крупных корней заполнены полуразложившимся органическим материалом. Переход в следующий горизонт замечен по окраске и плотности – постепенный, небольшими затеками.

EBFfn 54-65 см. Сочетает признаки подзолистого горизонта и иллювиального, связнопесчаный, свежий. Характеристика белесых пятен сходна с подзолистым горизонтом. Остальная часть имеет световую палитру от светло-коричневой до темно-коричневой. Окраска обусловлена наличием присыпки на поверхности зерен кварца. Темно-коричневые участки сцементированы, очень плотные, образуют орштейны. Светло-коричневые – менее плотные, при усилии рассыпаются.

Встречаются палевые участки. Переход замечен по окраске и плотности – постепенный.

BF1fn 65-110 (120) см. Окраска от светло-коричневых тонов до темно-коричневых, изредка встречаются палевые участки. Темно-коричневые участки сцементированы, очень плотные, образуют орштейны. Светло-коричневые – менее плотные, при усилии рассыпаются. Свянопесчаный, свежий. Горизонт содержит мало живых мелких и скелетных корней, а также корневины.

BF2fn 110 (120)-145 см. Охристый, бесструктурный, рыхлый, рыхлопесчаный, влажный.

BF3r 145-160 см. Кофейный, бесструктурный, рыхлый, свянопесчаный, влажный.

BFCr 160-170 см. Светло-охристый, бесструктурный, рыхлый, рыхлопесчаный, влажный.

Sg 170 см и более. Белесый песок, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, влажный.

Грунтовые воды не обнаружены, вскипания от HCl нет.

Почва: палео-дерново-подзол иллювиально-железистый оруденелый ненасыщенный глубокоосветленный рыхлопесчаный.

Сосняк брусничный (рис. 2В)

OL – 0-1,5 см. Деструктивный слой лесной подстилки типа модер из прошлогоднего опада (листва, кора, хвоя, шишки, мелкие ветки), сухой.

OF 1,5-4,5 см. Ферментативный слой лесной подстилки. Содержит значительную примесь остатков разложившейся древесины, встречающейся повсеместно. Очень густо пронизана корнями растений.

OHF 4,5-5,0 см. Ферментативно-гумифицированный слой лесной подстилки. По описанию схож с A0", отличается большим содержанием минеральной части и большей степенью деструкции органического материала.

AY 5-15 см. Серый, бесструктурный, слегка уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Включения представлены скоплением углей. В горизонте присутствуют прослои органического вещества мощностью до 1,5 см, насыщенные углями и разложившимися остатками древесины. Переход в следующий горизонт замечен по окраске и плотности. Граница перехода неровная – затеками.

E 15-35 см. Белесый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Включения представлены наличием небольшого количества мелких углей. Встречаются ходы землероев, корневины. Переход в

следующий горизонт замечен по окраске и плотности – постепенный, небольшими затеками.

BFff 35-65 см. Грязновато-оранжевый, бесструктурный, уплотненный, связнопесчаный, свежий. Новообразования представлены редкими скоплениями псевдофибров. Переход замечен по окраске.

BCff 65-89 см. Бледно-желтый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, свежий. Новообразования представлены псевдофибрами. Горизонт содержит мало живых мелких и скелетных корней, а также корневины.

С 89-100 см. Белый, бесструктурный, рыхлый, рыхлопесчаный, свежий. Содержит мелкие живые вертикальные и горизонтальные корни.

Грунтовые воды не обнаружены, вскипания от НС1 нет.

Почва: дерново-подзол иллювиально-железистый ненасыщенный глубокоосветленный псевдофибровый рыхлопесчаный.

Сосняк липняковый (рис. 2Г)

OL 0-1,8 см. Деструктивный слой лесной подстилки из прошлогоднего опада (листва, кора, хвоя, шишки, мелкие ветки), сухой, тип мульмодер.

ОН 1,8-2,5 см. Гумифицированный слой лесной подстилки из хорошо разложившихся остатков, крупных ветвей, разложившихся, но сохранивших форму шишек; насыщен корнями травянистых растений, органическое вещество перемешано с минеральной частью; видны ходы землероев.

AY 2,5-12 см. Темно-бурый, бесструктурный, свежий, сухой рыхлопесчаный, уплотненный. Содержит угли, кремнеземистую присыпку, много скелетных горизонтальных корней. Переход в следующий горизонт постепенный, граница перехода волнистая.

Е 12-27 см. Грязно-сизый бесструктурный, свежий, рыхлопесчаный, уплотненный. Угли, скелетные корни, мелких корней мало, корневины; встречаются карманы, пропитанные веществом розовой окраски (возможно, скопления марганца). Переход в следующий горизонт затеками, граница слабо выражена.

BF1e' 27-60 см. Грязно-охристый с темными ржавыми языками бесструктурный, связнопесчаный, местами супесчаный, свежий. Более плотный, чем Е, имеются более плотные карманы, приуроченные к ходам корней (более ржавой окраски), скелетные корни, мелкие корни, корневины. Переход в следующий горизонт слабо выражен, замечен по окраске.

BF1fn" 60-80 см. Светло-охристый, бесструктурный, связнопесчаный, свежий, неравномерно уплотненный. Содержит очень плотные сцементированные участки насыщенно ржавого цвета небольшого размера. Включения – корневины единично, горизонтальных корней немного. Переход в следующий горизонт выражен слабо, заметен по окраске; граница перехода волнистая.

BF2g 80-100 см. Белесоватый с охристыми примазками окисленного железа, бесструктурный, слегка уплотненный, свежий, связнопесчаный. Содержит карман горизонта BF1fn". Переход в следующий горизонт слабо выражен, граница неровная.

BF3g 100-130 см. Светло-кремовый, бесструктурный, уплотненный, влажноватый, связнопесчаный. Переход слабо выражен, заметен по окраске.

BFCg 130-150 см. Белесоватый, бесструктурный, уплотненный, влажный, супесчаный. Горизонт содержит карманы более темного цвета, насыщенные корнями древесных растений, присутствует мелкая горизонтальная слоистость грязно-сизой окраски (более тяжелого гранулометрического состава, возможно легкий суглинок).

Cg1 150-190 см. Белесоватый, бесструктурный, уплотненный, влажный, связно-песчаный. Присутствуют сизые прослойки более тяжелого гранулометрического состава.

Cg2 190-220 см. Грязно-серый, бесструктурный, уплотненный (но более рыхлый за счет повышенной влажности), связнопесчаный. Более влажный, чем C1g. Содержит корневины, а также суглинистые серые прослойки. До грунтовой воды около 20 см.

Почва: дерново-подзол глеевый иллювиально-железистый ненасыщенный неглубокоосветленный псевдофибровый связнопесчаный. Вскипания от HCl нет.

Сосняк черничный (рис. 2Д)

OF 0-5 см. Ферментативный слой лесной подстилки, влажный.

ОН 5-10 см. Гумифицированный слой лесной подстилки, влажный.

Н 10-18 см. Черный, мажущий, рыхлый (слегка вязкий), легко слипающийся при нажатии, влажный. Содержит мелкие и скелетные корни. Включения – угли, корневины. Переход в следующий горизонт заметен по окраске, резкий, граница волнистая.

BHG 18-33 см. Темно-коричневый, вязкий, слегка уплотненный, рыхлопесчаный, сырой. Скелетных и мелких корней мало. Переход в следующий горизонт ясный, граница перехода волнистая.

G 33-55 см. Сизый, бесструктурный, слегка уплотненный, рыхлопесчаный, сырой. Граница перехода в следующий горизонт ровная, переход ясный.

CG 55-80 см. Грязно-дымчатый, бесструктурный, рыхлый, рыхлопесчаный, мокрый. Водоносный горизонт.

Грунтовые воды обнаружены с глубины 70 см, вскипания от HCl нет.

Почва: торфяно-подбур глеевый ненасыщенный рыхлопесчаный.

Сосняк сфагновый (рис. 2Е)

ТО1 0-10,5 см. Очес светло-бурый, листоватый, рыхлый, сухой. Состоит из полуразложившегося сфагнома (степень разложения менее 50%), содержит остатки стволов деревьев диаметром 5 см, мелкие корни, шишки. Очень густо пронизана корнями растений.

ТО2 10,5-16,0 см. Бурый, листоватый, рыхлый, свежий. Состоит из разложившегося сфагнома (степень разложения менее 50 %), содержит скелетные и мелкие корни.

H1 16-32 см. Темно-коричневый, непрочно-комковатый, уплотненный, свежий. Представляет хорошо разложившуюся (более 50 %), однородную мажущую массу. Содержит мелкие и скелетные корни. В горизонте выделяются горизонтальные прослои темной окраски мощностью 1,5-2 см.

H2 32-53 см. Черный, при нажатии распадается на ореховатые отдельности, уплотненный, влажный. Представляет хорошо разложившуюся (более 50 %), однородную мажущую массу. Содержит мелкие и скелетные корни. В горизонте также выделяются горизонтальные прослои темной окраски мощностью 1,5-2 см.

G 53-62 см. Грязно-коричневый, бесструктурный, уплотненный, легкосуглинистый, влажный. Содержит отмершие скелетные корни диаметром до 5 мм. Переход в следующий горизонт постепенный, языками.

CG 62-95 см. Грязно-охристый, бесструктурный, уплотненный, рыхлопесчаный, влажный. По корневинам темные пленки, образованные переносом органического вещества.

Грунтовые воды не обнаружены, вскипания от HCl нет.

Почва: торфяно-глеезем торфяно-перегнойный маломощный ненасыщенный.

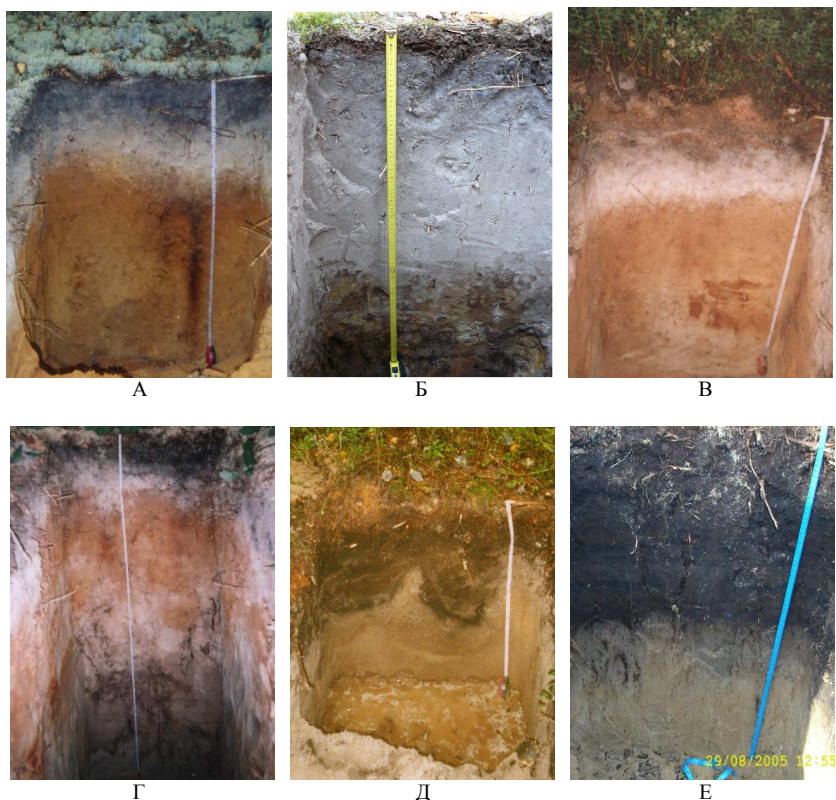


Рис. 2. Почвенные разрезы: А и В – дерново-подзол иллювиально-железистый ненасыщенный неглубокоосветленный псевдофибровый рыхлопесчаный, Б – палео-дерново-подзол иллювиально-железистый ненасыщенный глубокоосветленный рыхлопесчаный, Г – дерново-подзол глеевый иллювиально-железистый ненасыщенный неглубокоосветленный псевдофибровый связнопесчаный, Д – торфяно-подбур глеевый ненасыщенный рыхлопесчаный, Е – торфяно-глеезем торфяно-перегнойный маломощный ненасыщенный

Результаты исследований и их интерпретация

Морфологическая характеристика. На вершинах дюн, а также на их пологих склонах под сосняками лишайниковыми, лишайниково-мшистыми, брусничными и липняковыми, формируются автоморфные ненасыщенные, иллювиально-железистые дерново-подзолы со следующим строением почвенного профиля: L-(FH)-AY-(AYE)-E-(EBF)-BF-C. В зависимости от типа леса и почвы формируется и соответствующий

тип лесной подстилки. Под сосняками лишайниковыми – деструктивная, среднесопряженная, примитивная, маломощная, хвойная лесная подстилка, под липняковыми – гумифицированная, среднесопряженная, субпримитивная, маломощная, хвойно-лиственная, под лишайниково-мшистыми и брусничными – ферментативная, среднесопряженная, сложная, маломощная, хвойная. Под лесной подстилкой автоморфных почв формируется гумусовый горизонт с неустойчивыми морфохроматическими признаками в виде слабого равномерного повсеместного осветления за счет наличия выбеленных минеральных зерен кварца. Его наличие в южнотаежной зоне Л.Г. Богатырев [3] рассматривает как процесс, относительно независимый от характера явлений, происходящих в подстилках, спектр которых весьма широк и связан с типом леса, гранулометрическим составом и подстилающей породой.

Нижняя часть профиля этих почв формируется в результате активного несбалансированного выноса железа, т.е. преобладает вынос железа с током гравитационной влаги над его биогенным поступлением в результате разложения растительных остатков [6]. Это проявляется в интенсивной окраске иллювиального горизонта в ржавые тона, а также в наличии оранжевых пленок, обволакивающих минеральные зерна кварца. Растворение и вынос железа, обусловлен переходом его нерастворимых окисных (трехвалентных) форм в закисные (двухвалентные) при анаэробных и кислых условиях среды, а также доминировании глееобразования, что имеет место во время снеготаяния [6, 7].

В профиле автоморфных почв на различной глубине отмечается сегрегация окисного железа, проявляющаяся в виде образования псевдофибров, ортзандов, ржавых пленок, сформировавшихся на границе подъема капиллярной воды, что ранее отмечалось нами для почв левобережья и правобережья [18]. Особенно отчетливо это проявляется в почвенном профиле сосняка лишайниково-мшистого, где под мощным подзолистым горизонтом залегает сцементированный окислами железа темно-коричневый иллювиальный горизонт. Морфологическая характеристика этого иллювиально-железистого палео-дерново-подзола свидетельствует о том, что когда-то тип лесорастительных условий в гидрогенный период эволюции почвы больше соответствовал ТЛЮ А3-А4. В прошлом, возможно, здесь сформировался мелкоторфянистый подзол, но в процессе «высушивания» почвенной толщи наложился дерновый процесс.

Серогумусовые (АУ) горизонты рассматриваемых почв сравнительно не сильно отличаются по мощности между собой (коэффициент вариации 21,1 %), тогда как элювиальные и иллювиальные, наоборот,

имеют высокую вариабельность (табл. 2). Так почва сосняка лишайниково-мшистого, в отличие от других, характеризуется наибольшим по мощности подзолистым горизонтом (32 см), подстилаемым ортзандом. Наличие последнего, как указывает С.В. Зонн [7], связано с процессами предшествующего почвообразования. Формирование мощного подзолистого горизонта обусловлено более высоким уровнем грунтовых вод, чем в настоящее время (более 2 м), когда уровень реки Большая Кокшага был выше современного. Ортзандовые песчано-железистые образования связаны с непрерывностью бокового притока ожелезненных вод [7].

Таблица 2

Сравнительная оценка мощности горизонтов автоморфных почв

Тип леса	Индекс горизонта и его мощность, см									Всего, см
	OL	OF	OH	AY	AYE	E	EBF	BF	BC	
Лишайниковый	1,5	-	-	9,5	-	12,0	9,0	52,0	26,0	84,0
Лишайниково-мшистый	2,5	1,5	2,0	6,0	10,0	32,0	11,0	95,0	10,0	160,0
Брусничный	1,5	3,0	0,5	10,0	-	20,0	-	30,0	24,0	60,0
Липняковый	1,8	-	0,7	9,5	-	15,0	-	103,0	20,0	130,0
Мх	1,8	2,3	1,1	8,8	10,0	19,8	10,0	70,0	20,0	108,0
V, %	25,8	-	76,4	21,1	-	44,6	-	49,7	35,6	

Генезис автоморфных почв связан также с действием пожаров, что находит отражение в наличии мелких угольков в профиле гумусовых и элювиальных горизонтов.

Почвы полугидроморфного и гидроморфного ряда под сосняками черничными и сфагновыми представлены следующим набором генетических горизонтов: LFH-T-(H)-BHG-G-CG. Лесная подстилка под первыми торфянистая, сильносопряженная, субпримитивная, среднемощная, мохово-травяная, под сфагновыми – представлена моховым очесом. Профиль почв маломощный; на поверхности, в результате доминирования анаэробных процессов над аэробными, разложение органического материала заторможено, что приводит к его накоплению и образованию торфяного горизонта различной степени зольности и мощности. Песчаные горизонты не обнаруживают признаков выноса материала, а также признаков сегрегации окисных форм железа, так как профиль в продолжение длительного времени насыщен грунтовыми водами. Деревья, корневая система которых сконцентрирована в основном в органогенных горизонтах, часто подвержены ветровалу, о чем косвенно свидетельствует неровная граница перехода между торфянистым и минеральным горизонтом, формируемая при вывалах. Так, на рис. 2Д морфогенетический профиль почвы очень проблематичен с точки зрения диагно-

стики, поскольку здесь наблюдается артефакт механического турбирования за счет вывала дерева и засыпания образовавшегося микропонижения смесью перегнойной массы и песчаного субстрата. Вывалы – явления хотя и типичные для лесов, но нарушают «типичность» почвенных профилей. По нашим наблюдениям, при относительно однородном песчаном гранулометрическом составе границ карманного или крупноволнистого типа не наблюдается, если нет трансформации минеральной массы (вывалы деревьев, провалы по корневинам, внутрипочвенное морозное пучение или оттаивание), поскольку передвижение и осаждение веществ отмечалось или на границе капиллярно-подвешенной почвенной влаги, или капиллярно-подпертой влаги от грунтовых вод, а на рыхлых песках граница капиллярной каймы относительно ровная.

Гранулометрический состав. Общей закономерностью гранулометрического состава почв сосновых лесов является явное преобладание в них фракций крупного, среднего и мелкого песка (1,0-0,05 мм), составляющих от 78 до 97 % (табл. 3). Однако соотношение между ними для каждого типа леса специфично. В сосняках брусничном и черничном доминирует фракция мелкого песка, в лишайниковом и лишайниково-мшистом – крупного и среднего. В сосняке липняковом существенно возрастает доля мелкой пыли. На доминирование в гранулометрическом составе фракции мелкого песка в песчаных почвах правобережья заповедника нами указывалось ранее [18], тогда как в левобережье исключительное доминирование принадлежит только фракциям крупного и среднего песка.

Известно, что грубозернистая фракция является наиболее инертной, мало изменяемой в ходе почвообразования, поэтому по ее содержанию в пределах почвенного профиля можно судить об однотипности происхождения отложений или о слоистости их песчаных толщ. Это можно отнести к более неравномерному характеру отложений песчаной толщи. Возможно, такое соотношение обуславливает степень богатства почв элементами питания растений, вопрос об этом будет рассмотрен ниже.

По содержанию физической глины все гумусовые и элювиальные горизонты классифицируются как рыхлопесчаные. Иллювиально-железистые горизонты, характеризующиеся накоплением полуторных оксидов с преобладанием оксидов железа, имеют несколько повышенное содержание фракции физической глины за счет доминирования в них коллоидных фракций и классифицируются как связнопесчаные, только в сосняке лишайниково-мшистом – рыхлопесчаные с долей менее 5 %. В материнской породе содержание физической глины минимально.

Таблица 3

Гранулометрический состав почв сосновых биогеоценозов

Горизонт и глубина, см	Гигроскоп влаги, %	Содержание фракции, %: размер частиц, мм							
		1,0- 0,25	0,25- 0,05	0,05- 0,01	0,01- 0,005	0,005- 0,001	<0,001	сумма <0,01	
Сосняк лишайниковый									
AY	1,5-11	0,18	51,57	44,33	1,86	0,12	0,48	1,64	2,24
E	11-23	0,10	50,08	46,98	0,66	1,00	0,08	1,20	2,28
EBF	23-32	0,22	52,93	41,75	1,12	0,40	1,34	2,46	4,20
BF1	32-60	0,27	47,59	46,75	0,98	0,52	0,78	3,38	4,68
BF2	60-84	0,18	42,30	55,22	0,24	0,40	0,38	1,46	2,24
BC _{II}	84-110	0,14	41,43	56,56	0,04	0,04	0,05	1,85	1,94
Сосняк лишайниково-мшистый									
AY	6-12	не опр.	60,5	23,2	12,6	1,3	1,9	0,5	3,7
AYE	12-22	не опр.	71,9	21,5	4,8	0,6	0,9	0,3	1,8
E	30-40	не опр.	71,5	22,1	3,8	1,0	1,2	0,4	2,6
EBF	55-65	не опр.	69,5	21,8	3,6	1,6	2,8	0,7	5,1
BF1	80-100	не опр.	60,0	26,0	6,3	1,4	4,9	1,4	7,7
BF2	120-140	не опр.	61,6	31,0	3,3	0,7	2,6	0,8	4,1
BF3	145-160	не опр.	53,1	34,9	6,0	1,2	3,8	1,0	6,0
Сосняк брусничный									
AY	5-15	0,19	32,80	59,96	2,88	0,96	0,54	2,86	4,36
E	15-35	0,10	39,73	53,87	2,82	0,84	0,91	1,83	3,58
BF	35-65	0,51	25,47	64,03	2,62	1,27	2,55	4,06	7,88
BC _{II}	65-89	0,19	31,10	64,70	1,04	0,04	0,31	2,81	3,16
Сосняк липняковый									
AY	2,5-12	не опр.	33,8	44,9	17,3	15,0	2,0	0,5	4,0
E	15-25	не опр.	50,2	39,1	7,6	1,21	1,5	0,5	3,1
BF1e'	35-55	не опр.	42,9	40,3	9,9	1,5	4,1	1,3	6,9
BF1ff''	65-75	не опр.	45,6	37,5	10,9	1,6	3,4	1,0	6,0
BF2g	85-95	не опр.	46,4	38,0	8,8	2,0	3,8	1,0	6,8
BF3g	105-125	не опр.	55,1	29,3	9,9	1,8	3,1	0,8	5,7
Сосняк черничный									
H	10-18	6,30	торфяной горизонт						
BHG	18-33	0,14	40,29	54,89	1,87	0,25	0,35	2,35	2,95
G	33-55	0,10	41,29	54,30	1,98	0,28	0,39	1,85	2,52
CG	55-80	0,10	35,20	59,96	1,92	0,20	0,56	2,16	2,92
Сосняк сфагновый									
TO2	10,5-16,0	не. опр.	торфяной горизонт						
H1	16-32	7,69	торфяной горизонт						
H2	32-53	6,04	торфяной горизонт						
G	53-62	1,23	29,95	40,16	7,95	4,33	4,44	13,17	21,94
CG	62-95	0,25	36,90	59,58	0,30	0,12	0,40	2,70	3,22

В зависимости от водного режима отмечаются различия в распределении фракций по почвенному профилю. Автоморфные почвы, в силу периодически-промывного водного режима, обнаруживают накопление

фракций физической глины в иллювиальных горизонтах, тогда как в почвах гидроморфного ряда такого не прослеживается. Вызвано это проявлением процесса глееобразования, который при застойном водном режиме не вызывает заметной гранулометрической дифференциации профиля почвы [6]. Значительное содержание физической глины в почве сосняка сфагнового в горизонте G определено, скорее всего, его генезисом: когда ранее здесь формировался аккумулятивный горизонт, происходил смыв материала со склонов в понижение.

Физико-химические свойства типичны для данных типов почв и схожи с описанными нами ранее [18]. Распределение содержания гумуса по профилю, согласно типам распределения вещества по Б.Г. Розанову [16], носит аккумулятивно-элювиально-иллювиальный характер: максимальные значения свойственны верхнему гумусово-элювиальному и иллювиальному горизонтам (табл. 4). Распределение по вертикальному профилю подвижных элементов имеет элювиально-иллювиальный тип: они сконцентрированы в органогенных горизонтах, где их содержание оценивается как очень высокое (более 60 мг/100 г почвы), в минеральных же – резко снижается. Актуальная кислотность в основном слабокислая и только в оторфованных почвах – кислая. Гидролитическая кислотность максимальна в органогенных горизонтах.

Почвы отличаются исключительной бедностью минеральных горизонтов основаниями – кальцием и магнием, только органогенные горизонты – повышенным. Аккумуляция подвижных элементов (Ca, Mg, P, K) в органогенных горизонтах обусловлена высоким коэффициентом их биологического поглощения растениями [11], которые извлекают элементы из почвенной толщи. В дальнейшем они с опадом возвращаются в поверхностные горизонты, где после минерализации постепенно накапливаются, и затем опять поглощаются корнями растений. Такая биогенная аккумуляция препятствует выщелачиванию химических элементов за пределы почвенного профиля.

Особенностью рассмотренных почв является доминирование содержания в некоторых горизонтах магния над кальцием, более четко это выражено в сосняке брусничном с глубины 15 см, а также в органоиминеральных и торфяных горизонтах.

Наиболее бедной по содержанию подвижных элементов является почва сосняка лишайникового и лишайниково-мшистого, что может быть обусловлено минимальными значениями концентрации минеральных элементов в хвое, формирующей опад и лесную подстилку. Н.П. Ремезовым и др. [15] установлено, что минимальные значения концен-

Таблица 4

Физико-химические свойства почв

Горизонт и глубина, см	Гумус, %	Обменные основания			Гидрол. кисл-ть	СНО, %	рН		Р ₂ O ₅	К ₂ O
		Ca ²⁺	Mg ²⁺	сумма			вод- ная	соле- вая		
		мг-экв./100 г почвы							мг/100 г	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сосняк лишайниковый										
OL 0-1,5	16,25*	12,0	10,4	22,4	81,8	21,50	5,31	3,30	14,5	65,0
AY 1,5-11	3,06	1,2	3,3	4,5	4,9	47,87	5,32	3,02	следы	2,0
E 11-23	0,89	0,8	1,2	2,0	1,31	60,42	6,02	3,60	следы	1,4
EBF 23-32	1,38	1,2	-	1,2	2,63	31,33	5,80	3,88	3,6	1,4
BF1 32-60	0,42	2,4	0,4	2,8	1,75	61,54	5,97	4,37	6,4	1,8
BF2 60-84	0,12	2,0	2,8	4,8	1,23	79,60	5,85	4,39	5,4	2,3
BC _г 84-110	0,04	0,8	0,4	1,2	1,05	53,33	4,74	4,73	1,93	1,8
Сосняк лишайниково-мшистый										
OL 0-2,5	9,5*	10,0	5,0	15,0	не опр.	-/-	-/-	3,45	16,4	101,4
OF 2,5-3,5	11,4*	10,0	5,0	15,0	-/-	-/-	-/-	3,10	14,8	85,0
OFH 3,5-5	21,4*	6,5	4,5	11,0	-/-	-/-	-/-	2,75	14,8	58,4
AY 6-12	3,5	0,6	0,25	0,85	-/-	-/-	-/-	2,80	0,6	1,2
AYE 12-22	0,66	следы	следы	следы	-/-	-/-	-/-	3,01	0,4	0,5
E 30-40	-	следы	следы	следы	-/-	-/-	-/-	3,57	0,3	0,4
EBF 55-65	0,1	0,4	0,13	0,53	-/-	-/-	-/-	3,51	1,2	0,5
BF1 80-100	0,55	следы	следы	следы	-/-	-/-	-/-	3,85	18,8	1,0
BF2 120-140	0,32	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	4,0	-/-	-/-
BF3 145-160	0,3	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	3,4	-/-	-/-
Сосняк брусничный										
OLFH 0-5	9,72*	19,2	32,8	52,0	81,8	38,86	5,28	3,02	20,3	75,7
AY 5-15	3,0	2,0	1,0	3,0	8,88	25,25	5,46	2,84	2,1	2,3
E 15-35	0,78	1,4	4,2	5,6	2,51	69,05	5,31	3,25	следы	1,6
BF 35-65	1,72	1,2	3,6	4,8	3,77	56,01	5,76	4,34	12,6	2,0
BC _г 65-89	0,74	1,0	3,0	4,0	1,68	70,42	5,81	4,52	5,4	3,4
Сосняк липняковый										
OL 0-1,8	4,6*	24,0	10,0	34,0	-/-	-/-	-/-	4,35	25,5	128,0
OH 1,8-2,5	19,7*	21,5	7,5	29,0	-/-	-/-	-/-	3,95	13,3	51,2
AY 2,5-12	6,00	0,9	0,9	1,8	-/-	-/-	-/-	3,15	0,8	3,0
E 15-25	0,46	следы	следы	следы	-/-	-/-	-/-	3,20	0,7	0,7
BF1e' 35-55	0,66	следы	следы	следы	-/-	-/-	-/-	4,14	7,8	1,3
BF1ff'' 65-75	0,54	следы	следы	следы	-/-	-/-	-/-	4,30	1,2	1,6
BF2g 85-95	0,48	следы	следы	следы	-/-	-/-	-/-	4,10	1,5	1,2
BF3g105-125	0,19	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	4,15	-/-	-/-
Сосняк черничный										
OF 0-5	3,78*	32,0	40,0	72,0	113,6	38,79	5,58	4,5	60,0	195,0
OH 5-10	13,27*	24,0	28,0	52,0	11,9	31,73	4,77	3,2	97,0	75,0
H 10-18	18,67*	5,2	3,8	9,0	135,3	6,24	4,97	2,7	12,8	31,5
BHG 18-33	1,88	3,5	1,5	5,0	75,2	6,23	4,0	3,2	2,9	6,0
G 33-55	1,03	1,2	0,8	2,0	1,75	53,33	5,03	3,6	следы	1,8
CG 55-80	0,67	2,0	0,6	2,6	2,19	54,28	5,74	4,01	2,1	2,0

Окончание таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сосняк сфагновый										
O**	2,26*	19,2	12,8	32,0	91,85	25,84	4,55	3,23	21,4	449,0
TO1 0-10,5	2,29*	4,0	21,6	25,6	152,8	14,35	4,10	2,40	36,0	39,0
TO2 10,5-16,0	8,29*	4,8	9,6	14,4	157,0	8,40	4,60	2,40	7,0	38,5
H1 16-32	7,15*	9,6	4,8	14,4	177,5	7,50	4,55	2,55	следы	16,2
H2 32-53	15,93*	12,0	8,8	20,8	150,3	12,16	4,99	3,14	следы	7,9
G 53-62	6,39	2,4	1,6	4,0	23,03	14,80	4,34	3,37	2,7	2,0
CG 62-95	1,37	1,2	2,4	3,6	4,27	45,74	5,61	4,0	3,0	1,8

Примечание: СНО – степень насыщенности основаниями; * - зольность, ** - анализ сделан также и для живого слоя мха.

трации минеральных элементов в хвое свойственны для сосны лишайникового типа леса, максимальные – для сосны черничного типа. Подстилка сосняка черничного, по сравнению с другими типами леса, выделяется богатством кальция, что может быть обусловлено высоким его содержанием в листьях кустарников и травянистых растений, наиболее развитых в этом типе леса, по сравнению с другими типами [8]. Показатели, характеризующие свойства верхних горизонтов почв, свидетельствуют об улучшении их плодородия в связи с усложнением состава насаждений, что отмечалось другими исследователями [10].

Особый интерес представляют данные зольности органоминеральных горизонтов в сосняке сфагновом, которые отражают эволюционный процесс образования почвенного профиля. Так, «олиготрофная» часть (TO1 и TO2) составляет 15-16 см, ниже залегает хорошо разложившийся торф, который по данным зольности не проходил стадию верхового болота, а вероятнее переходного болота. Горизонты H1 и H2 не торфяные (степень разложения более 50 %), а перегнойные. Такие почвы характерны для мезопонижений (карстовые провалы, небольшие междюнные впадины), когда на начальном этапе на дне за счет аккумуляции привносимых веществ трофность эдафотопы в условиях песчаных отложений достаточно велика и способствует формированию торфа переходного типа, по мере же нарастания торфяной толщи происходит отрыв ее от грунтовых вод и поселяются уже олиготрофы. Зольность лесной подстилки в других типах леса с глубиной закономерно увеличивается вследствие увеличения доли минеральных частиц почвы.

Результаты исследований позволяют сделать ряд выводов.

1. Под сосняками лишайниковыми формируется деструктивная, среднесопряженная, примитивная, маломощная, хвойная лесная подстилка; под липняковыми – гумифицированная, среднесопряженная, субпримитивная, маломощная, хвойно-лиственная; под брусничными и

лишайниково-мшистыми – ферментативная, среднесопряженная, сложная, маломощная, хвойная; под черничными – торфянистая, сильносопряженная, субпримитивная, среднемощная, мохово-травяная; под сфагновыми – моховой очес.

2. Почвенные профили автоморфных почв под сосняками лишайниковыми, лишайниково-мшистыми, брусничными и липняковыми дифференцированы по элювиально-иллювиальному типу, в гидроморфных дифференциация отсутствует.

3. В гранулометрическом составе преобладает фракция крупного, среднего и мелкого песка, составляющая от 92 до 97 %, зачастую фракция мелкого песка является доминирующей, лишь иногда уступая фракциям крупного и среднего песка.

4. Водный режим почв определил различия в распределении фракций по почвенному профилю. Автоморфные почвы, в силу периодически промывного водного режима, обнаруживают накопление фракций физической глины в иллювиальных горизонтах, тогда как в почвах гидроморфного ряда такого не прослеживается.

5. Распределение содержания гумуса по профилю носит аккумулятивно-элювиально-иллювиальный характер: максимальные значения свойственны верхнему гумусово-элювиальному и иллювиальному горизонтам. Распределение по вертикальному профилю подвижных элементов имеет элювиально-иллювиальный тип: они сконцентрированы в органогенных горизонтах, где их содержание оценивается как очень высокое (более 60 мг/100 г почвы), в минеральных же – резко снижается. Актуальная кислотность в основном слабокислая и только в оторфованных почвах – кислая. Гидролитическая кислотность максимальна в органогенных горизонтах. Почвы отличаются исключительной бедностью минеральных горизонтов основаниями – кальцием и магнием и только органические – повышенным.

6. Наиболее бедной по содержанию подвижных элементов фосфора и калия, а также обменных оснований является почва сосняка лишайникового, наиболее богатой – почва сосняка черничного, почва сосняка брусничного занимает промежуточное положение. Особенностью рассмотренных почв является доминирование содержания в некоторых горизонтах магния над кальцием, более четко это выражено в сосняке брусничном, а также в органоминеральных и торфяных горизонтах.

7. Развитие почвенного покрова в мезопонижениях на начальном этапе педогенеза происходит в достаточно богатых условиях за счет аккумуляции привносимых веществ, по мере нарастания торфяной толщи происходит отрыв ее от грунтовых вод и формируется олиготрофный торф.

Библиографический список

1. Аринушкина, Е.В. Руководство по химическому анализу почв / Е.В. Аринушкина. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. – 596 с.
2. Богатырев, Л.Г. О классификации лесных подстилок / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1990, – № 3. – С.118-127.
3. Богатырев, Л.Г. Генезис лесных подстилок в различных природных зонах европейской части России / Л.Г. Богатырев // Лесоведение. – 1995, – № 4. – С. 3-11.
4. Богатырев, Л.Г. Подстилка и гумусообразование в лесных формациях Камчатки / Л.Г. Богатырев, И.О. Алябина, М.С. Маречек, В.П. Самсонова, А.В. Кириченко, С.Н. Коновалов // Лесоведение. – 2008, – № 3. – С. 28-38.
5. Демаков, Ю.П. Структура земель и лесов заповедника / Ю.П. Демаков // Научные труды гос. прир. заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола: Мар. гос. техн. ун-т, 2007. – С. 9-49.
6. Зайделман, Ф.Р. Теория образования светлых кислых элювиальных горизонтов почв и ее прикладные аспекты / Ф.Р. Зайделман. – М.: КРАСАНД, 2010. – 248 с.
7. Зонн, С.В. Железо в почвах (генетические и географические аспекты) / С.В. Зонн. – М.: Наука, 1982. – 208 с.
8. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях: пер. с англ. / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
9. Классификация и диагностика почв России. – М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2004. – 342 с.
10. Миронов, Н.А. Изменение лесорастительных свойств дерново-подзолистых почв в зависимости от состава и смены древесных пород в лесах Татарии: автореф. дис.... канд. биол. наук. – Казань, 1966. – 18 с.
11. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н.И. Казимиров, А.Д. Волков, С.С. Зябченко, А.В. Иванченков, Р.М. Морозова. – Л.: Наука, 1977. – 304 с.
12. ОСТ 56-69-83 Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки.
13. Перельман, А.И. Геохимия ландшафта / А.И. Перельман. – М.: Высшая школа, 1975. – 342 с.
14. Программа и методика биогеоценологических исследований / отв. ред. Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1974. С. 281-318.
15. Ремезов, Н.П. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР / Н.П. Ремезов, Л.Н. Быкова, К.М. Смирнова. – М.: Изд-во Моск ун-та, 1959.
16. Розанов, Б.Г. Морфология почв / Б.Г. Розанов. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 320 с.
17. 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.

18. Шарафутдинов, Р.Н. Почвы сосновых биогеоценозов заповедника «Большая Кокшага» / Р.Н. Шарафутдинов // Научные труды гос. прир. заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. – Йошкар-Ола, 2005. – С. 62-72.

SOILS OF PERMANENT STUDY AREAS (PINE BIOGEOCENOSSES) IN THE «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

A.V. Isaev, R.N. Sharafutdinov

Research results of the soils of pine biogeocenoses of different moisture level (lichen pine forest → bog moss pine forest) are given. It was shown that on the top of the dunes and on the smooth hillslopes, iron-pan sod-podzol soils are formed; peat podzolized brown gley soils and peaty gley soils are formed on the territory with high ground waters occurrence. Eluvial and illuvial horizons are easy to see in automorphic soil profile, but there is no eluvial horizon in hydromorphic soil profile. Fractions of large, medium, and small sand prevail in soil texture. All the humus and eluvial horizons are classified by the physical clay content as friable sand. The soil of lichen pine forest and lichen mossy pine forest is the poorest one by labile soil nutrients content. In comparison with other forest types, bilberry pine forests litter is richer in calcium.

Keywords: *pine biogeocenoses, soil, morphological horizons, soil texture, labile soil nutrients.*

УДК 630*181 (470.343)

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В НАПОЧВЕННОМ ПОКРОВЕ И ВЕРХНЕМ СЛОЕ ПОЧВЫ СОСНЯКА ЛИШАЙНИКОВОГО

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

Приведены данные по вариабельности абсолютно сухой массы напочвенного покрова в сосняке лишайниковом, а также содержанию в нем и верхнем слое почвы толщиной 20 см летучих органических фракций и зольных элементов. Показано, что при изучении биологического круговорота веществ в этом типе леса необходимо отбирать не менее 20 образцов, сводя их в средние послойные выборки, которые, в свою очередь, должны быть тщательно перемешаны и разделены для проведения химического анализа на 3-5 частей.

Ключевые слова: *сосняк лишайниковый, почва, подстилка, зольные элементы, валовое содержание, вариабельность.*

Введение

Почва, как известно, – важнейший компонент лесных экосистем, во многом определяющий их структурную организацию, продуктивность и закономерности развития [9-11]. Она, в свою очередь, находится под мощным воздействием комплекса биотических и абиотических факторов, вызывающих пространственно-временные изменения всех ее свойств [1, 8]. Изучение свойств почвы, их структурной организации и функциональной роли в лесных биогеоценозах особенно важно в заповедниках [4, 5], на территории которых, находящихся под особым режимом охраны, природные процессы протекают естественным путем без вмешательства человека.

Цель нашей работы заключалась в оценке вариабельности массы органического вещества и зольных элементов в напочвенном покрове и верхних слоях почвы сосняка лишайникового, позволяющей обосновать объем выборки, необходимый для достижения требуемой точности при изучении закономерностей протекания в лесных экосистемах биологического круговорота веществ и ведении экологического мониторинга. Она является продолжением начатых нами исследований [2], имеющих долговременный характер.

Материал и методика. Исходный материал собран на пробной площади № 9, заложенной в 2005 году в кв. 89 заповедника в 80-летнем сосняке лишайниковом, расположенном на дюнном всхолмлении вто-

рой террасы р. Б. Кокшага. Рельеф участка ровный. В живом напочвенном покрове, проективное покрытие которого составляет 74 %, преобладают кладонии лесная и оленья. Почва дерново-подзолистая иллювиально-железистая рыхлопесчаная на псевдофибровых аллювиальных песках (подробное описание этой почвы содержится в статье А.В. Исаева и Р.Н. Шарафутдинова «Почвы постоянных пробных площадей сосновых биогеоценозов заповедника», представленной в данном сборнике).

Для оценки валового содержания в напочвенном покрове органического вещества и зольных элементов на пробной площади было заложено пять площадок размером 25×25 см, на которых специальным пробоотборником взяты образцы почвы из двух слоев: 0-10 см и 10-20 см (за нулевую отметку принят минеральный слой почвы с удаленным напочвенным покровом). Отобранные образцы напочвенного покрова и почвы разделяли на три части, каждую из которых высушивали до абсолютно сухого состояния при температуре 105°C, измельчали, взвешивали и сжигали в муфельной печи при температуре 450°C. Содержание элементов в золе определяли в лаборатории Поволжского государственного технологического университета на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst 400 по типовым методикам [6, 7]. Всю мерную посуду (пипетки, колбы) предварительно откалибровывали по дистиллированной воде. Стандартные калибровочные растворы и растворы исследуемых образцов вводили в пламя горелки последовательно через распылитель. В качестве горючего газа использовали ацетилен, окислителя – воздух, а калибровочного раствора – 0,1 М раствор HNO_3 . Каждую пробу анализировали на спектрометре три раза и вычисляли среднее значение по образцу. Цифровой материал обработан на ПК с использованием стандартных методов математической статистики.

Результаты исследований и их интерпретация

Анализ исходного материала показал, что величина абсолютно сухой массы напочвенного покрова, зольного остатка и концентрации в нем химических элементов очень сильно варьирует в пространстве эко-топа (табл. 1). Особенно велика вариабельность концентрации никеля, свинца и цинка. Меньше всего изменяется концентрация марганца.

На первом месте в ранговом ряду зольных элементов по их содержанию в напочвенном покрове находится кальций, составляющий основу растительных клеток, которому лишь незначительно уступает железо. Довольно велико содержание в нем калия и марганца, хотя оно значительно меньше, чем предыдущих элементов. Очень мало содержание в напочвенном покрове меди и никеля. Содержание стронция, кобальта и

хрома, сведения о которых не вошли в таблицу, не превышает 0,05 мг/кг, а кадмия – 0,015 мг/кг. Содержание летучей фракции органики, состоящей в основном из углерода, водорода, кислорода и азота, гораздо меньше, чем в других изученных нами ранее экотопах [2]. Значительно ниже, чем в других экотопах, содержание в нем и оцениваемых зольных элементов, что связано, главным образом, с флористическими различиями его состава.

Таблица 1

Показатели изменчивости массы напочвенного покрова в сосняке лишайниковом и концентрации в нем зольных элементов

Параметр	Мера	Значения статистических показателей						
		M_x	m_x	min	max	S_x	V	p
Масса	кг/м ²	4,58	0,52	3,37	6,50	1,17	25,6	11,4
Зола	%	53,8	3,5	31,2	80,0	15,9	29,5	6,4
Ca ²⁺	мг/кг	1476,0	79,3	769,0	2486,0	531,6	36,0	5,4
Fe ³⁺	то же	1161,0	54,1	827,1	2024,0	363,2	31,3	4,7
K ⁺	– // –	490,2	22,3	249,2	782,2	149,4	30,5	4,5
Mn ²⁺	– // –	115,2	4,9	67,7	177,9	33,0	28,7	4,3
Zn ²⁺	– // –	19,42	1,20	2,75	33,25	8,06	41,5	6,2
Pb ²⁺	– // –	8,82	0,72	4,82	20,87	4,80	54,4	8,1
Cu ²⁺	– // –	2,53	0,11	1,65	3,75	0,74	29,3	4,4
Ni ²⁺	– // –	1,77	0,15	0,42	4,68	1,03	58,5	8,7

Здесь и далее: 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, %; p – ошибка опыта, %.

Расчеты показали, что содержание в образцах напочвенного покрова сосняка лишайникового некоторых зольных элементов довольно тесно коррелирует между собой (табл. 2). Так, с содержанием кальция тесно связано содержание марганца и калия, с содержанием железа – содержание свинца и никеля, калия – содержание марганца и цинка. Все химические элементы напочвенного покрова объединяются между собой по характеру изменения содержания в образцах в три кластера (рис. 1), в первый из которых вошли кальций, калий и марганец, являющиеся биофильными. К этому кластеру близко примыкают цинк и медь, также относящиеся к биофильным элементам. Третий кластер составляют железо, свинец и никель, присутствие которых в напочвенном покрове не связано с деятельностью растительности, а обусловлено, на наш взгляд, с поступлением атмосферной пыли и песчинок, выбиваемых каплями дождя из почвы.

Таблица 2

**Матрица коэффициентов корреляции между содержанием
зольных элементов в образцах напочвенного покрова**

Элемент	Значения коэффициента корреляции между элементами							
	Ca ²⁺	Fe ³⁺	K ⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Pb ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺
Ca ²⁺	1,00							
Fe ³⁺	-0,32	1,00						
K ⁺	0,75	0,23	1,00					
Mn ²⁺	0,90	0,09	0,92	1,00				
Zn ²⁺	0,49	0,51	0,82	0,77	1,00			
Pb ²⁺	-0,36	0,96	0,17	0,04	0,53	1,00		
Cu ²⁺	0,34	0,59	0,70	0,65	0,88	0,66	1,00	
Ni ²⁺	-0,29	0,79	0,24	0,08	0,47	0,77	0,53	1,00

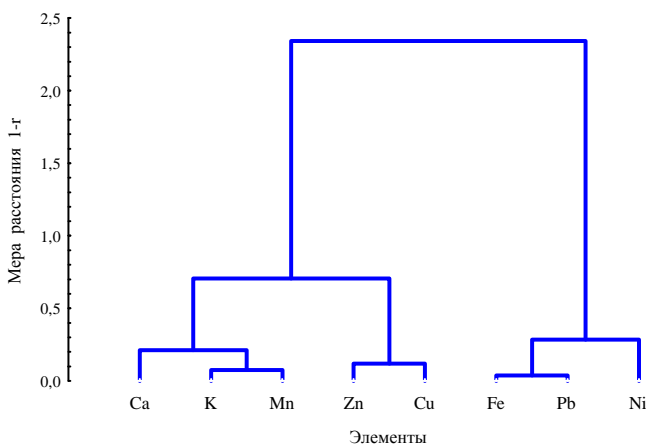


Рис. 1. Дендрограмма сходства элементов по их содержанию в напочвенном покрове сосняка лишайникового, построенная способом Варда

Вариабельность содержания многих химических элементов в верхних слоях почвы сосняка лишайникового гораздо выше, чем в напочвенном покрове (табл. 3). Особенно сильно варьирует валовое содержание в почве марганца и цинка. Меньше всего изменяется содержание в ней меди, особенно в самом верхнем слое. Вариабельность содержания летучих фракций органики, марганца и цинка в слое почвы 10-20 см по сравнению с расположенным выше слоем снижается, а железа, калия, кальция, свинца и меди, наоборот, несколько возрастает.

Таблица 3

Статистические показатели концентрации летучих фракций органического вещества и зольных элементов в верхних слоях почвы

Элемент	Значения статистических показателей*						
	M _x	m _x	min	max	S _x	V	p
<i>Слой почвы 0-10 см</i>							
Органика	2,22	0,24	1,35	4,02	0,92	41,2	10,6
Fe ³⁺	668,0	49,9	398,0	1443,0	335,0	50,2	7,5
K ⁺	66,8	2,84	49,7	105,6	19,0	28,5	4,2
Mn ²⁺	10,5	1,98	2,03	38,3	13,3	126,3	18,8
Ca ²⁺	7,52	0,39	3,83	13,2	2,64	35,2	5,2
Zn ²⁺	4,33	0,67	0,62	15,7	4,47	103,2	15,4
Pb ²⁺	2,00	0,09	1,03	3,33	0,61	30,3	4,5
Cu ²⁺	0,40	0,01	0,33	0,52	0,06	13,9	2,1
<i>Слой почвы 10-20 см</i>							
Органика	0,88	0,07	0,42	1,23	0,25	28,9	7,5
Fe ³⁺	991,8	99,5	190,6	1873,0	667,8	67,3	10,0
K ⁺	76,9	5,71	28,1	120,4	38,3	49,8	7,4
Mn ²⁺	20,7	2,45	1,03	39,5	16,4	79,5	11,9
Ca ²⁺	7,52	0,52	2,00	12,1	3,46	46,1	6,9
Zn ²⁺	2,35	0,31	0,16	9,3	2,05	87,6	13,1
Pb ²⁺	0,62	0,06	0,00	1,14	0,43	69,5	10,4
Cu ²⁺	0,314	0,014	0,174	0,457	0,095	30,3	4,5

Примечание: * – концентрация летучих фракций органики выражена в %, а зольных элементов – в мг на кг абсолютно сухой массы почвы

Концентрация и ранговое расположение химических элементов в верхних слоях почвы, как свидетельствуют приведенные данные, совершенно иные, чем в напочвенном покрове. Лидирующее положение по концентрации в почве занимает железо, на порядок превосходящее другие металлы. Содержание летучих фракций органики составляет в слое почвы 0-10 см всего лишь 4,8 % от их содержания в напочвенном покрове (табл. 4). В слое почвы 10-20 см их содержится еще меньше. Намного меньше в почве и концентрация зольных элементов. По мере возрастания глубины почвы концентрация в ней железа, калия и марганца увеличивается, а цинка, свинца и меди снижается. Концентрация кальция в обоих проанализированных слоях почвы почти одинакова.

Таблица 4

Отношение концентрации летучих фракций органики и массы зольных элементов между напочвенным покровом и различными слоями почвы

Слой почвы	Доля элементов по отношению к подстилке и верхнему слою почвы, %							
	Органика	Fe ³⁺	K ⁺	Mn ²⁺	Ca ²⁺	Zn ²⁺	Pb ²⁺	Cu ²⁺
I (0-10 см)	4,8	57,5	13,6	9,1	5,1	22,3	22,7	15,8
II (10-20 см)	1,9	85,4	15,7	18,0	5,1	12,1	7,0	12,4
II / I	39,6	148,5	115,1	197,1	100,0	54,3	31,0	78,5

Расчеты показали, что концентрация в образцах почвы ряда элементов довольно сильно коррелирует между собой (табл. 5). Так, в слое почвы 0-10 см концентрация железа, калия, марганца и кальция варьирует наиболее синхронно. Концентрация кальция, в свою очередь, тесно связана с концентрацией цинка. Все элементы по своей концентрации в субстрате этого слоя объединяются между собой в два кластера (рис. 2), которые коренным образом отличаются от кластеров напочвенного покрова. В первый кластер вошли летучие фракции органики, медь и свинец, а во второй – все остальные элементы. В слое почвы 10-20 см характер взаимной связи элементов совершенно иной (рис. 3). Здесь большинство из них объединяются в один кластер, особняком от которого отстоят летучие фракции органики и особенно цинк. Объединение элементов в один кластер указывает на сходство процесса их вымывания из подстилки, приводящего к синхронности изменения концентрации в образцах почвы. Наиболее высокоорганизованная система химических элементов, как показали расчеты, в слое почвы 10-20 см (табл. 6). Наиболее же слабо – в слое почвы 0-10 см, который является границей двух сред и ареной активных перестроечных геохимических процессов.

Таблица 5

Матрица коэффициентов корреляции между относительным содержанием летучих фракций органики и зольных элементов в образцах почвы

Элемент	Значения коэффициента корреляции между элементами						
	Органика	Fe ³⁺	K ⁺	Mn ²⁺	Ca ²⁺	Zn ²⁺	Pb ²⁺
<i>Слой почвы 0-10 см</i>							
Органика	1,00						
Fe ³⁺	-0,44	1,00					
K ⁺	-0,47	0,97	1,00				
Mn ²⁺	-0,53	0,97	0,92	1,00			
Ca ²⁺	-0,21	0,79	0,75	0,85	1,00		
Zn ²⁺	0,19	0,59	0,52	0,55	0,71	1,00	
Pb ²⁺	0,43	-0,15	0,02	-0,32	-0,13	0,04	1,00
Cu ²⁺	0,91	-0,24	-0,29	-0,29	0,12	0,42	0,34
<i>Слой почвы 10-20 см</i>							
Органика	1,00						
Fe ³⁺	0,75	1,00					
K ⁺	0,76	0,99	1,00				
Mn ²⁺	0,79	0,96	0,98	1,00			
Ca ²⁺	0,77	0,97	0,96	0,91	1,00		
Zn ²⁺	0,26	0,35	0,41	0,38	0,46	1,00	
Pb ²⁺	0,80	0,91	0,92	0,88	0,94	0,50	1,00
Cu ²⁺	0,80	0,86	0,91	0,94	0,84	0,53	0,89

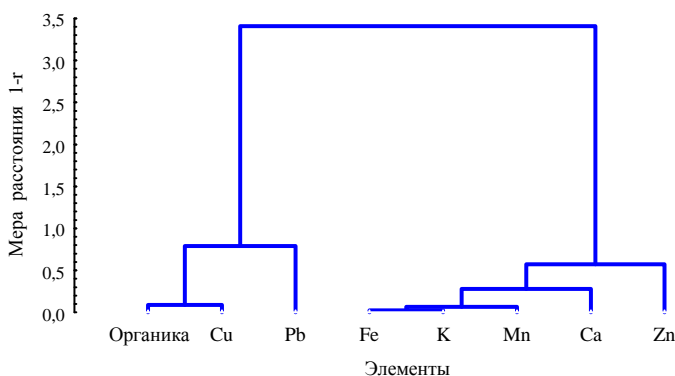


Рис. 2. Дендрограмма сходства элементов по их содержанию в слое почвы 0-10 см

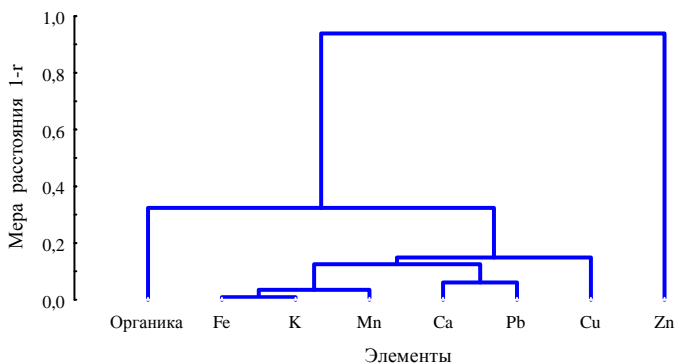


Рис. 3. Дендрограмма сходства элементов по их содержанию в слое почвы 10-20 см

Таблица 6

Параметры организованности химического состава напочвенного покрова и разных слоев почвы в сосняке лишайниковом

Слой	Статистические параметры матрицы коэффициентов корреляции*				
	M_R	m_R	min	max	S_R
Покров	0,461	0,073	-0,363	0,963	0,386
0-10 см	0,251	0,095	-0,530	0,973	0,500
10-20 см	0,765	0,042	0,259	0,991	0,222

Примечание: * – M_R – среднее арифметическое значение коэффициента корреляции; m_R – ошибка среднего арифметического значения коэффициента корреляции; min, max – его минимальное и максимальное значения; S_R – среднее квадратическое отклонение от среднего арифметического значений коэффициентов корреляции.

Исследования показали, что масса летучих фракций органики и зольных элементов в напочвенном покрове и верхних слоях почвы варьирует в пространстве экотопа так же сильно, как и их концентрация (табл. 7). В напочвенном покрове особенно сильно варьирует масса никеля и свинца, в слое почвы 0-10 см – марганца и цинка, а в слое 10-20 см – марганца, свинца и железа. Меньше всего изменяется масса меди, особенно в слое почвы 0-10 см, а также летучих фракций органики, особенно в напочвенном покрове.

Таблица 7

Масса летучих фракций органики и зольных элементов в напочвенном покрове и верхнем слое почвы сосняка лишайникового

Элемент	Значения статистических показателей*						
	M _x	m _x	min	max	S _x	V	p
<i>Напочвенный покров и подстилка</i>							
Органика	21,55	2,06	15,6	28,2	4,60	21,4	9,6
Fe ³⁺	53,66	9,89	30,64	79,36	22,12	41,2	18,4
K ⁺	22,72	4,35	11,86	33,39	9,73	42,9	19,2
Mn ²⁺	5,30	0,92	3,22	7,78	2,05	38,6	17,3
Ca ²⁺	67,52	13,05	39,43	105,6	29,19	43,2	19,3
Zn ²⁺	0,88	0,17	0,40	1,36	0,39	44,2	19,7
Pb ²⁺	0,40	0,10	0,20	0,74	0,22	54,4	24,3
Cu ²⁺	0,11	0,02	0,07	0,16	0,04	32,9	14,7
Ni ²⁺	0,08	0,02	0,03	0,13	0,04	51,6	23,1
<i>Слой почвы 0-10 см</i>							
Органика	30,32	5,14	19,78	49,23	11,48	37,9	16,9
Fe ³⁺	935,9	245,0	624,7	1911,3	547,8	58,5	26,2
K ⁺	93,2	14,3	70,0	148,4	31,9	34,2	15,3
Mn ²⁺	15,1	9,57	3,28	53,1	21,4	141,7	63,4
Ca ²⁺	10,5	1,91	5,60	17,1	4,27	40,6	18,2
Zn ²⁺	5,96	2,48	1,18	13,67	5,56	93,3	41,7
Pb ²⁺	2,75	0,33	2,08	3,96	0,73	26,6	11,9
Cu ²⁺	0,56	0,03	0,48	0,64	0,06	10,9	4,9
<i>Слой почвы 10-20 см</i>							
Органика	13,08	1,75	6,56	16,38	3,91	29,9	13,4
Fe ³⁺	1482,4	496,2	307,4	2744,1	1109,5	74,8	33,5
K ⁺	114,9	28,4	44,1	177,5	63,5	55,2	24,7
Mn ²⁺	30,9	12,21	1,78	57,2	27,3	88,3	39,5
Ca ²⁺	11,2	2,54	4,69	17,6	5,68	50,6	22,6
Zn ²⁺	3,48	0,95	1,35	6,84	2,12	60,9	27,2
Pb ²⁺	0,92	0,30	0,00	1,51	0,68	74,4	33,3
Cu ²⁺	0,47	0,07	0,29	0,65	0,15	32,3	14,5

Примечание: * – содержание летучих фракций органики выражено в т/га, а зольных элементов – в кг/га.

Приведенные данные показывают, что в сосняке лишайниковом масса летучих фракций органики, цинка, свинца и меди наиболее велика в слое почвы 0-10 см, а в напочвенном покрове сконцентрирована основная масса кальция (табл. 8), скорость движения которого в биологическом круговороте мала. Наиболее подвижны железо, калий и марганец, валовое содержание которых с глубиной неуклонно увеличивается.

Таблица 8

Отношение содержания летучих фракций органики и массы зольных элементов между напочвенным покровом и различными слоями почвы

Слой почвы	Доля элементов по отношению к подстилке или верхнему слою							
	Органика	Fe ³⁺	K ⁺	Mn ²⁺	Ca ²⁺	Zn ²⁺	Pb ²⁺	Cu ²⁺
I (0-10 см)	1,41	17,44	4,10	2,85	0,16	6,77	6,88	5,09
II (10-20 см)	0,61	27,63	5,06	5,83	0,17	3,95	2,30	4,27
II / I	0,43	1,58	1,23	2,05	1,07	0,58	0,33	0,84

Высокая пространственная вариабельность концентрации химических элементов в напочвенном покрове и почве свидетельствует о необходимости оптимизации объема выборки при изучении биологического круговорота веществ в лесных экосистемах и взятии необходимого числа образцов. Объем выборки (N, шт.) для достижения требуемой точности учета при проведении исследований можно вычислить по известной формуле математической статистики $N = t \cdot (V/p)^2$, где t – критерий Стьюдента, величина которого зависит от объема выборки и уровня вероятности; V – коэффициент вариации, %; p – заданная точность опыта (относительная ошибка измерения), %. Расчеты показали, что для оценки содержания летучих фракций органики с погрешностью $\pm 10\%$ на 95 %-ном уровне вероятности необходимо взять 10 образцов подстилки, 29 образцов из слоя почвы 0-10 см и 19 – из слоя 10-20 см (табл. 9). Для оценки же содержания зольных элементов необходим еще более значительный объем выборки, осуществить который не совсем реально.

Таблица 9

Число образцов, необходимое для достижения 10 %-ной точности оценки массы зольных элементов в подстилке и почве с вероятностью 95 %

Слой	Число образцов для различных компонентов							
	Органика	Fe ³⁺	K ⁺	Mn ²⁺	Ca ²⁺	Zn ²⁺	Pb ²⁺	Cu ²⁺
Подстилка	10	35	37	30	38	39	59	23
Почва 0-10	29	68	24	392	34	170	15	4
Почва 10-20	19	110	61	152	51	74	108	22

Результаты проделанной нами работы показывают, таким образом, что даже в таком относительно простом биогеоценозе, как сосняк лишайниковый, изучение биологического круговорота веществ сопряжено со значительными трудностями методического и технического характера, обусловленных значительным варьированием содержания всех оцениваемых химических элементов. Для снижения стоимости лабораторных работ и обеспечения приемлемой точности оценки валового содержания элементов в напочвенном покрове и почве необходимо отбирать не менее 20 образцов, сводя их в средние послойные выборки, которые, в свою очередь, должны быть тщательно перемешаны и разделены при проведении химического анализа на 3-5 частей.

На основе результатов проведенного исследования можно сделать следующие выводы.

1. Величина абсолютно сухой массы напочвенного покрова, зольного остатка и концентрации в нем химических элементов очень сильно варьирует в пространстве экотопа. Особенно велика вариабельность концентрации никеля, свинца и цинка. Меньше всего изменяется концентрация в напочвенном покрове марганца.

2. На первом месте в ранговом ряду зольных элементов по их содержанию в напочвенном покрове находится кальций, которому лишь незначительно уступает железо. Довольно велико содержание в нем калия и марганца, хотя оно значительно меньше, чем предыдущих элементов. Замыкают ранговый ряд элементов медь, никель, стронций, кобальт, хром и кадмий. Содержание летучей фракции органики и всех оцениваемых нами зольных элементов в напочвенном покрове сосняка лишайникового гораздо ниже, чем в сосняках лишайниково-мшистых.

3. Вариабельность содержания многих зольных элементов в верхних слоях почвы сосняка лишайникового гораздо выше, чем в напочвенном покрове. Особенно сильно варьирует содержание в почве марганца и цинка. Меньше всего изменяется содержание в ней меди, особенно в самом верхнем слое. Вариабельность содержания летучих фракций органики, марганца и цинка в слое почвы 10-20 см по сравнению с выше расположенным слоем снижается, а железа, калия, кальция, свинца и меди, наоборот, несколько возрастает.

4. Концентрация и ранговое расположение химических элементов в верхних слоях почвы совершенно иные, чем в напочвенном покрове. Лидирующее положение по концентрации в почве занимает железо, на порядок превосходящее другие металлы. Содержание летучих фракций органики составляет в слое почвы 0-10 см всего лишь 4,8 % от их содержания в напочвенном покрове. В слое почвы 10-20 см оно еще ниже.

Намного меньше в почве и концентрация зольных элементов. По мере возрастания глубины почвы концентрация в ней железа, калия и марганца увеличивается, цинка, свинца и меди снижается, а кальция остается неизменной.

5. Основная масса кальция сконцентрирована в напочвенном покрове. Масса же летучих фракций органики, цинка, свинца и меди наиболее велика в слое почвы 0-10 см, а железа, калия и марганца – в слое, расположенном ниже.

6. Быстрее всего вымываются из напочвенного покрова и мигрируют в почве железо, калий и марганец, а наименее подвижен кальций.

7. Высокая пространственная вариабельность концентрации химических элементов в напочвенном покрове и почве свидетельствует о необходимости оптимизации объема выборки при изучении биологического круговорота веществ в лесных экосистемах. Для снижения стоимости лабораторных работ и обеспечения приемлемой точности оценки необходимо отбирать не менее 20 образцов, сводя их в средние послынные выборки, которые, в свою очередь, должны быть тщательно перемешаны и разделены на 3-5 частей.

Библиографический список

1. Демаков, Ю.П. Пространственная неоднородность почвенного агрофона лесного питомника и ее влияние на биометрические показатели семян / Ю.П. Демаков, И.И. Митякова // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2011. – № 2. – С. 68-75.
2. 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.
3. Демаков, Ю.П. Влияние аэрального 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. – С. 66-86.
4. Добровольский, Г. В. Почвенный покров охраняемых территорий: состояние, степень изученности, организация исследований / Г.В. Добровольский, О.В. Смирнова, Е.П. Быкова, Н.П. Маткина // Почвоведение. 2003. № 6. С. 645-654.
5. Добровольский, Г. В. Исследование почв на базе заповедников / Г.В. Добровольский // Заповедники России и устойчивое развитие: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 5. – Великие Луки: ЦЛГПБЗ, 2007. – С. 7-12.

6. Методы биогеохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 450 с.
7. Методика выполнения измерений валового содержания меди, кадмия, цинка, свинца, никеля, марганца, кобальта, хрома методом атомно-абсорбционной спектроскопии. – М.: ФГУ ФЦАО, 2007. – 20 с.
8. Карпачевский, Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе / Л.О. Карпачевский. – М.: МГУ, 1977. – 312 с.
9. Почвенно-биогеоценозические исследования в лесных биогеоценозах / под ред. Л.О. Карпачевского. – М.: МГУ, 1980. – 160 с.
10. Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / под ред. Г.В. Добровольского. – М.: Наука, 2002. – 365 с.
11. Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / под ред. Г.В. Добровольского. – М.: Наука, 2003. – 365 с.

VARIABILITY OF ASH CONSTITUENTS CONTENT IN THE SOIL COVER AND TOPSOIL (LICHEN PINE FOREST)

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

The data on variability of oven-dry weight of soil cover in lichen pine forest as well as content in it and in the topsoil (20 cm) of volatile organic fractions and ash constituents are given. It is shown that it is important to use no less than 20 samples when studying biocycle of the matters in this forest type. All the samples should be brought to the mean stratified samplings, which should be thoroughly mixed and divided into 3-5 parts for a chemical analysis.

Keywords: *lichen pine forest, soil, litter, ash constituents, total content, variability.*

УДК 630*114 (470.343)

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ПАРАМЕТРОВ ПОЧВЫ ПОЙМЕННОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

А. В. Исаев, Ю. П. Демаков, Т. Х. Гордеева, А. А. Бажина

Приведены результаты исследований по вариабельности физических, химических и микробиологических параметров верхнего слоя аллювиальной луговой поверхностно-оглеенной почвы в пойменном экотопе. Показано, что основным источником вариации валового содержания зольных элементов в почве, часть из которых изменяется в пространстве экотопа сопряженно, являются случайные факторы-шумы, обусловленные неоднородностью рельефа и наносов аллювия в пределах экотопа, а обилия микроорганизмов – древесные породы (больше всего их под деревьями липы, а меньше всего – под деревьями ели). По мере удаления от стволов всех пород деревьев численность олиготрофов и микромицетов неуклонно возрастает. Подобным же образом изменяется численность целлюлозодеструкторов и сапротрофов под деревьями дуба и ели. Установлено также, что обилие всего комплекса микробиоты в определенной мере зависит от валового содержания в почве зольных элементов. Наиболее чутко реагируют на это микромицеты, изменяя свое обилие обратно пропорционально содержанию большинства ионов металлов. Только хром и стронций в пределах существующего в пойменных экотопах диапазона концентрации оказывают на рост их колоний положительное влияние.

Сделан вывод о том, что для получения надежных выводов о свойствах почвы в пойменных экотопах и влиянии на них древесных растений необходимо отбирать не менее 20 образцов пропорционально доле участия пород в насаждении или площади определенных парцелл, сводя их в средние послойные выборки.

Ключевые слова: *пойменный экотоп, почва, физические, химические и микробиологические показатели, вариабельность, древесные породы, влияние.*

Введение

Почва – «зеркало ландшафта». Этот тезис В.В. Докучаева наглядно иллюстрирует отклик растительности на состояние почвенного покрова. Однако в процессе развития и сама почва изменяется в пространстве и во времени в зависимости от комплекса биотических и абиотических факторов среды. Даже в пределах одного биогеоценоза, являющегося элементарным природным комплексом [39], свойства почв достаточно сильно флуктуируют, это так называемая внутрибиогеоценозная изменчивость [17], о которой и пойдет речь в данной статье.

Одним из факторов флуктуации свойств почв является пространственная неоднородность размещения компонентов биогеоценоза, в частности горизонтальная неоднородность растительного покрова, форми-

рующая парцеллы [17, 18, 36, 41]. Внутри самой парцеллы, где структурными элементами являются отдельные деревья, речь может идти о влиянии феномена фитогенного поля растений, гипотезу о котором выдвинул А.А. Уранов [43].

Вопрос о влиянии древесной растительности на почвенный покров, несмотря на длительную историю его изучения и большое число опубликованных работ [2, 5, 9, 12; 15, 17, 18, 21-24, 31-33], не потерял своей актуальности и поныне, что связано: 1) с его большим практическим значением; 2) разнообразием природно-климатических условий и почв, обуславливающих специфику проявления биогеоценотических процессов в различных регионах России и Земного шара; 3) совершенствованием методов и аппаратуры почвенно-экологических исследований, позволяющих вскрыть ранее не изученные явления; 4) наличием противоречий в результатах различных авторов.

Результаты многочисленных исследований [1, 2, 6, 12, 15, 17-19; 21, 22; 25, 29, 37, 41, и др.] показали, что эдификаторная роль древесных растений выражается в изменении температурно-гидрологического режима биогеоценоза, состава атмосферных осадков, массы опада и лесной подстилки, структуры и биомассы подпологовой растительности, численности и активности различных деструкторов органического вещества. Характер и степень влияния древесных растений на почву зависит от их вида, возраста, степени сомкнутости полога леса, рельефа местности и климата. В частности установлено, что в ризосфере деревьев по мере удаления от приствольной зоны к периферии существенно изменяются значения многих физических, химических и биологических параметров почвы. Характер изменений зависит при этом от многих факторов: вида древесного растения, его возраста, степени сомкнутости древесного полога, типа почвы и физико-географических условий местности. Так, в приствольных микрозонах кислотность почвы и содержание основных элементов питания растений выше, чем в межкроновом пространстве древесных парцелл. С увеличением трофности почв различия между микрозонами становятся более выраженными. Одним из мощных экологических факторов воздействия растительности на почвы являются прижизненные выделения (экзометаболиты) и вещества, вымываемые из их опада.

Таким образом, несмотря на значительный объем накопленных данных, характеризующих вариабельность свойств почвы и факторов, ее определяющих, актуальность работы имеет место в связи с высокой пестротой почвенного покрова и условий, ее формирующих. Исследования по данному вопросу проведены в основном на почвах автоморф-

ного ряда, тогда как почвы гидроморфного ряда, в особенности аллювиальные, в этом отношении пока практически не изучены, что и определило выбор темы нашей работы.

Цель работы – оценить вариабельность физико-химических параметров аллювиальной луговой поверхностнооглеенной почвы и выявить определяющие ее факторы.

Объект и методика изучения

Исследования проведены на постоянной пробной площади, заложенной на территории заповедника в центральной части поймы р. Большая Кокшага в липняке с дубом крапивно-будровом среднепойменном, произрастающем на аллювиальной луговой поверхностнооглеенной сильно гумусированной среднеглинистой почве, подстилаемой слоистыми глинисто-песчаными отложениями [14]. Оценка изменения параметров почвы осуществлена в градиенте фитогенного поля трех деревьев: дуба, липы и ели, находящихся в разных частях экотопа. Для этого на расстоянии 50, 100, 200 и 300 см от ствола каждого дерева сделаны почвенные прикопки и проведено их морфологическое описание. Образцы для определения параметров почвы, с которой была предварительно удалена подстилка, взяты специальным буриком объемом 275,9 см³ из двух верхних слоев (0-10 и 10-20 см), которые, исходя из морфологического строения почвенного профиля, представляют собой два генетических горизонта: гумусовый и переходный гумусово-иллювиальный. Отбор проб осуществляли в середине июля 2013-2014 года. Методика отбора проб в пределах фитогенного поля деревьев выбрана с позиции оценки «индивидуального» влияния дерева на почву, на что указывал Л.О. Карпаческий [17].

Анализ образцов проведен в лаборатории Поволжского государственного технологического университета. Гранулометрический состав почв определяли на лазерном анализаторе размеров частиц Analysette 22 Micro Tесplus. Потери при прокаливании оценивали по ГОСТ 26213-91 [47], величину pH водной и солевой вытяжек почвы – ГОСТ 26423-85 [48] и ГОСТ 11623-89 [49]; гидролитической кислотности – ГОСТ 26212-91 [50]; содержание гумуса – ГОСТ 26213-91 [47], подвижных соединений Са и Mg – ГОСТ 26487-85 [51]; железа – ГОСТ 27894.7-88 [52]; фосфора и обменного калия – ГОСТ Р 54650-2011 [53]; нитратного азота – ГОСТ 26951-86 [54].

Содержание валовых форм металлов определяли по типовым методикам [26, 27]: почву высушивали в шкафу при температуре 105±2°С до постоянной массы, взвешивали на электронных весах VibraHT/НTR-

120E [ShinkoDensy, Japan, 2008] с точностью до 0,0001 г, измельчали, помещали в фарфоровые тигли и озоляли в муфельной печи при температуре $500 \pm 10^\circ\text{C}$ в течение 8 часов. После озоления тигли помещали в эксикаторы с безводным хлоридом кальция для охлаждения, после которого определили массу золы и вычисляли зольность образцов. Полученную золу растворяли в смеси кислот, состоящей из 1 мл концентрированной химически чистой азотной и 3 мл концентрированной особо чистой соляной. Полученные растворы пропускали через обеззоленные фильтры в мерные колбы и разбавляли их дистиллированной водой, доводя объем до 25 мл. Определение содержания в золе ионов металлов проводили на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst 400 [PerkinElmer, USA, 2008] методом градуировочного графика, для построения которого использованы государственные стандартные образцы растворов. Полученные данные были отфильтрованы с помощью t-критерия Стьюдента, сомнительные значения отбракованы.

Образцы почвы для микробиологического анализа отбирали только из слоя почвы 0-10 см методом Красильникова [40]. Учет численности микроорганизмов проводили путем посева на агаризованные питательные среды. Микроорганизмы, использующие органические источники азота, учитывали на мясопептонном агаре (МПА); актиномицеты и бактерии, усваивающие минеральные формы азота, – на крахмалоаммиачном агаре (КАА); микромицеты – на подкисленной среде Чапека; олиготрофы – на почвенном агаре (ПА); целлюлозодеструкторы и азотобактеры – на среде Гетчинсона и Эшби методом обрастания комочков почвы [28].

Обработка цифрового материала проведена на ПК с использованием стандартных методов математической статистики и пакетов прикладных программ.

Результаты исследований и их интерпретация

Одним из важнейших параметров почвы, отражающих как воздействие на нее растительности, так и ее плодородие, является мощность гумусового горизонта, которая в пределах экотопа изменяется от 10,5 до 14,5 см (коэффициент вариации составляет 13,2 %). Наибольшая мощность горизонта отмечена под дубом, а наименьшая – под елью (табл. 1), хотя достоверных различий величины этого параметра почвы под разными породами установить не удалось (табл. 2). Не установлено различий и между прикопками, находящимися на разном удалении от стволов деревьев, что обусловлено, возможно, перекрытием зон влияния разных пород в сложном пойменном древостое.

Таблица 1

Мощность гумусового горизонта почвы под разными породами деревьев

Порода	Расстояние от ствола			Среднее значение, см	Коэффициент вариации, %
	50 см	200 см	300 см		
Дуб	14,5	11,0	14,5	13,3	15,2
Липа	13,5	11,0	11,5	12,0	11,0
Ель	11,0	11,5	10,5	11,0	4,5
В целом	13,0	11,2	12,2	12,1	13,2

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа мощности гумусового горизонта почвы под разными породами деревьев

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
Древесная порода	8,222	2	4,111	2,31	6,94	40,3
Расстояние от ствола	5,056	2	2,528	1,42	6,94	24,8
Шумы (погрешности)	7,111	4	1,778	-	-	34,9

Морфологическое строение гумусового горизонта почвы под разными породами деревьев, как показал анализ проведенных нами описаний, достаточно схоже. Для него характерны темно-бурая окраска, рыхлое сложение, мелкоореховатая структура, устойчивая к механическому воздействию, высокая насыщенность мелкими корнями растений, копролитами дождевых червей и мелкими остатками органического вещества. Под елью встречаются более светлые сизые агрегаты, возникшие в результате деятельности червей либо мелких грызунов. Строение следующего за ним переходного гумусово-иллювиального горизонта, имеющего охристо-коричневую окраску, обусловленную присутствием в значительном количестве новообразований F_2O_3 , тоже во многом схоже между прикопками. Его структура представлена крупнокомковатыми отдельностями, состоящими из более мелких агрегатов (при усилении крупные агрегаты распадаются на более мелкие, которые устойчивы к механическому воздействию). Под деревьями ели и липы содержатся железисто-марганцевые ортштейны (дробовины) диаметром до 1 см, которые являются индикатором глееобразования, возникающего в результате переувлажнения почв грунтовыми водами в условиях их застойно-промывного режима [10]. Их формирование связано со сменой окислительно-восстановительных процессов, чередованием периодов избыточного увлажнения и иссушения почвенного профиля, сменой нейтральной реакции на кислую и с достаточным наличием в почвенных растворах подвижных форм железа и марганца [11, 13]. Под дубом

ортштейны не обнаружены, но присутствуют остатки неразложившегося органического вещества и копролиты червей. После высушивания разница между горизонтами становится более существенной: почва из-под ели приобретает белесую окраску, тогда как из-под других пород – полихромную с преобладанием коричневых тонов. Дифференциация профиля выражена очень слабо.

Довольно значительно изменяется в пределах экотопа гранулометрический состав почвы, существенно различающийся у разных ее слоев: в верхнем слое преобладает фракция крупной пыли, а в нижнем – мелкой (табл. 3). Наиболее сильно варьирует содержание в ней частиц раз-

Таблица 3

Значения статистических показателей гранулометрического состава почв (n=6)

Фракция	Значения статистических показателей*						
	M_x	max	min	S_x	m_x	V	p
<i>Слой почвы 0-10 см</i>							
0,25-0,05 мм	10,3	16,5	6,9	3,34	1,36	32,3	13,2
0,05-0,01 мм	48,1	50,9	42,2	3,37	1,38	7,0	2,9
0,01-0,005 мм	3,6	5,2	2,4	0,92	0,38	25,8	10,5
0,005-0,001 мм	28,1	32,1	25,3	2,30	0,94	8,2	3,3
<0,001 мм	9,9	11,4	8,4	1,03	0,42	10,5	4,3
Физ. глина	41,5	47,0	38,9	2,83	1,15	6,8	2,8
<i>Слой почвы 10-20 см</i>							
0,25-0,05 мм	2,2	3,6	0,9	1,18	0,48	53,6	21,9
0,05-0,01 мм	29,1	46,1	18,7	10,3	4,18	35,3	14,4
0,01-0,005 мм	1,6	2,9	1,0	0,71	0,29	46,1	18,8
0,005-0,001 мм	45,5	53,1	34,2	6,79	2,77	14,9	6,1
<0,001 мм	21,7	26,9	13,2	5,00	2,04	23,0	9,4
Физ. глина	68,7	80,4	50,3	11,3	4,60	16,4	6,7

Примечание: * – M_x , min, max – среднее, минимальное и максимальные значения признака; S_x – среднее квадратическое (стандартное) отклонение, m_x – ошибка среднего; V – коэффициент вариации, %; p – точность опыта, %.

мером 0,25-0,05 и 0,005-0,001 мм, причем изменчивость более высокая в образцах из нижнего слоя. В слое почвы 0-10 см меньше всего варьирует содержание частиц размером 0,01-0,05 и 0,001-0,005 мм, а в нижнем – только размером 0,001-0,005 мм. Изменчивость гранулометрического состава почвы обусловлена как неравномерностью отложения аллювия в пространстве экотопа, так и различиями в скорости процессов почвообразования, в том числе вертикальной миграции частиц и мощности накопления гумуса. Степень изменчивости доли фракции почвы, отображаемая коэффициентом вариации (V, %), в определенной мере зависит от средне-

го значения признака (X , %). Эту зависимость аппроксимирует уравнение регрессии $V = 55,9X^{0,402}$ ($R^2 = 0,482$; $F_{\text{факт.}} = 7,44 > F_{0,05} = 5,32$).

Анализ исходных данных показал, что одной из причин варьирования гранулометрического состава почвы являются древесные растения. Так, в верхнем слое почвы глинистых частиц содержится больше всего под дубом, а мелкого песка (0,05-0,25 мм) – под елью (табл. 4). В нижнем же слое почвы глины больше всего под липой, а мелкого песка – под дубом. Коэффициент сходства гранулометрического состава почв изменяется между древесными породами и слоями от 0,72 до 0,42 (табл. 5). Наиболее схож гранулометрический состав верхнего слоя почвы под дубом и липой ($K_g = 0,64$), а нижнего слоя – под липой и елью ($K_g = 0,64$). Наибольшее же сходство между слоями почвы отмечается под дубом ($K_g = 0,72$), а наименьшее – под липой ($K_g = 0,43$). Различия в содержании фракций между породами обусловлены, скорее всего, случайными причинами, в том числе неоднородностью отложения аллювия в пространстве экотопа.

Таблица 4

Гранулометрический состав почвы под различными породами деревьев

Древесная порода	Глубина, см	Доля фракций (%) различного размера, мм					
		0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	физ. глина
Дуб	0-10	7,4	48,4	3,3	30,3	10,6	44,2
	10-20	3,5	36,7	2,0	39,8	18,0	59,8
Липа	0-10	10,2	50,1	4,4	26,0	9,3	39,7
	10-20	0,9	18,9	1,6	52,4	26,2	80,2
Ель	0-10	13,4	45,9	3,0	28,1	9,6	40,7
	10-20	2,3	31,5	1,1	44,0	21,1	66,2

Таблица 5

Матрица коэффициентов сходства гранулометрического состава образцов почв, взятых из разных слоев из-под различных пород деревьев

Древесная порода	Глубина, см	Значение коэффициентов Жаккара между разными породами деревьев и слоями почвы					
		дуб		липа		ель	
		0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см
Дуб	0-10	1,00					
	10-20	0,72	1,00				
Липа	0-10	0,64	0,64	1,00			
	10-20	0,43	0,43	0,43	1,00		
Ель	0-10	0,43	0,43	0,43	0,45	1,00	
	10-20	0,42	0,42	0,42	0,45	0,59	1,00

В пределах изученного экотопа существенно изменяются также значения физико-химических параметров почвы (табл. 6), что является, по-видимому, обычным явлением, поскольку агрофон даже в лесных питомниках, несмотря на технологические приемы его выравнивания, оказывается довольно неоднородным [7]. В верхнем слое почвы особенно сильно изменяется содержание нитратного азота ($V = 83,4 \%$) и подвижных форм оксида железа ($V = 55,9 \%$), а меньше всего – содержание подвижных ионов кальция ($V = 5,1 \%$), значения pH ($V = 2,8-5,0 \%$) и

Таблица 6

**Вариабельность физико-химических параметров
почвы и содержания в ней подвижных ионов**

Параметр	Значения статистических показателей						
	M_x	max	min	S_x	m_x	V	p
<i>Слой почвы 0-10 см (n=12)</i>							
Влажность весовая, %	26,6	29,9	20,6	3,09	0,89	11,6	3,4
Плотность сложения, г/см ³	0,7	0,8	0,6	0,06	0,02	8,4	2,4
Гигроскопическая влажность, %	8,8	10,9	7,3	1,06	0,31	12,1	3,5
Содержание гумуса, %	5,2	6,3	4,0	0,73	0,21	14,1	4,1
Потери при прокаливании, %	23,2	30,4	18,7	2,89	0,83	12,4	3,6
Значение pH _{вод.}	6,2	6,5	5,9	0,18	0,05	2,8	0,8
Значение pH _{ксл}	5,1	5,4	4,6	0,26	0,07	5,0	1,5
Гидролит. кислотность, ммоль в 100 г	6,4	9,8	4,5	1,72	0,50	26,7	7,7
Содержание нитратного азота, мг/кг	3,2	10,2	0,7	2,68	0,77	83,4	24,1
Содержание P ₂ O ₅ , мг/кг	13,7	25,1	9,3	4,38	1,27	32,1	9,3
Содержание K ₂ O, мг/кг	93,3	121,0	77,0	12,84	3,71	13,8	4,0
Содержание Fe ₂ O ₃ , мг/100 г	51,3	136	26,5	28,64	8,27	55,9	16,1
Содержание подвижного Ca ²⁺ , ммоль в 100 г	28,6	30,5	25,5	1,5	0,4	5,1	1,5
Содержание подвижного Mg ²⁺ , ммоль в 100 г	8,1	10,6	6,8	0,9	0,3	11,7	3,4
Степень насыщенности основаниями, %	85,2	88,8	78,7	3,09	0,89	3,6	1,1
<i>Слой почвы 10-20 см (n=12)</i>							
Гигроскопическая влажность, %	6,5	7,2	6,1	0,37	0,11	5,6	1,6
Плотность сложения, г/см ³	1,0	1,1	0,9	0,11	0,04	10,9	4,4
Содержание гумуса, %	3,0	4,3	1,8	0,75	0,22	24,7	7,1
Потери при прокаливании, %	10,9	12,8	8,6	1,27	0,37	11,6	3,4
Значение pH _{ксл}	4,4	4,9	3,4	0,52	0,15	11,8	3,4
Гидролит. кислотность, ммоль в 100 г	10,9	16,6	6,8	2,92	0,84	26,7	7,7
Содержание нитратного азота, мг/кг	0,7	1,4	0,5	0,28	0,08	37,7	10,9
Содержание P ₂ O ₅ , мг/кг	10,5	21,0	3,0	5,70	1,65	54,3	15,7
Содержание K ₂ O, мг/кг	62,8	78,0	49,0	9,54	2,75	15,2	4,4
Содержание Fe ₂ O ₃ , мг/100 г	105,6	145,5	68,0	22,5	6,48	21,3	6,1
Содержание подвижного Ca ²⁺ , ммоль в 100 г	15,2	18,0	12,5	1,83	0,53	12,0	3,5
Содержание подвижного Mg ²⁺ , ммоль в 100 г	3,6	8,3	1,0	2,04	0,59	57,5	16,6
Степень насыщенности основаниями, %	63,6	73,2	54,3	6,32	1,83	9,9	2,9

степени насыщенности основаниями ($V = 3,6 \%$). Коэффициент вариации остальных параметров почвы изменяется в пределах от 8,4 до 32,1 %. В слое почвы 10-20 см более всего варьирует содержание подвижного магния и фосфора, а меньше всего изменяются, как и в верхнем слое, значения степени насыщенности основаниями и pH.

С увеличением глубины почвы вариабельность большинства физико-химических показателей возрастает, что может являться как следствием разной мощности гумусового горизонта, так и неоднородности строения почвенной массы, вызванной различными факторами среды. Особенно сильно это выражено у таких показателей, как содержание подвижного магния (коэффициент вариации возрастает в 4,9 раза с 11,7 до 57,5 %) и фосфора (с 32,1 до 54,3 %). В нижнем слое почвы также в 2-3 раза увеличивается вариабельность содержания гумуса (с 14,1 до 24,7 %), подвижного кальция (с 5,1 до 12,0 %), суммы подвижных оснований (с 3,6 до 9,9 %) и значения pH_{KCl} (с 2,8 до 11,8 %). Вариабельность же содержания оксида железа, нитратного азота, гигроскопической влаги и плотности сложения, наоборот, снижается.

Одним из источников вариации параметров почвы в пределах экотопа являются древесные породы, воздействующие на нее своим опадом, а также кроновыми и корневыми выделениями (экзометаболитами), состав и концентрация которых сугубо видоспецифичны [1, 17, 24, 28, 33, 34, 37 и др.]. Анализ исходных данных показал, что содержание гумуса в верхнем слое почвы наиболее велико в подкроновом пространстве дерева ели, а в нижнем слое – липы (табл. 7). Наименьшее же содержание гумуса в верхнем слое почвы отмечается под деревом дуба, а в нижнем – ели, где реакция среды наиболее кислая (под дубом значения pH и степени насыщенности основаниями наибольшие, а гидролитической кислотности наименьшие). Нитратного азота больше всего содержится в почве под дубом (в обоих слоях), а меньше всего – под липой (в верхнем слое) и елью (в нижнем слое). Содержание подвижного фосфора в верхнем слое почвы под всеми породами деревьев примерно одинаковое, в нижнем же оно под елью и липой почти в два раза снижается, а под дубом в 1,2 раза увеличивается, превышая в 2,2-2,8 раза отметки под другими породами деревьев. Содержание подвижного калия в верхнем слое почвы под всеми породами также примерно одинаковое, а в нижнем слое оно наиболее велико под липой. Оксида железа в обоих слоях почвы содержится больше всего под дубом, а меньше всего – под липой. Содержание подвижного кальция под всеми породами деревьев примерно одинаково в обоих слоях почвы, подвижного же магния

больше всего под елью. Плотность сложения верхнего слоя почвы наиболее высока под дубом, а под липой же она наименьшая.

Таблица 7

Влияние древесных пород на физико-химические параметры разных слоев почвы (n=4)

Параметр*	Значения параметров разных слоев почвы под деревьями					
	дуба		липы		ели	
	0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см
Плотность сложения	0,78	1,10	0,70	0,90	0,76	0,90
Содержание гумуса	4,68	2,95	5,03	3,73	5,78	2,40
Потери при прокаливании	22,8	11,6	21,6	10,2	22,5	11,0
Значение pH _{КС}	5,25	4,78	5,20	4,42	4,89	3,96
Гидролитическая кислотность	5,41	8,17	5,66	11,3	8,24	13,3
Содержание нитратного азота	5,93	0,92	1,55	0,73	2,15	0,58
Содержание P ₂ O ₅	14,2	17,3	14,6	7,98	12,2	6,25
Содержание K ₂ O	28,1	56,3	28,2	72,3	29,6	60,0
Содержание Fe ₂ O ₃	76,1	113,6	33,5	92,2	44,1	111,0
Содержание Ca ²⁺	28,1	15,1	28,2	16,4	29,6	14,2
Содержание Mg ²⁺	7,79	3,09	7,76	3,03	8,94	4,55
Степень насыщенности основаниями	86,9	69,2	86,4	63,0	82,4	58,7

Примечание: * – единицы измерения параметров приведены в табл. 6.

Значения физико-химических параметров почвы изменяются также по мере удаления от стволов деревьев. Так, в непосредственной близости у стволов деревьев всех пород значения pH почвы, содержание нитратного азота и подвижного калия более высокие, чем на расстоянии 2-3 м от них (рис. 1 и 2). Значения же гидролитической кислотности в верхнем слое почвы по мере удаления от ствола, наоборот, возрастают, особенно под елью (рис. 3). В нижнем слое под этой породой они, наоборот, снижаются, а под дубом и липой флуктуируют почти бессистемно, находясь в противофазе по отношению друг к другу. Содержание оксида железа в верхнем слое почвы под дубом снижается по мере удаления от его ствола, а в нижнем слое, наоборот, увеличивается (рис. 4). У липы же и ели оно в обоих слоях почвы неуклонно возрастает.

Несмотря на довольно четко выраженное изменение состояния почвы под разными породами деревьев в пределах их фитогенного поля, доказать достоверность воздействующих факторов удалось далеко не для всех показателей из-за значительной их вариабельности (табл. 8).

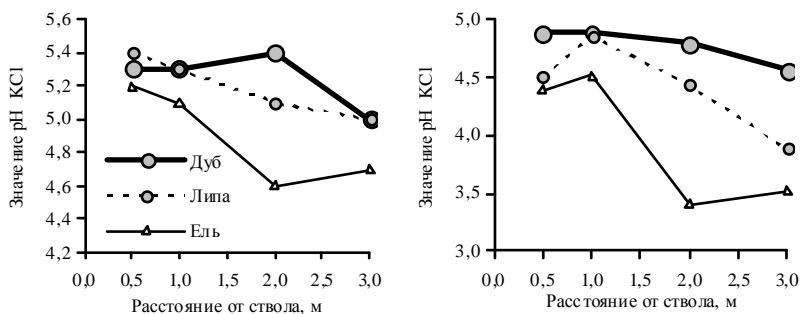


Рис. 1. Изменение значений pH верхнего (слева) и нижнего слоев почвы по мере удаления от стволов деревьев

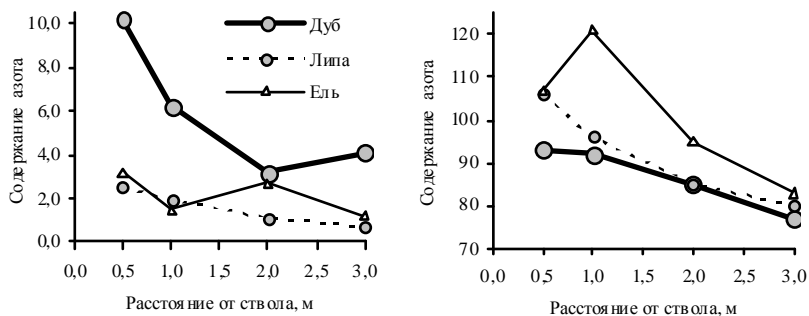


Рис. 2. Изменение содержания нитратного азота (слева) и обменного калия в верхнем слое почвы по мере удаления от стволов деревьев

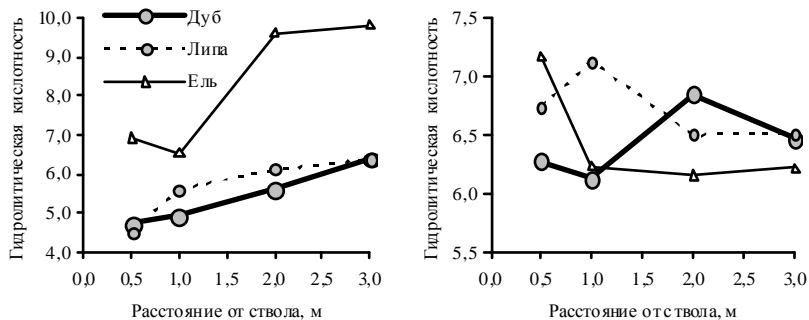


Рис. 3. Изменение значений гидролитической кислотности верхнего (слева) и нижнего слоев почвы по мере удаления от стволов деревьев

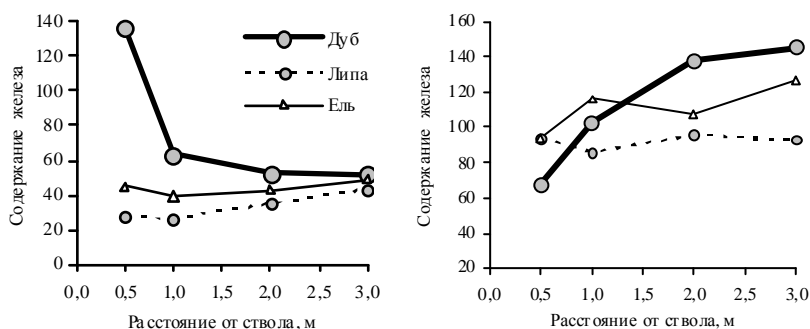


Рис. 4. Изменение содержания оксида железа в верхнем (слева) и нижнем слоях почвы по мере удаления от стволов деревьев

Таблица 8

**Результаты дисперсионного анализа вариационности
физико-химических свойств почвы**

Показатель	Источники дисперсии и доля их влияния				
	Порода ($F_{0,05} = 5,14$)		Расстояние ($F_{0,05} = 4,76$)		Доля внут- рипробной дисперсии, %
	$F_{\text{факт.}}$	доля влияния, %	$F_{\text{факт.}}$	доля влияния, %	
Слой почвы 0-10 см					
Влажность весовая	8,72	49,4	3,95	33,6	17,0
Значение $pH_{\text{вод.}}$	8,04	44,4	4,70	39,0	16,6
Значение pH_{KCl}	6,80	42,3	4,19	39,1	18,6
Гидролитическая кислотность	20,4	60,4	6,92	30,8	8,9
Содержание азота нитратов	9,65	57,1	2,83	25,1	17,7
Содержание K_2O	5,39	24,8	8,89	61,4	13,8
Содержание Mg^{2+}	5,18	40,5	3,07	36,0	23,5
Степень насыщенности основа- ниями	13,3	45,9	8,40	43,7	10,3
Слой почвы 10-20 см					
Содержание гумуса	10,8	57,9	3,22	26,0	16,1
Значение pH_{KCl}	8,94	46,4	4,88	38,0	15,6
Гидролитическая кислотность	7,07	57,5	1,49	18,2	24,4
Содержание P_2O_5	12,3	78,4	0,27	2,5	19,1
Содержание K_2O	6,47	55,9	1,40	18,1	25,9

Исследования показали, что в пространстве экотопа значительно изменяются не только физико-химические параметры почвы, но и численность различных групп микроорганизмов (табл. 9). Наиболее сильно варьируют встречаемость азотфиксирующих бактерий и численность актиномицетов. Меньше же всего изменяется численность микромице-

тов. Коэффициент вариации численности остальных групп микроорганизмов изменяется в небольших пределах: от 41,9 % (у олиготрофов) до 58,6 % (у аминокавотрофов), причем эти изменения в пространстве экотопов происходят у них более или менее синхронно, о чем убедительно свидетельствуют данные корреляционного анализа (табл. 10). Наиболее тесно связаны между собой аминокавотрофы, сапротрофы и олиготрофы, которые входят в один кластер (рис. 5). Азотфиксаторы отстоят от остальных групп микроорганизмов особняком.

Таблица 9

Вариабельность обилия различных групп почвенных микроорганизмов (n=12)

Группы микроорганизмов	Значения статистических показателей						
	M _x	max	min	S _x	m _x	V	p
Азотфиксаторы, %	2,69	12	0,0	3,76	1,09	139,7	40,3
Актиномицеты, млн. кол./г	1,78	4,1	0,2	1,46	0,42	81,7	23,6
Аминокавотрофы, млн. кол./г	4,84	8,9	1,9	2,83	0,82	58,6	16,9
Сапротрофы, млн. кол./г	6,03	12	2,3	3,35	0,97	55,7	16,1
Олиготрофы, млн. кол./г	5,56	9,5	3,0	2,33	0,67	41,9	12,1
Целлюлозодеструкторы, тыс. кол./г	10,9	21,4	4,5	5,82	1,68	53,2	15,4
Микромицеты, тыс. кол./г	96,9	137	74,0	19,2	5,53	19,8	5,7

Таблица 10

Характер взаимных связей между различными группами почвенной микробиоты

Группы микроорганизмов	Значения коэффициента корреляции между группами организмов					
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
1. Азотфиксаторы	1,00					
2. Актиномицеты	0,81	1,00				
3. Аминокавотрофы	0,71	0,94	1,00			
4. Сапротрофы	0,43	0,80	0,93	1,00		
5. Олиготрофы	0,86	0,94	0,95	0,79	1,00	
6. Целлюлозодеструкторы	0,13	0,34	0,42	0,58	0,39	1,00
7. Микромицеты	0,03	-0,15	-0,18	-0,30	-0,05	-0,13

Одним из факторов пространственной вариабельности численности почвенной микробиоты являются древесные растения, выделяющие в окружающую среду свои экзометаболиты, по-разному воздействующие на почву и биологические объекты. Так, под деревом липы численность всех микроорганизмов, кроме микромицетов и целлюлозодеструкторов, наибольшая, а под деревом ели наименьшая (табл. 11), что подтвержде-

но статистически (табл. 12). Достоверность же влияния напряженности фитогенного поля деревьев на численность почвенной микробиоты в

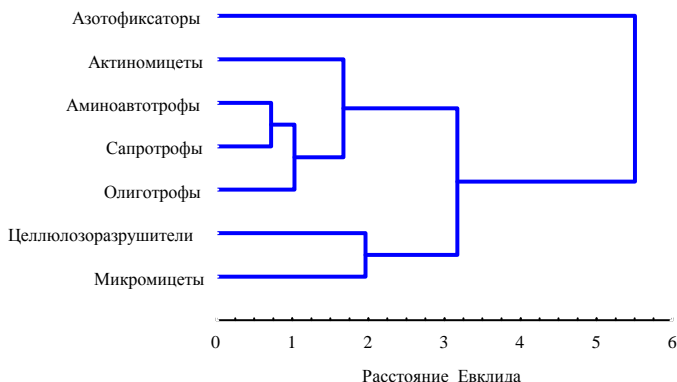


Рис. 5. Дендрограмма сходства различных групп почвенных микроорганизмов, выполненная способом Варда по матрице нормированных данных их обилия

большинстве случаев доказать не удалось, поскольку она изменяется у каждой породы по-разному. Так, численность олиготрофов и микромицетов по мере удаления от стволов всех пород деревьев неуклонно возрастает (рис. 6). Подобным же образом изменяется численность целлюлозодеструкторов и сапротрофов под деревьями дуба и ели. Под деревом же липы она наиболее велика на расстоянии 0,5 от ствола, а далее неуклонно снижается. Причиной этого может являться, на наш взгляд, воздействие фитогенного поля соседних деревьев.

Таблица 11

Влияние древесных пород на обилие почвенной микробиоты в слое почвы 0-10 см

Группы микроорганизмов	Численность микроорганизмов под разными деревьями		
	дубом	липой	елью
Азотфиксаторы, %	1,6	6,2	0,3
Актиномицеты, млн кол./г	1,0	3,6	0,7
Аминоавтотрофы, млн кол./г	3,5	8,4	2,6
Сапротрофы, млн кол./г	5,1	9,7	3,4
Олиготрофы, млн кол./г	4,5	8,4	3,8
Целлюлозодеструкторы, тыс. кол./г	13,2	12,2	7,4
Микромицеты, тыс. кол./г	82,3	92	116,5

Таблица 12

Данные дисперсионного анализа численности
различных групп почвенной микробиоты

Группа микроорганизмов	Источники дисперсии и доля их влияния				
	Порода ($F_{0,05} = 5,14$)		Расстояние ($F_{0,05} = 4,76$)		Доля внутри- пробной дисперсии, %
	$F_{\text{факт.}}$	доля влияния, %	$F_{\text{факт.}}$	доля влияния, %	
Азотфиксаторы	7,51	48,2	3,37	32,5	19,3
Актиномицеты	45,5	87,9	2,19	6,4	5,8
Аминоавтотрофы	57,1	89,0	2,71	6,3	4,7
Сапротрофы	7,82	68,6	0,39	5,1	26,3
Олиготрофы	337,6	81,2	50,0	18,1	0,7
Целлюлозодеструкторы	1,03	20,7	0,63	19,0	60,3
Микромицеты	37,1	61,6	13,4	33,4	5,0

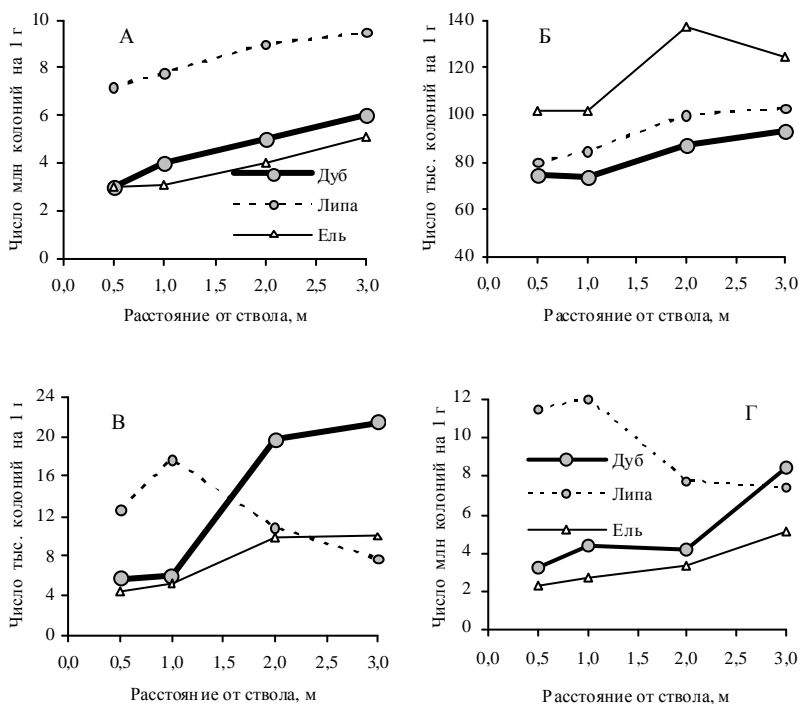


Рис. 6. Изменение численности почвенных микроорганизмов по мере удаления от стволов деревьев: А – олиготрофы, Б – микромицеты, В – целлюлозоразрушители, Г – сапротрофы

Изменение численности почвенных микроорганизмов обусловлено в определенной мере также физико-химическими параметрами почвы (табл. 13). Расчеты показали, что численность микромицетов (Y , тыс. колоний на 1 г) прямо пропорциональна значению гидролитической кислотности почвы (X , моль на 100 г) и обратно пропорционально величине рН кислотной вытяжки (рис. 7), что наилучшим образом описывают линейные уравнения регрессии $Y = 10,73 \cdot X + 27,94$, и $Y = 451,25 - 69,31 \cdot \text{pH}$, объясняющие соответственно 92,6 и 87 % общей дисперсии показателя. На изменение других параметров почвы, в том числе и на содержание гумуса, эти микроорганизмы практически не реагируют. На варьирование численности целлюлозодеструкторов (Y , тыс. колоний на 1 г) достоверно влияют значения двух параметров: содержания гумуса (X , %) и суммы обменных оснований (Z , ммоль/100 г). Эту зависимость описывает множественное уравнение регрессии $Y = 80,0 - 2,24 \cdot X - 1,57 \cdot Z$, объясняющее 55,6 % общей дисперсии показателя. На варьирование же численности олиготрофов (Y , млн. колоний на 1 г) гораздо большее влияние оказывает не содержание гумуса, а потери при прокаливании почвы (X , %), отражающие общее содержание в ней органического вещества. Эту зависимость описывает множественное линейное уравнение регрессии $Y = 27,4 - 0,38 \cdot X - 0,35 \cdot Z$, объясняющее всего 40,5 % общей дисперсии показателя. На варьирование численности аминоавтотрофов и сапротрофов (Y , млн колоний на 1 г почвы) достоверно влияют два других параметра: содержание нитратного азота (X , мг/кг) и сумма обменных оснований (Z , ммоль/100 г). Эту зависимость наилучшим образом также описывают множественные линейные уравнения регрессии:

- для аминоавтотрофов $Y = 31,2 - 0,487 \cdot X - 0,673 \cdot Z$, $R^2 = 0,484$;
- для сапротрофов $Y = 43,1 - 0,414 \cdot X - 0,972 \cdot Z$, $R^2 = 0,518$.

Таблица 13

Влияние физико-химических свойств почвы на различные группы микроорганизмов (n=12)

Группы микроорганизмов	Значения коэффициентов корреляции с различными параметрами								
	гумус	рН KCl	P ₂ O ₅	K ₂ O	Hг*	Ca	Mg	Fe ₂ O ₃	азот
Сапротрофы	-0,07	0,27	0,24	-0,23	-0,34	-0,60	-0,57	-0,46	-0,33
Аминоавтотрофы,	-0,16	0,17	0,08	-0,31	-0,28	-0,45	-0,52	-0,48	-0,46
Олиготрофы	-0,29	0,05	-0,16	-0,47	-0,16	-0,36	-0,48	-0,48	-0,55
Актиномицеты	-0,18	0,20	0,07	-0,24	-0,30	-0,41	-0,47	-0,50	-0,52
Целлюлозодеструкторы	-0,32	0,14	-0,15	-0,47	-0,09	-0,62	-0,48	-0,30	-0,19
Микромицеты	0,43	-0,93	-0,59	-0,07	0,96	0,30	0,34	-0,34	-0,54
Азотфиксаторы	-0,33	-0,06	-0,28	-0,53	-0,12	-0,23	-0,35	-0,27	-0,44

Примечание: *Hг – гидролитическая кислотность.

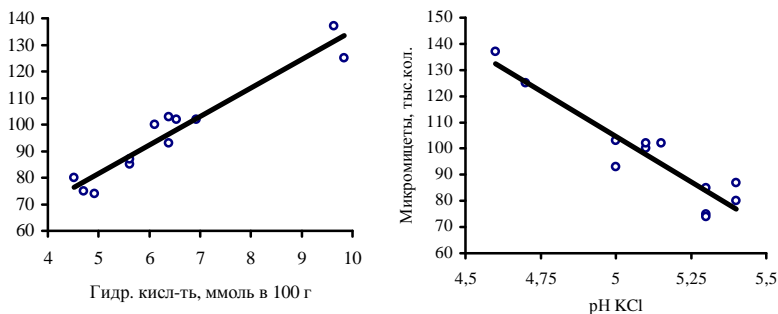


Рис. 7. Влияние кислотности на количество микромицетов в слое почвы 0-10 см.

Изменение численности микроорганизмов обусловлено также варьированием температуры и влажности почвы в пространстве экотопов. Так, нами было установлено [6], что даже весной вскоре после половодья температура почвы под слоем подстилки на глубине 5 см варьирует от 8,9 до 11,3°C (табл. 14). Величина стандартного отклонения показателя, отражающего степень варьирования температуры почвы, изменяется по градиенту глубины не монотонно: наиболее низкие значения показателя отмечены на глубине 10 и 80 см, а наиболее высокие – 5 и 40 см. Причина этого явления связана с действием в пойме паводковых вод, которые приводят к нивелированию температурного фона почвы до глубины 10 см. После схода паводка температура поверхности почвы в разных точках экотопа варьирует еще в более значительных пределах, что связано с неоднородностью полога древостоя.

Таблица 14

**Статистические показатели температуры
почвы по данным измерений 11-12 мая 2010 года**

Глубина, см	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	Размах	S_x	m_x	V	p
5	9,7	8,9	11,3	2,4	0,76	0,27	7,8	2,8
10	8,5	7,7	9,1	1,4	0,50	0,18	5,8	2,1
20	7,7	6,6	8,6	2,0	0,79	0,28	10,2	3,6
40	6,2	5,0	7,1	2,1	0,86	0,30	14,0	4,9
60	5,0	3,9	5,4	1,5	0,52	0,18	10,4	3,7
80	3,6	2,7	4,2	1,5	0,50	0,18	13,8	4,9

Все прикопки по комплексу характеризующих их физико-химических и микробиологических признаков почв объединяются между собой, как показал кластерный анализ, в четыре группы (рис. 8). В

первую из них вошли прикопки, заложенные под деревом липы, во вторую и третью – под деревом дуба на расстоянии 200-300 см и 50-100 см от ствола соответственно, в четвертую – под деревом ели. Почвы под различными деревьями отличаются друг от друга главным образом по признакам 12, 13-17 и 19 (рис. 9), характеризующим содержание азота и

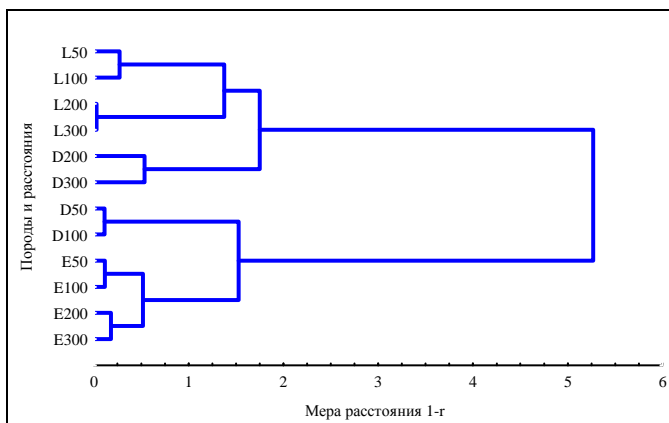


Рис. 8. Дендрограмма сходства прикопок по комплексу физико-химических и микробиологических признаков слоя почвы 0-10 см.

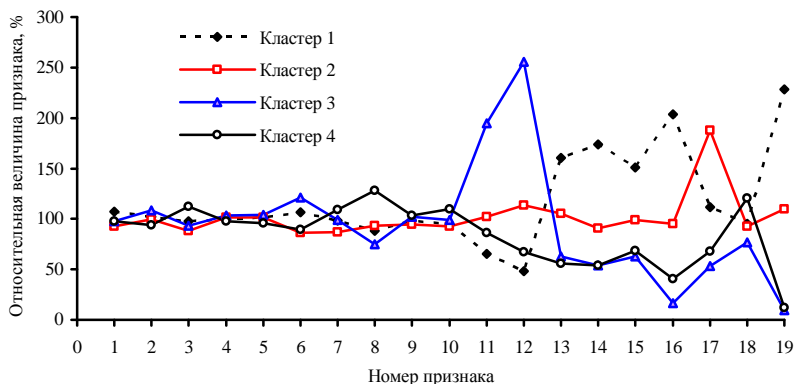


Рис. 9. Относительная величина значений различных параметров почв, относящихся к разным кластерам. 1 – гигроскопическая влажность; 2 – плотность сложения; 3 – гумус; 4 и 5 – pH H₂O и pH KCl; 6 –P₂O₅; 7 –K₂O; 8 – гидролитическая кислотность; 9 и 10 – Ca²⁺ и Mg²⁺; 11 – подвижные формы железа; 12 – азот нитратов; 13 – сапротрофы; 14 – аминокислототрофы; 15 – олиготрофы; 16 – актиномицеты; 17 – целлюлозодеструкторы; 18 – микромицеты; 19 – азотфиксаторы.

численность микробиоты. По значениям физико-химических показателей и численности микромицетов (признак 18) прикопки не различаются между собой.

Значительно варьирует в пространстве экотопа также валовое содержание в почве зольных элементов, особенно стронция и кадмия, концентрация которых очень мала (табл. 15). Велика вариабельность содержания в верхнем слое почвы хрома, марганца и свинца, а в нижнем, кроме того, и кальция. Меньше всего изменяется содержание в почве железа, кобальта и выгорающих фракций органического вещества (углерода, кислорода, азота). Доминантом по валовому содержанию в почве является железо, что отмечают и другие исследователи [5]. Остальные элементы образуют в порядке снижения концентрации ранговые ряды, сугубо специфичные для каждого слоя почвы:

- верхнего – $\text{Ca} > \text{Mn} > \text{K} > \text{Zn} > \text{Ni} > \text{Cr} > \text{Pb} > \text{Cu} > \text{Co} > \text{Sr} > \text{Cd}$,
- нижнего – $\text{Mn} > \text{K} > \text{Ca} > \text{Zn} > \text{Ni} > \text{Cr} > \text{Co} > \text{Pb} > \text{Cu} > \text{Sr} > \text{Cd}$.

Таблица 15

Вариабельность валового содержания в почве зольных элементов

Пара- метр	Значения статистических показателей у разных элементов*												
	орга- ника	Fe ³⁺	Ca ²⁺	K ⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Ni ²⁺	Cr ⁶⁺	Pb ²⁺	Cu ²⁺	Co ²⁺	Sr ²⁺	Cd ²⁺
Слой почвы 0-10 см													
M _x	23,2	31,52	3,01	2,74	1,88	68,8	28,88	19,66	9,65	8,87	7,56	3,36	0,28
max	30,6	49,34	4,98	3,83	3,81	135,6	42,82	34,51	14,40	12,22	10,78	9,95	0,69
min	17,8	18,58	1,25	1,31	0,60	35,9	14,03	0,30	0,88	4,16	5,42	0,64	0,00
S _x	3,19	6,19	0,78	0,49	0,71	15,3	6,64	9,25	3,41	1,73	1,08	2,42	0,17
m _x	0,38	0,42	0,05	0,03	0,05	1,043	0,452	0,629	0,232	0,118	0,074	0,165	0,002
V	13,8	19,6	25,8	17,9	37,7	22,3	23,0	47,0	35,4	19,5	14,3	72,0	62,0
p	1,6	1,34	1,76	1,22	2,56	1,5	1,6	3,2	2,4	1,3	1,0	4,9	0,7
Слой почвы 10-20 см													
M _x	10,6	36,78	0,93	1,98	2,65	57,7	28,33	17,42	7,10	6,49	9,59	1,42	0,24
max	13,6	50,27	2,04	3,19	6,74	164,5	49,82	28,32	11,99	12,29	13,92	5,01	0,65
min	7,8	23,35	0,27	1,25	0,41	24,5	13,48	2,04	0,00	3,54	5,17	0,00	0,00
S _x	1,54	6,51	0,47	0,52	1,41	15,1	8,13	6,82	2,70	2,02	1,70	1,23	0,18
m _x	0,2	0,44	0,03	0,04	0,10	1,027	0,553	0,464	0,184	0,137	0,116	0,084	0,012
V	14,5	17,7	51,2	26,1	53,2	26,2	28,7	39,2	38,0	31,1	17,7	86,5	77,3
p	1,7	1,20	3,49	1,78	3,62	1,8	2,0	2,7	2,6	2,1	1,2	5,9	5,3

Примечание: * – содержание выгоревшей органики выражено в %, железа, марганца, калия и кальция – в г/кг абсолютно сухой массы почвы, а остальных элементов – в мг/кг; количество образцов для органики составило 72, для остальных элементов – 216.

Установлено, что значение коэффициента вариации содержания в почве у большинства элементов с глубиной возрастает, снижаясь только у железа и хрома. Одной из причин возрастания вариации является неоднородность почвенного образца: если образец почвы с глубины 0-10 см относится исключительно к гумусовому горизонту, то с глубины 10-20 см еще и к нижележащему иллювиальному.

Расчеты показали наличие достоверности различия валового содержания большинства зольных элементов в анализируемых слоях почвы (табл. 16). Различий содержания не выявлено только у никеля и кадмия. В слое почвы 10-20 см железа и марганца содержится больше, чем в выше расположенном слое, что связано, возможно, с нарастанием здесь степени оглеения в результате подтока к поверхности обогащенных этими элементами грунтовых вод [10, 11]. О накоплении железа и марганца в слое почвы 10-20 см свидетельствует и присутствие дробовин. Количество органического вещества с глубиной уменьшается в результате его вымывания и естественной минерализации. Такой характер вертикального распределения элементов в почве определяется особенностями их потребления растениями и образования труднорастворимых в воде соединений.

Таблица 16

Оценка достоверности различия содержания элементов в различных слоях почвы (n=216)

Значение критерия Стьюдента между содержанием элементов в различных слоях почвы												
органика	Fe	Ca	K	Mn	Zn	Ni	Cr	Pb	Cu	Co	Sr	Cd
31,2	8,60	33,3	15,5	7,12	8,81	0,61	2,87	8,61	13,1	14,78	10,44	2,28

Примечание: при $p = 0,99$ для всех элементов; $t_{кр.} = 2,79$ для органики $t_{кр.} = 2,61$.

Результаты дисперсионного анализа показали, что основным источником вариации валового содержания органического вещества и зольных элементов в почве являются случайные факторы-шумы (табл. 17), обусловленные неоднородностью рельефа и наносов аллювия в пределах экотопа. Доля их влияния на характер пространственного распределения содержания многих элементов в различных слоях почвы составляет более 70 %, несколько снижаясь только у марганца, кобальта и выгорающих фракций органического вещества (54,6-67,2 %). Влияние же вида древесной породы и расстояния от ствола дерева на содержание зольных элементов весьма мало (табл. 18 и 19). Только у хрома и марганца оно составляет более 20 %. Доля влияния расстояния от ствола дерева наиболее значительна по содержанию кобальта в верхнем слое почвы (25,4 %) и марганца в нижнем слое (20,4 %).

Таблица 17

Результаты дисперсионного анализа валового содержания органики и зольных элементов в почве пойменного экотопа

Фактор*	Значения										
	органика	Fe	Ca	K	Mn	Zn	Ni	Cr	Pb	Cu	Co
<i>Доля влияния факторов (%) для слоя почвы 0-10 см</i>											
A	8,0	2,8	6,2	9,9	27,4	-	1,2	22,2	1,3	2,0	0,7
B	11,9	13,0	15,2	9,4	12,1	-	3,0	6,0	3,9	14,0	25,4
A×B	20,4	9,3	7,3	7,3	5,9	-	5,1	0,6	4,1	9,2	6,8
Шум	59,7	74,9	71,3	73,4	54,6	-	90,8	71,2	90,8	74,7	67,2
<i>Доля влияния факторов (%) для слоя почвы 10-20 см</i>											
A	15,9	3,8	7,4	11,2	3,3	20,0	2,7	7,7	4,8	8,8	7,8
B	17,3	4,2	0,5	2,5	20,4	0,7	11,0	2,7	10,0	0,5	14,3
A×B	29,8	9,4	8,3	5,8	4,7	13,5	8,8	1,1	5,3	17,9	11,7
Шум	36,9	82,6	83,7	80,5	71,6	65,8	77,5	88,5	79,9	72,8	66,2
<i>Уровень значимости фактора для различных элементов для слоя почвы 0-10 см</i>											
A	0,023	0,024	<0,001	<0,001	<0,001	-	0,270	<0,001	0,247	0,063	0,366
B	0,012	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	-	0,083	<0,001	0,036	<0,001	<0,001
A×B	0,006	<0,001	0,003	0,003	0,002	-	0,083	0,950	0,168	<0,001	0,003
<i>Уровень значимости фактора для различных элементов для слоя почвы 10-20 см</i>											
A	<0,001	0,010	<0,001	<0,001	0,0104	<0,001	0,030	<0,001	0,003	<0,001	<0,001
B	<0,001	0,018	0,742	0,100	<0,001	0,521	<0,001	0,103	<0,001	0,730	<0,001
A×B	<0,001	0,0011	0,003	0,027	0,0397	<0,001	0,001	0,860	0,041	<0,001	<0,001

Примечание: *A – древесная порода, B – расстояние от ствола дерева, A×B – взаимодействие факторов. Для цинка дисперсионный анализ верхнего слоя не проведен из-за отсутствия данных по ряду прикопок.

Таблица 18

Валовое содержание зольных элементов в почве под деревьями разных пород (n=72)

Показатель	Содержание элементов под древесными породами, мг/кг		
	дуб	липа	ель
1	2	3	4
<i>Слой почвы 0-10 см</i>			
Органика, %	24,1±0,49	22,0±0,41	23,4±0,84
Fe	33427,2±916,4	31768,3±450,5	29432,7±709,9
Ca	3324,6±94,5	2999,4±75,51	2705,3±92,2
K	2921,25±56,28	2742,1±51,2	2544,4±57,31
Mn	2330,4±77,3	1948,1±77,67	1386,1±55,45
Zn	67,9±1,63	78,1±2,1	60,9±1,27
Ni	29,35±0,77	29,5±1,05	27,8±0,39
Cr	14,9±1,05	18,6±0,96	25,4±0,87
Pb	9,2±0,47	10,1±0,43	9,6±0,29
Cu	9,06±0,23	8,97±0,23	8,59±0,15
Co	7,36±0,12	7,56±0,12	7,76±0,14

Окончание таблицы 18

1	2	3	4
<i>Слой почвы 10-20 см</i>			
Органика, %	11,4±0,27	9,95±0,23	10,5±0,35
Fe	36122,6±1052,5	38947,2±560,7	35235,5±565,5
Ca	1056,1±60,4	879,9±40,7	852,8±64,6
K	2189,3±81,59	1954,2±30,6	1810,6±55,5
Mn	2330,3±89,1	3183,7±186,83	2406,6±183,33
Zn	52,98±1,36	64,90±1,69	52,94±0,95
Ni	29,44±0,70	29,09±1,34	26,45±0,64
Cr	15,71±1,06	16,50±0,77	20,04±0,29
Pb	6,91±0,30	7,90±0,35	6,50±0,29
Cu	6,21±0,23	7,32±0,23	5,94±0,22
Co	8,94±0,16	9,77±0,22	10,06±0,20

Таблица 19

Валовое содержание зольных элементов в почве на разном удалении от ствола деревьев (n=48)

Показатель	Содержание элементов на разном удалении от ствола деревьев, м			
	0,5	1,0	2,0	3,0
<i>Слой почвы 0-10 см</i>				
Органика, %	24,8±0,50	22,8±0,71	23,2±0,89	21,9±0,62
Fe	34093,98±574,93	33030,6±1014,36	29381,6±797,98	27881,4±1137,40
Ca	3610,3±129,11	2841,5±99,29	2879,0±74,16	2870,9±109,28
K	2966,0±60,32	2776,6±65,21	2588,9±65,18	2614,2±64,49
Mn	2017,9±99,16	2347,7±151,24	1513,7±74,57	1883,9±104,13
Zn	69,0±1,90	72,02±2,57	62,9±2,14	68,1±2,04
Ni	30,36±0,892	29,46±1,157	27,72±0,775	27,53±0,826
Cr	22,32±1,043	21,44±1,170	17,89±1,275	16,98±1,398
Pb	10,46±0,371	10,16±0,415	8,93±0,497	9,06±0,533
Cu	9,59±0,208	9,51±0,245	8,84±0,251	7,86±0,237
Co	8,2±0,112	8,22±0,221	6,93±0,082	7,12±0,106
<i>Слой почвы 10-20 см</i>				
Органика, %	11,7±0,41	10,4±0,26	10,2±0,31	10,2±0,31
Fe	37767,9±697,96	38677,6±1063,32	34577,8±872,79	38254,4±1461,16
Ca	1126,6±74,66	1202,4±202,2	991,1±87,53	1144,9±184,79
K	2143,5±73,68	1995,9±91,49	1894,5±68,96	2000,3±67,59
Mn	2139,6±67,41	4204,6±360,46	2475,1±143,24	2523,8±188,87
Zn	57,7±1,16	56,7±2,04	56,6±1,39	59,8±3,09
Ni	25,8±0,64	32,5±1,42	28,8±1,02	26,2±0,98
Cr	19,2±0,66	17,4±0,73	16,2±1,0	16,8±1,20
Pb	8,26±0,20	7,58±0,29	6,16±0,39	6,43±0,47
Cu	6,41±0,20	6,68±0,32	6,56±0,32	6,32±0,24
Co	9,43±0,11	10,66±0,30	8,95±0,19	9,32±0,22

Высокая пространственная изменчивость значений физических, химических и микробиологических параметров почвы свидетельствует о

необходимости оптимизации объема выборки при проведении исследований и взятии необходимого числа образцов. Объем выборки (N , шт.) для достижения требуемой точности учета можно вычислить по известной формуле математической статистики $N = t \cdot (V/p)^2$, где t – коэффициент Стьюдента, зависящий от числа образцов в исходной выборке, V – коэффициент вариации оцениваемого параметра в исходной выборке, %; p – заданная точность опыта (относительная ошибка измерения), %. Расчеты показали, что для оценки большинства параметров почвы в слое 0-10 см с погрешностью $\pm 5\%$ достаточно взять 10-12 образцов (табл. 20). Для оценки содержания гидролитической кислотности с той

Таблица 20

Число измерений, необходимое для достижения требуемой точности оценки параметров почвы

Оцениваемый показатель	Число измерений показателя при разной точности оценки, шт.			
	слой почвы 0-10 см		слой почвы 10-20 см	
	$\pm 5\%$	$\pm 10\%$	$\pm 5\%$	$\pm 10\%$
1	2	3	4	5
Плотность сложения	6	2	10	3
Содержание гумуса	17	4	54	13
Значение $pH_{вод.}$	1	1	-	-
Значение pH_{KCl}	2	1	12	3
Гидролитическая кислотность	63	16	63	16
Содержание нитратного азота	612	153	125	31
Содержание P_2O_5	91	23	259	65
Содержание K_2O	17	4	20	5
Содержание Fe_2O_3	275	69	40	10
Содержание подвижного Ca	2	1	13	3
Содержание подвижного Mg	12	3	291	73
Степень насыщенности основаниями	1	1	9	2
Азотфиксаторы	1717	429	-	-
Актиномицеты	587	147	-	-
Аминоавтотрофы	302	76	-	-
Сапротрофы	273	68	-	-
Олиготрофы	154	39	-	-
Целлюлозодеструкторы	249	62	-	-
Микромицеты	34	9	-	-
Содержание железа	30	8	25	6
Содержание кальция	52	13	206	51
Содержание калия	25	6	53	13
Содержание марганца	111	28	222	55
Содержание цинка	39	10	54	13
Содержание никеля	41	10	65	16
Содержание хрома	173	43	120	30

Окончание таблицы 20

1	2	3	4	5
Содержание свинца	98	25	113	28
Содержание меди	30	7	76	19
Содержание кобальта	16	4	25	6
Содержание стронция	406	102	587	147
Содержание кадмия	301	75	468	117

же погрешностью требуется увеличить объем выборки до 63 учетных единиц, содержания Fe_2O_3 – до 275, а нитратной формы азота – уже до 612, что не только трудоемко, но и вообще нереально. Еще более значительного объема выборки требует оценка микробиологических параметров почвы. Даже для достижения 10 %-ной точности оценки данных показателей требуется большой объем выборки. Выходом из этой ситуации является объединение многочисленных образцов почвы в сводную выборку, из которой после тщательного перемешивания необходимо брать не менее пяти образцов для проведения лабораторных анализов. Отбор образцов почвы в пойменных экотопах следует проводить пропорционально доле участия в насаждениях древесных пород или площади парцелл. С меньшими трудозатратами можно оценивать только показатели рН почвы, плотности ее сложения, степени насыщенности основаниями, содержания гумуса, подвижных катионов кальция, магния и калия, для получения значений которых в верхнем слое 0-10 см с погрешностью $\pm 5\%$ достаточно отбирать 15-20 образцов, а с погрешностью $\pm 10\%$ – не более пяти.

Оценка параметров почвы, проведенная без учета их пространственной вариабельности и достоверности полученных значений, может привести к неправильным выводам, не соответствующим реальной действительности. Так, к примеру, по данным исследований, проведенных в 2013 году, было установлено, что валовое содержание многих зольных элементов выше всего в почве под деревом липы (табл. 21). В слое почвы 0-10 см оно ниже всего под елью, а в слое 10-20 см – под дубом. Исключением являются лишь кальций и стронций, которых больше всего в этом слое содержится под дубом, а меньше всего под елью. Статистически не доказана достоверность влияния древесных пород на изменение содержания в верхнем слое почвы кальция и кобальта, а в нижнем – никеля, хрома, меди и кадмия. Было установлено также, что древесные породы оказывают влияние и на интенсивность вертикальной миграции ионов металлов в почве. Под елью в нижнем слое почвы, по сравнению с верхним, значительно увеличивается содержание железа, марганца, кобальта и кадмия. Меньше же всего оно у них изменяется под дубом,

Таблица 21

Валовое содержание органики и зольных элементов в почве под разными породами деревьев по материалам оценки 2013 года (n= 36)

Элемент	Содержание элементов под разными породами деревьев в различных слоях почвы, мг/кг						Содержание элемен- тов в нижнем слое почвы по отношению к верхнему под разными породами		
	дубом		липой		елью				
	0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см	дубом	липой	елью
Fe ³⁺	27112,5	28192,5	34287,5	40820,0	26447,5	36672,5	1,04	1,19	1,39
Ca ²⁺	2821,8	654,1	2938,8	610,7	2384,8	386,9	0,23	0,21	0,16
K ⁺	2487,8	1555,5	2770,0	1835,8	2298,0	1464,8	0,63	0,66	0,64
Mn ²⁺	2218,0	1946,8	2502,5	4253,5	1395,0	3566,0	0,88	1,70	2,56
Zn ²⁺	76,7	58,5	86,2	72,8	67,9	58,8	0,76	0,84	0,87
Ni ²⁺	31,1	28,1	37,7	39,2	30,3	29,6	0,90	1,04	0,98
Cr ⁶⁺	23,5	24,2	26,1	22,5	32,0	21,5	1,03	0,86	0,67
Pb ²⁺	12,7	8,73	13,4	10,7	11,8	8,02	0,69	0,80	0,68
Co ²⁺	7,43	8,23	8,33	10,9	7,26	11,1	1,11	1,31	1,53
Cu ²⁺	7,37	4,67	9,08	6,53	7,99	5,25	0,63	0,72	0,66
Sr ²⁺	0,73	1,24	1,26	0,49	2,53	1,06	1,70	0,39	0,42
Cd ²⁺	0,44	0,29	0,44	0,44	0,31	0,39	0,66	1,00	1,26

где концентрация марганца и кадмия в нижнем слое снижается по сравнению с верхним, а концентрация хрома и стронция, наоборот, возрастает. Концентрация свинца меньше всего снижается под липой, а на интенсивность вертикальной миграции ионов калия, кальция, цинка, никеля и меди древесные породы влияния практически не оказывают. На основе анализа полученного материала была также доказана достоверность изменения валового содержания элементов в почве по мере удаления от стволов деревьев, которое у каждой породы происходило по-своему. По данным же оценки, проведенной в 2014 году под другими деревьями этих же пород, картина получилась иной (табл. 22).

На основе материалов исследований, разносторонне характеризующих аллювиальную луговую поверхностно оглеенную почву, было установлено, что содержание некоторых зольных элементов в почве изменяется в пространстве экотопа сопряжено, о чем свидетельствует довольно высокое значение коэффициентов корреляции между ними (табл. 23). Наиболее тесная прямая связь в верхнем слое почвы отмечается между содержанием железа и калия ($r = 0,793$), кальция и калия ($r = 0,741$), калия и меди ($r = 0,724$), хрома и свинца ($r = 0,809$). В слое почвы 10-20 см тесно связано между собой содержание кальция и калия ($r = 0,826$), марганца и никеля ($r = 0,794$), марганца и кобальта ($r = 0,859$), хрома и свинца ($r = 0,741$). Взаимные связи между другими элементами слабые или вообще отсутствуют.

Таблица 22

Валовое содержание органики и зольных элементов в почве под разными породами деревьев по материалам оценки 2014 года (n= 36)

Элемент	Содержание элементов под разными породами деревьев в различных слоях почвы, мг/кг						Содержание элементов в нижнем слое почвы по отношению к верхнему		
	дубом		липой		елью		дубом	липой	елью
	0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см	0-10 см	10-20 см			
Fe ³⁺	40314,5	44771,9	29246,8	38111,1	32419,1	33798,3	1,11	1,30	1,04
Ca ²⁺	3827,5	1538,5	3060,0	1173,5	3055,1	1318,7	0,40	0,38	0,43
K ⁺	3354,9	2880,6	2714,2	2983,2	2790,7	2156,4	0,86	1,10	0,77
Mn ²⁺	2453,2	2790,9	1393,5	2212,5	1377,3	1247,3	1,14	1,59	0,91
Zn ²⁺	56,1	47,4	68,4	56,3	54,02	47,13	0,85	0,82	0,87
Ni ²⁺	27,55	30,77	21,38	26,57	25,25	23,26	1,12	1,24	0,92
Cr ⁶⁺	6,38	7,27	11,17	8,27	18,87	18,63	1,14	0,74	0,99
Cu ²⁺	10,72	7,75	8,85	9,11	9,19	6,64	0,72	1,03	0,72
Co ²⁺	7,28	9,65	6,78	7,90	8,25	8,99	1,33	1,17	1,09
Pb ²⁺	5,72	5,08	6,83	5,88	7,41	4,99	0,89	0,86	0,67
Sr ²⁺	5,91	2,95	4,25	4,37	5,46	2,00	0,50	1,03	0,37
Cd ²⁺	0,21	0,18	0,09	0,16	0,15	0,10	0,85	1,80	0,64

Таблица 23

Матрица коэффициентов корреляции между содержанием ионов металлов

Элемент	Органика	Fe	Ca	K	Mn	Zn	Ni	Cr	Pb	Cu	Co	Sr
<i>Слой почвы 0-10 см</i>												
Fe	0,096	1,000										
Ca	0,464	0,433	1,000									
K	0,156	0,793	0,741	1,000								
Mn	0,061	0,595	0,339	0,414	1,000							
Zn	-0,124	-0,103	0,091	-0,064	0,202	1,000						
Ni	-0,077	0,219	-0,114	0,050	0,512	0,014	1,000					
Cr	-0,015	-0,322	-0,432	-0,411	-0,035	0,154	0,545	1,000				
Pb	0,005	-0,279	-0,256	-0,336	0,193	0,281	0,530	0,809	1,000			
Cu	0,198	0,514	0,588	0,724	0,180	-0,361	-0,001	-0,316	-0,255	1,000		
Co	-0,147	0,528	0,047	0,272	0,512	0,041	0,521	0,349	0,175	0,187	1,000	
Sr	0,303	0,380	0,590	0,596	-0,156	-0,283	-0,430	-0,558	-0,697	0,609	-0,081	1,000
Cd	0,033	-0,056	-0,040	-0,081	0,570	0,240	0,687	0,497	0,652	-0,170	0,338	-0,461
<i>Слой почвы 10-20 см</i>												
Fe	0,149	1,000										
Ca	0,152	0,341	1,000									
K	0,186	0,604	0,826	1,000								
Mn	-0,036	0,605	-0,398	-0,161	1,000							
Zn	-0,088	0,191	-0,365	-0,329	0,570	1,000						
Ni	0,070	0,432	-0,325	-0,091	0,794	0,293	1,000					
Cr	0,252	-0,317	-0,628	-0,639	0,196	0,388	0,344	1,000				
Pb	0,414	0,153	-0,468	-0,351	0,511	0,622	0,544	0,741	1,000			

Окончание таблицы 23

Элемент	Органика	Fe	Ca	K	Mn	Zn	Ni	Cr	Pb	Cu	Co	Sr
Cu	-0,194	0,355	0,439	0,364	0,139	-0,023	0,042	-0,430	-0,270	1,000		
Co	0,034	0,659	-0,241	-0,070	0,859	0,357	0,672	0,285	0,468	0,079	1,000	
Sr	0,165	0,069	0,534	0,585	-0,233	-0,413	-0,039	-0,415	-0,376	0,187	-0,318	1,000
Cd	0,131	0,136	-0,597	-0,316	0,637	0,395	0,680	0,512	0,589	-0,281	0,494	-0,112

Примечание: объем выборки для металлов 203 образца, для органического вещества – 72; жирным цветом выделены достоверные значения при 95% уровне значимости.

Множественный пошаговый регрессионный анализ показал, что некоторые из элементов объединяются между собой в корреляционные плеяды, внутри которых они тесно связаны между собой. Эти зависимости можно аппроксимировать следующими уравнениями, объясняющими 63-88% дисперсии зависимой переменной:

по слою почвы 0-10 см:

$$Y_1 = 38,851 \times X_1^{0,733} \times X_2^{0,441} \quad R^2 = 0,772; F_{\text{факт.}} = 113,37 > F_{\text{крит.}} = 2,67;$$

$$Y_2 = 0,147 \times X_3^{0,676} \times X_1^{0,987} \quad R^2 = 0,633; F_{\text{факт.}} = 58,68 > F_{\text{крит.}} = 2,68;$$

$$Y_3 = 2,976 \times X_4^{0,455} \times X_3^{-0,1952} \times X_5^{0,303} \times X_6^{0,136} \quad R^2 = 0,851; F_{\text{факт.}} = 91,32 > F_{\text{крит.}} = 4,64;$$

$$Y_4 = 4,98 \times 10^{-3} \times X_4^{1,292} \times X_7^{0,359} \times X_8^{-0,465} \times X_9^{0,383} \quad R^2 = 0,770; F_{\text{факт.}} = 52,05 > F_{\text{крит.}} = 4,62;$$

по слою почвы 10-20 см:

$$Y_1 = 210,01 \times X_1^{0,456} \times X_2^{0,456} \quad R^2 = 0,848; F_{\text{факт.}} = 187,38 > F_{\text{крит.}} = 2,67;$$

$$Y_2 = 0,10 \times X_1^{1,474} \times X_{10}^{-0,392} \times X_6^{0,499} \quad R^2 = 0,824; F_{\text{факт.}} = 98,39 > F_{\text{крит.}} = 3,63;$$

$$Y_3 = 0,142 \times X_4^{0,708} \times X_5^{0,353} \times X_6^{-0,163} \quad R^2 = 0,879; F_{\text{факт.}} = 157,14 > F_{\text{крит.}} = 3,65;$$

$$Y_4 = 15,64 \times X_8^{0,542} \times X_2^{1,574} \times X_9^{0,249} \quad R^2 = 0,884; F_{\text{факт.}} = 127,81 > F_{\text{крит.}} = 3,50;$$

где Y_1 – содержание Fe, мг/кг; Y_2 – Ca; Y_3 – K; Y_4 – Mn; X_1 – K; X_2 – Co; X_3 – выгоревших фракций органики, %; X_4 – Fe; X_5 – Ca; X_6 – Cu; X_7 – Zn; X_8 – Ni; X_9 – Cd; X_{10} – Mn.

Сравнение данных, полученных с помощью выявленных уравнений, с фактическими значениями содержания элементов в образцах почвы показало, что стандартная ошибка оценки изменяется от 6,3 до 21,6 %, а максимальная ошибка от 16,3 до 74,4 % (табл. 24).

Анализ представленных уравнений показывает, что плеяды слагает в основном небольшое число элементов, наиболее часто встречающимися среди которых являются калий, железо и кобальт. Основная часть элементов взаимодействует между собой в плеядах положительно, т.е. изменения содержания одних из них в почве приводят к прямопропорциональному изменению содержания других. Эти элементы являются по отношению друг к другу синергистами. Однако между некоторыми элементами существует антагонистические отношения, о чем свидетельствует обратнопропорциональное изменение их содержания в почве. Такая связь в верхнем слое почвы отмечается между содержанием

выгоревших фракций органического вещества и содержанием калия, а также между содержанием никеля и марганца. В нижнем же слое почвы увеличение содержания марганца приводит к снижению содержания кальция, а содержание меди к обратнопропорциональному изменению содержания марганца.

Таблица 24

Значения ошибок уравнений

Ошибка оценки, %	Значения ошибки у элементов, являющихся зависимыми переменными			
	Fe	Ca	K	Mn
<i>Слой почвы 0-10 см</i>				
Средняя квадратическая	8,8	17,5	6,3	20,1
Максимальная	22,5	74,4	16,3	62,8
Минимальная	-26,9	-28,8	-12,7	-35,5
<i>Слой почвы 10-20 см</i>				
Средняя квадратическая	7,2	21,6	8,7	16,4
Максимальная	16,3	48,9	26,0	65,2
Минимальная	-15,2	-53,7	-14,7	-41,6

Определенное влияние на валовое содержание зольных элементов в почве оказывает ее гранулометрический состав. Так, литературные данные [3, 10, 20, 45 и др.] указывают на то, что между содержанием ионов Cr, Pb, Ni, Cu и количеством мелких частиц ($< 0,005$ мм) имеется достаточно тесная связь, а илистая фракция содержит до 50 % общего количества гидроксида железа в почве и до 60-80 % общего количества меди. Расчеты показали, что в пойменном экотопе достаточно тесная положительная связь отмечается между содержанием в слое почвы 0-10 см частиц крупной и средней пыли и ($0,005-0,01$ мм), с одной стороны, и железа, марганца, калия, цинка, никеля, свинца, кобальта и кадмия, с другой (табл. 25). В нижнем слое почвы достаточно тесная положительная связь содержания ионов этих элементов имеется с частицами мелкой пыли и илистой фракции, а связь с частицами крупной и средней пыли сменяется с прямой на обратную. Увеличение доли частиц илистой фракции ($< 0,001$ мм), составляющих основу почвенно-поглощающего комплекса, приводит к снижению содержания в почве многих из оцененных нами элементов, которые сконцентрированы в более крупных фракциях. Так, содержание хрома и стронция в слое почвы 0-10 см достаточно тесно коррелирует с долей фракции мелкого песка ($r = 0,589$ и $0,887$ соответственно), тогда как с другими фракциями связь обратная. В слое почвы 10-20 см содержание стронция достаточно тесно связано с долей фракции мелкого песка ($r = 0,935$) и крупной пы-

ли ($r = 0,931$), а содержание хрома – с фракцией средней пыли ($r = 0,938$). Содержание ионов меди в нижнем слое почвы обратно пропорционально доле частиц мелкого песка, тогда как в верхнем слое – мелкой пыли и ила. На концентрацию ионов кальция гранулометрический состав почвы влияния почти не оказывает.

Таблица 25

Матрица коэффициентов корреляции содержания ионов металлов от фракций гранулометрического состава почвы

Элемент	Размер фракции гранулометрического состава почвы, мм					
	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>						
Fe	-0,081	0,615	0,596	-0,822	-0,475	-0,647
Mn	-0,455	0,661	0,403	-0,446	-0,068	-0,256
K	-0,562	0,790	0,159	-0,441	0,070	-0,281
Ca	-0,370	0,329	-0,082	0,002	0,203	0,049
Zn	-0,469	0,683	0,480	-0,455	-0,147	-0,267
Ni	0,031	0,429	0,357	-0,704	-0,264	-0,552
Cr	0,589	-0,125	-0,358	-0,407	-0,267	-0,545
Pb	-0,675	0,715	0,452	-0,292	0,075	-0,062
Co	0,073	0,501	0,509	-0,846	-0,463	-0,691
Cu	0,237	0,364	0,202	-0,772	-0,423	-0,716
Sr	0,887	-0,545	-0,305	-0,225	-0,305	-0,394
Cd	-0,651	0,586	0,471	-0,141	0,071	0,065
<i>Слой почвы 10-20 см</i>						
Fe	-0,848	-0,520	-0,123	0,595	0,475	0,562
Mn	-0,733	-0,498	-0,285	0,530	0,514	0,530
K	-0,561	-0,398	0,248	0,462	0,285	0,421
Ca	-0,072	-0,333	0,333	0,283	0,268	0,311
Zn	-0,859	-0,696	0,093	0,720	0,637	0,723
Ni	-0,677	-0,468	0,037	0,497	0,437	0,497
Cr	0,193	0,527	0,938	-0,492	-0,591	-0,500
Pb	-0,625	-0,455	0,382	0,513	0,329	0,480
Co	-0,649	-0,339	-0,286	0,394	0,353	0,376
Cu	-0,709	-0,458	0,177	0,472	0,438	0,491
Sr	0,935	0,931	0,333	-0,961	-0,871	-0,945
Cd	-0,784	-0,451	-0,109	0,515	0,426	0,493

Связь между содержанием в почве валовых и подвижных форм зольных элементов в большинстве случаев крайне слабая и не остается постоянной в различных ее слоях (табл. 26). Выявлена достаточно тесная зависимость содержания в верхнем слое почвы хрома и стронция от содержания гумуса. В нижнем слое с содержанием гумуса тесно коррелирует содержание кальция, цинка и свинца. Последний из них, как отмечается в литературе [4, 45], прочно связывают гуматы. Отмечено на-

личие обратной связи в верхнем слое почвы между значениями гидролитической кислотности и валовым содержанием большинства элементов. Исключением являются только стронций и хром, у которых эта связь прямая. В нижнем слое почвы с гидролитической кислотностью тесно коррелирует только содержание кальция, изменяющееся обратно-пропорционально ее значениям.

Таблица 26

Показатели тесноты связи между физико-химическими параметрами почвы и валовым содержанием в ней зольных элементов (n=12)

Элемент	Значение коэффициента корреляции между различными физико-химическими параметрами									
	гумус	pH H ₂ O	pH KCl	P ₂ O ₅	K ₂ O	Hg*	Ca	Mg	Fe ₂ O ₃	азот нитрат.
<i>Слой почвы 0-10 см</i>										
Fe	-0,109	0,179	0,451	0,395	0,138	-0,553	-0,027	-0,269	-0,024	-0,066
Ca	0,058	0,237	0,323	0,619	0,052	-0,407	-0,232	-0,399	0,250	0,463
K	-0,254	0,508	0,677	0,465	0,175	-0,764	-0,167	-0,238	-0,190	0,005
Mn	-0,324	0,461	0,595	0,424	-0,063	-0,737	-0,056	-0,349	0,435	0,466
Zn	-0,365	0,433	0,622	0,403	-0,078	-0,738	-0,223	-0,467	-0,051	0,084
Ni	-0,031	0,152	0,411	0,426	0,167	-0,491	0,010	-0,242	0,058	0,072
Cr	0,706	-0,428	-0,475	-0,021	0,696	0,561	0,517	0,673	-0,241	-0,328
Pb	-0,337	0,402	0,509	0,287	-0,094	-0,708	-0,196	-0,308	0,014	0,098
Cu	0,127	-0,126	0,109	0,224	0,246	-0,130	0,166	-0,037	-0,370	-0,306
Co	-0,041	0,206	0,389	0,423	0,206	-0,480	0,166	-0,169	0,375	0,295
Sr	0,671	-0,655	-0,691	-0,148	0,405	0,792	0,365	0,435	-0,350	-0,381
Cd	-0,494	0,629	0,724	0,426	-0,123	-0,811	-0,167	-0,513	0,404	0,512
<i>Слой почвы 10-20 см</i>										
Fe	0,305	-	-0,313	-0,658	0,473	0,454	0,152	0,113	0,269	-0,240
Ca	0,730	-	0,830	0,619	0,214	-0,744	0,488	-0,273	-0,443	0,282
K	0,641	-	0,025	-0,059	0,781	-0,094	0,149	-0,364	-0,015	0,491
Mn	0,204	-	-0,130	-0,485	0,048	0,456	0,088	0,444	0,214	-0,299
Zn	0,761	-	0,144	-0,251	0,451	0,099	0,399	0,082	-0,048	0,012
Ni	0,502	-	0,221	-0,160	0,199	0,044	0,444	0,150	0,205	-0,237
Cr	0,234	-	0,286	0,688	-0,198	-0,538	0,050	-0,208	0,494	0,574
Pb	0,810	-	0,304	0,001	0,524	-0,223	0,434	-0,307	-0,014	0,258
Cu	0,620	-	0,099	-0,131	0,054	0,129	0,372	0,337	0,250	-0,221
Co	0,044	-	-0,321	-0,564	0,012	0,545	-0,078	0,445	0,381	-0,359
Sr	-0,403	-	0,213	0,632	-0,659	-0,376	-0,202	0,091	0,271	0,128
Cd	0,253	-	-0,189	-0,437	0,056	0,419	-0,033	0,370	0,321	-0,102

Примечание: * Hg – гидролитическая кислотность.

Валовое содержание в почве зольных элементов отражается, как показали наши исследования, на обилии всего комплекса микробиоты (табл. 27). Наиболее чутко реагируют на это микромицеты, изменяя свое

обилие обратно пропорционально содержанию большинства ионов металлов. Только хром и стронций в пределах существующего в пойменных экотопах диапазона концентрации оказывают положительное действие на рост их колоний. Повышение же концентрации этих элементов в почве приводит, как показывает анализ литературы [8], ведет к снижению каталазной активности чернозема и его способность к разложению целлюлозы.

Таблица 27

Показатели тесноты связи между обилием в почве различных групп микроорганизмов и валовым содержанием в ней зольных элементов (n=12)

Элемент	Значение коэффициента корреляции между различными группами микроорганизмов						
	сапротрофами	аминоавтотрофами	олиготрофами	актиномицетами	целлюлозо-деструкторами	микромикетами	азотфиксаторами
Fe	0,534	0,675	0,588	0,726	-0,183	-0,418	0,514
Ca	0,382	0,261	0,087	0,127	0,052	-0,388	-0,174
K	0,692	0,687	0,535	0,642	0,120	-0,669	0,308
Mn	0,455	0,461	0,330	0,381	-0,053	-0,727	0,237
Zn	0,713	0,746	0,625	0,682	0,088	-0,680	0,453
Ni	0,610	0,638	0,472	0,561	-0,094	-0,425	0,239
Cr	-0,413	-0,373	-0,413	-0,307	-0,585	0,612	-0,360
Pb	0,638	0,699	0,598	0,682	0,132	-0,612	0,543
Cu	0,559	0,616	0,501	0,506	-0,195	-0,056	0,189
Co	0,276	0,355	0,226	0,363	-0,328	-0,413	0,189
Sr	-0,302	-0,301	-0,316	-0,309	-0,337	0,815	-0,381
Cd	0,385	0,356	0,228	0,324	0,050	-0,834	0,206

Заключение

Результаты проведенного исследования показали, таким образом, что значения всех параметров аллювиальной луговой поверхностно-оглеенной почвы довольно значительно варьируют в пространстве пойменного экотопа. С увеличением глубины почвы вариабельность большинства показателей возрастает, что может являться как следствием разной мощности гумусового горизонта, так и неоднородности строения почвенной массы, вызванной различными факторами среды.

Одним из источников вариации многих физических, химических и биологических параметров почвы в пределах экотопа являются древесные породы, воздействующие на нее своим опадом, а также кроновыми и корневыми выделениями (экзометаболитами), состав и концентрация которых сугубо специфичны. Содержание гумуса в верхнем слое почвы наиболее велико в подкроновом пространстве деревьев ели, а в нижнем

слое – липы. Наименьшее же содержание гумуса в верхнем слое почвы отмечается под деревом дуба, а в нижнем – ели. Под деревьями дуба значения pH и степени насыщенности основаниями наибольшие, а гидролитической кислотности наименьшие. Нитратного азота больше всего содержится под деревьями дуба, а меньше всего в слое почвы 0-10 см – под деревьями липы, а в слое 10-20 см – ели. Содержание подвижного фосфора в верхнем слое почвы под всеми породами деревьев примерно одинаковое, в нижнем же оно под деревьями дуба в 2,2-2,8 раза выше, чем под деревьями ели и липы. Содержание подвижного калия в верхнем слое почвы под всеми породами также примерно одинаковое, а в нижнем слое оно наиболее велико под липой. Оксид железа в обоих слоях почвы содержится больше всего под дубом, а меньше всего – под липой. Содержание подвижного кальция под всеми породами деревьев примерно одинаково в обоих слоях почвы, а подвижного магния больше всего содержится под деревьями ели. Плотность сложения верхнего слоя почвы наиболее высока под деревьями дуба, а под липой же она наименьшая.

Значения физико-химических параметров почвы изменяются также по мере удаления от стволов деревьев. Так, в непосредственной близости у стволов деревьев всех пород значения pH почвы, содержание нитратного азота и подвижного калия более высокие, чем на расстоянии 2-3 м от них. Значения же гидролитической кислотности в верхнем слое почвы по мере удаления от стволов, наоборот, возрастают, особенно под деревьями ели. В нижнем же слое почвы под деревьями этой породы они, наоборот, снижаются, а под деревьями дуба и липы флуктуируют почти бессистемно, находясь в противофазе по отношению друг к другу. Содержание оксида железа в верхнем слое почвы под деревьями дуба снижается по мере удаления от их ствола, а в нижнем слое, наоборот, увеличивается. Под деревьями липы и ели оно же в обоих слоях почвы неуклонно возрастает.

Основным источником вариации валового содержания зольных элементов в почве являются случайные факторы-шумы, обусловленные неоднородностью рельефа и наносов аллювия в пределах экотопа. Доля их влияния на характер пространственного распределения содержания многих элементов в различных слоях почвы составляет более 70 %, несколько снижаясь только у марганца, кобальта и выгорающих фракций органического вещества (54,6-67,2 %). Влияние же вида древесной породы и расстояния от ствола дерева на содержание зольных элементов весьма мало. Только у хрома и марганца оно составляет около 20 %. Доля влияния расстояния от ствола дерева наиболее значительна по со-

держанию кобальта в верхнем слое почвы (25,4 %) и марганца в нижнем слое (20,4 %).

Численность почвенных микроорганизмов, кроме микромицетов и целлюлозодеструкторов, наибольшая под деревьями липы, а наименьшая под деревьями ели, что подтверждено статистически. По мере удаления от стволов всех пород деревьев численность олиготрофов и микромицетов неуклонно возрастает. Подобным же образом изменяется численность целлюлозодеструкторов и сапротрофов под деревьями дуба и ели. Под деревьями липы она наиболее велика на расстоянии 0,5 от ствола, а далее неуклонно снижается. Изменение численности почвенных микроорганизмов обусловлено в определенной мере также физико-химическими параметрами почвы. Так, численность микромицетов изменяется прямо пропорциональна значениям гидролитической кислотности почвы и обратно пропорционально величине рН среды, что описывают соответствующие уравнения регрессии, объясняющие 87-93 % общей дисперсии показателя. На изменение других параметров почвы, в том числе и на содержание гумуса, эти микроорганизмы практически не реагируют. На варьирование численности целлюлозодеструкторов достоверно влияют значения двух параметров: содержания гумуса и суммы обменных оснований. На варьирование же численности олиготрофов гораздо большее влияние оказывает не содержание гумуса, а потери при прокаливании почвы, отражающие общее содержание в ней органического вещества. На варьирование численности аминокислототрофов и сапротрофов достоверно влияют два других параметра: содержание нитратного азота и сумма обменных оснований. Обилие всего комплекса микробиоты в определенной мере зависит от валового содержания в почве зольных элементов. Наиболее чутко реагируют на это микромицеты, изменяя свое обилие обратно пропорционально содержанию большинства ионов металлов. Только хром и стронций в пределах существующего в пойменных экотопах диапазона концентрации оказывают на рост их колоний положительное действие.

Валовое содержание некоторых зольных элементов в почве изменяется в пространстве экотопа сопряжено, о чем свидетельствует довольно высокие значения коэффициентов корреляции между ними. Наиболее тесная прямая связь в верхнем слое почвы отмечается между содержанием железа и калия ($r = 0,793$), кальция и калия ($r = 0,741$), калия и меди ($r = 0,724$), хрома и свинца ($r = 0,809$). В слое почвы 10-20 см тесно связано между собой содержание кальция и калия ($r = 0,826$), марганца и никеля ($r = 0,794$), марганца и кобальта ($r = 0,859$), хрома и свинца ($r = 0,741$). Взаимные связи между другими элементами слабые или во-

обще отсутствуют. Связь между содержанием в почве валовых и подвижных форм зольных элементов в большинстве случаев крайне слабая и не остается постоянной в различных ее слоях. Выявлена достаточно тесная зависимость содержания в верхнем слое почвы хрома и стронция от содержания гумуса. В нижнем слое с содержанием гумуса тесно коррелирует содержание кальция, цинка и свинца. Тесная обратная связь в верхнем слое почвы отмечена между значениями гидролитической кислотности и валовым содержанием большинства элементов. Исключением являются только стронций и хром, у которых эта связь прямая. В нижнем слое почвы с гидролитической кислотностью тесно коррелирует только содержание кальция, изменяющееся обратно пропорционально ее значениям.

Высокая пространственная изменчивость значений физических, химических и микробиологических параметров почвы свидетельствует о необходимости оптимизации объема выборки при проведении исследований и взятии необходимого числа образцов. Так, к примеру для оценки содержания гидролитической кислотности в слое почвы 0-10 см с погрешностью $\pm 5\%$ требуется взять 63 образца, содержания Fe_2O_3 – 275, а нитратной формы азота – 612, что не только трудоемко, но и вообще нереально. Еще более значительного объема выборки требует оценка микробиологических параметров почвы. Даже для достижения 10 %-ной точности их оценки необходимо отобрать очень большое число проб. Выходом из этой ситуации является объединение многочисленных образцов почвы в сводную выборку, из которой после тщательного перемешивания необходимо отбирать не менее пяти образцов для проведения лабораторных анализов. Отбор образцов почвы в пойменных экотопах следует проводить пропорционально доле участия в насаждениях древесных пород или площади парцелл. С меньшими трудозатратами можно оценивать только показатели pH почвы, плотности ее сложения, степени насыщенности основаниями, содержания гумуса, подвижных катионов кальция, магния и калия, для получения значений которых в слое 0-10 см с погрешностью $\pm 5\%$ достаточно отбирать 15-20 образцов, а с погрешностью $\pm 10\%$ – не более пяти. Оценка параметров почвы, проведенная без учета их пространственной вариабельности и достоверности полученных значений, может привести к неправильным выводам, не соответствующим реальной действительности.

Библиографический список

1. 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.
2. Вайчис, М.В. К вопросу о влиянии лиственницы европейской на изменение дерново-подзолистых почв / М.В. Вайчис // Почвоведение. – 1958. – № 5. – С.15-18.
3. Вайчис, М. Валовое содержание тяжелых металлов в лесных почвах Литвы / М. Вайчис, А. Рагуотис, К. Армолайтис, Л. Кубертавичене // Почвоведение. – 1998. – № 12. – С. 1489-1494.
4. Водяницкий Ю.Н. Об опасных тяжелых металлах/металлоидах в почвах // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. – 2011. Вып. 68. – С. 56-82.
5. Второва, В.Н. Концентрации химических элементов в растениях и почве и оценка состояния лесных экосистем / В.Н. Второва, Л.Б. Холопова // Лесоведение. – 2009. – № 1. – С. 11-17.
6. Демаков, Ю.П. Пространственное изменение температуры почвы в суходольных и пойменных биогеоценозах / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 39-47.
7. Демаков, Ю.П. Пространственная неоднородность почвенного агрофона лесного питомника и ее влияние на биометрические показатели семян / Ю.П. Демаков, И.И. Митякова // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2011. – № 2. – С. 68-75.
8. Евреинова, А.В. Использование показателей биологической активности для мониторинга и диагностики загрязнения почв тяжелыми металлами II класса опасности / А.В. Евреинова, А.А. Попович, С.И. Колесников // Современные проблемы загрязнения почв: I Междунар. конф. – М., 2004. – С. 207-208.
9. Журавлева, А.Ю. Почвы мертвопокровных елово-березовых парцелл в ельнике волосистоосоковом: автореф. дис.... канд. биол. наук по спец. 03.00.27 – Почвоведение. – М., 2002. – 24 с.
10. Зайделман, Ф.Р. Теория образования светлых кислых элювиальных горизонтов почв и ее прикладные аспекты / Ф.Р. Зайделман. – М.: КРАСАНД, 2010. – 248 с.
11. Зайдельман, Ф.Р. Ортштейны – марганцево-железистые конкреционные новообразования (итоги исследований) / Ф.Р. Зайдельман, А.С. Никифорова // Почвоведение. – 2010. – № 3. – С. 270-281.
12. Зонн, С.В. Влияние леса на почвы / С.В. Зонн. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 160 с.
13. Зонн, С.В. Железо в почвах / С.В. Зонн. – М.: Наука, 1982. – 210 с.
14. 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.

15. Исаева, Л.Г. Кислотность почвы в ризосфере сосны на Кольском полуострове / Л.Г. Исаева, Е.В. Гавриленко // Лесоведение. – 2008. – № 5. – С. 70-75.

16. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях: пер. с англ. / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – М.: Мир, 1989. – 439 с.

17. Карпачевский, Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе / Л.О. Карпачевский. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. – 312 с.

18. 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.

19. Карпачевский, Л.О. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза / Л.О. Карпачевский, Т.А. Зубкова, Л.Н. Ташнинова, Р.Н. Руденко // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 107-113.

20. 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.

21. Кретинин, В.М. Изменение свойств почв в приствольной зоне деревьев в защитных лесных полосах / В.М. Кретинин // Почвоведение. – 1993. – № 3. – С. 94-99.

22. Лаврова, О.П. Особенности фитогенного поля дуба черешчатого и сосны обыкновенной в условиях степной зоны: автореф. дис.... канд. биол. наук, спец. 03.00.16 – Экология. – Самара, 1999. – 24 с.

23. Лукина, Н.В. Питательный режим почв старовозрастных лесов Кольского полуострова / Н.В. Лукина, М.А. Орлова // Лесоведение. – 2008. – № 1. – С. 11-22.

24. Лукина, Н.В. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва-растительность / Н.В. Лукина, М.А. Орлова, Л.Г. Исаева // Лесоведение. – 2010. – № 5. – С. 45-56.

25. Марунич, С.В. Трансформация химического состава атмосферных осадков пологом древостоя южнотаежных лесов / С.В. Марунич, А.С. Буров, Ю.Н. Кузнецова, И.В. Недогарко // Известия РАН. Серия географическая. – 2006. – № 4. – С. 52-57.

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. Методы биогеохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 450 с.

28. Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева – М.: Изд-во МГУ, 1991. – 304 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. Влияние гранулометрического состава на поглощение меди, свинца и цинка черноземными почвами Ростовской области / Т.М. Минкина, Д.Л. Пин-

ский, С.С. Манджиева, Е.М. Антоненко, С.Н. Сушкова // Почвоведение. – 2011. – № 11. – С. 1304-1311.

31. Миронов, Н.А. Зависимость между свойствами почв и составом смешанных насаждений / Н.А. Миронов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1964. – № 1. – С. 199-204.

32. Миронов, Н.А. Изменение лесорастительных свойств дерново-подзолистых почв в зависимости от состава и смены древесных пород в лесах Татарии: автореф. дис. ... к.б.н. – Казань: КГУ, 1966. – 18 с.

33. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв / М.А. Орлова, Н.В. Лукина, И.О. Камаев, В.Э. Смирнов, Т.В. Кравченко // Лесоведение. – 2011. – № 6. – С. 39-48.

34. Поздняков, Л.К. О роли осадков, проникающих под полог леса, в процессе обмена веществ между лесом и почвой / Л.К. Поздняков // Доклады АН СССР. – 1956. Т. 107, № 5. – С. 753-756.

35. Пристова, Т.А. Влияние древесного полога лиственно-хвойного насаждения на химический состав осадков / Т.А. Пристова // Лесоведение. – 2005. – № 5. – С. 49-55.

36. Программа и методика биогеоценологических исследований / отв. ред. Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1974. – 402 с.

37. Смольянинов, И.И. Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов / И.И. Смольянинов. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 192 с.

38. Соколов, А.А. Химический состав атмосферных осадков, прошедших сквозь полог елового и березового древостоя / А.А. Соколов // Лесоведение. – 1972. – № 3. – С. 103-106.

39. Сукачев, В.Н. Основы лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1964. – 570 с.

40. Сэги, Й. Методы почвенной микробиологии / Й. Сэги. – М.: Колос, 1983. – 296 с.

41. Ткаченко, М. Е. Влияние отдельных пород деревьев на почву / М.Е. Ткаченко // Почвоведение. – 1939. – № 10. – С. 3-17.

42. Турбин, А.А. Особенности распределения тяжелых металлов в лесных почвах пироговского лесопарка / А.А. Турбин // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем: Научн. Тр. Вып. 248. – М.: МГУЛ, 1993. – С. 71-74.

43. Уранов, А.А. Фитогенное поле / А.А. Уранов // Проблемы современной ботаники. – 1965. Т. 1. – С. 251-254.

44. Фридланд, В.М. Проблемы географии генезиса и классификации почв / В.М. Фридланд. – М.: Наука, 1986. – 243 с.

45. 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.

46. Хрусталева, М.А. Экогеохимия моренных ландшафтов Русской равнины / М.А. Хрусталева. – М.: Техполиграфцентр, 2002. – 315 с.

47. ГОСТ 26213-91 Почвы. Методы определения органического вещества.

48. ГОСТ 26423-85 Методы определения удельной электрической проводимости, pH и плотного остатка водной вытяжки.

49. ГОСТ 11623-89. Торф и продукты его переработки для сельского хозяйства. Методы определения обменной и активной кислотности.

50. ГОСТ 26212-91 Почвы. Определение гидролитической кислотности по методу Каппена в модификации ЦИНАО.

51. ГОСТ 26487-85 Почвы. Определение обменного кальция и обменного (подвижного) магния методами ЦИНАО.

52. ГОСТ 27894.7-88 Торф и продукты его переработки для сельского хозяйства. Методы определения подвижных форм железа.

53. ГОСТ Р 54650-2011 «Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Кирсанова в модификации ЦИНАО».

54. ГОСТ 26951-86 Почвы. Определение нитратов ионометрическим методом.

VARIABILITY OF SOIL CHARACTERISTICS IN FLOODPLAIN BIOGEOCENOSE

A.V. Isaev, Yu.P. Demakov, T.Kh. Gordeeva, A.A. Bazhina

Research results on physical, chemical, and microbiological parameters of the top of alluvial-meadow surface-water gley soils in the floodplain ecotope are given. It was shown that the major source of variation of ash constituents content in the soil (some part of ash constituents varies in the ecotope in conjugate manner) were random noise factors, specified by relief and alluvium heterogeneity within an ecotope, and microorganisms number were specified by woody plants (most – under lime, least – under spruce). The farther it is from the stems of any tree species, the higher number of oligotrophic plants and micromycetes is. Number of cellulose decomposers and saprotrophs under the oak and spruce is measured in a similar manner. It was also determined that abundance of microbiota definitely depends on the ash constituents content in the soil. Micromycetes are very sensitive to ash constituents content. Abundance of micromycetes is changed inversely proportional to the content of most metal ions. Chrome and strontium are the only metal ions showing some positive effect on the microbiota in floodplain ecotopes.

It was concluded that it was necessary to select no less than 20 samples proportionately with the share of tree species in a stand or a square of definite parcels to obtain positive conclusions on soil characteristics in floodplain ecotopes and influence of woody plants on them.

Keywords: *floodplain ecotope; soil; physical, chemical and microbiological parameters; variability; woody species; impact.*

УДК 630*18 (470.343)

СОДЕРЖАНИЕ ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПОБЕГАХ РАЗЛИЧНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

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

Приведены данные о содержании в годичных побегах ели, липы, дуба и вяза золы и девяти различных элементов. Больше всего золы содержат, как это ни парадоксально, побеги липы, что свидетельствует о высокой потребности этой древесной породы в элементах питания и низкой эффективности использования ею почвенного потенциала. Высоко содержание в них кальция и свинца, концентрация которых меньше всего в побегах ели. Самую низкую зольность имеют побеги дуба, который хорошо приспособлен к жизни в пойменных лесах и очень эффективно использует почвенный потенциал для образования биомассы. Зато высокая концентрация в них марганца и меди, содержание которых особенно мало в побегах ели и вяза. Побеги ели отличаются от других наибольшим содержанием калия, цинка и никеля, а побеги вяза – стронция, которого меньше всего в побегах ели.

Ключевые слова: *пойменный экотоп, древесные растения, ель, липа, дуб, вяз, побеги, зольность, зольные элементы.*

Введение

Цель работы – оценка зольного состава побегов различных пород деревьев, отображающая роль древостоя в биологическом круговороте веществ в краткой пойменном экотопе.

Материал и методика. Образцы побегов высушивали до абсолютно сухого состояния при температуре 110°C, измельчали, взвешивали и сжигали в муфельной печи при температуре 450°C. Содержание элементов в золе определяли на атомно-абсорбционном спектрометре АА-nalyst 400, а пробоподготовку образцов проводили по типовым методикам [6, 7]. Содержание элемента оценивали по формуле $C_3 = C_p \times V_p \times M_3 / M_H \times M_C$, где C_3 – содержание элемента в сухом образце, мг/кг; C_p – концентрация элемента в растворе, мг/л; V_p – объем раствора, в котором была растворена зола (50 мл для Ca, K, Mn, Zn, Fe, Cu и 25 мл для Pb, Ni, Cd и Co); M_3 – масса золы, г; M_H – масса навески, г; M_C – масса высушенного образца, г. Цифровой материал обработан на ПК с использованием стандартных методов математической статистики.

Результаты исследований и их интерпретация

Анализ результатов исследований (табл. 1) показал, что годовичные побеги древесных растений больше всего содержат кальция, составляющего основу оболочек клеток; максимальные значения концентрации которого могут доходить до 31,3 г/кг сухого вещества, что совпадает с данными других исследователей [2]. На втором месте в ранговом ряду элементов, расположенных в порядке снижения концентрации, со значительным отрывом от кальция находятся калий, железо и марганец (6,9, 0,25 и 0,45 г/кг сухого вещества соответственно). Замыкают ранговый ряд медь, никель и свинец. Концентрация таких элементов, как кадмий, кобальт, никель, стронций и хром очень мала, и данные о них не включены в таблицу. Почти аналогичный ранговый ряд получен для зольного состава древесины различных пород деревьев [3, 4], что говорит о сходстве в содержании металлов в различных частях деревьев.

Таблица 1

Пределы изменчивости содержания зольных элементов в древесине различных пород деревьев

Параметр	Значения статистических показателей у разных элементов, мг/кг									
	зола, %	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Sr ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺	Pb ²⁺
M _x	5,38	21353,0	5186,3	183,3	155,8	24,95	14,38	5,16	3,10	1,50
max	6,56	31321,0	6949,0	249,1	446,5	32,63	21,14	8,89	4,87	3,69
min	3,90	14341,0	3069,0	132,5	31,0	17,30	7,21	2,58	1,03	0,61
m _x	0,26	961,3	249,2	4,7	26,3	0,84	0,80	0,37	0,16	0,14
S _x	0,91	5767,7	1495,1	28,1	157,6	5,02	4,78	2,23	0,97	0,85
V	16,9	27,0	28,8	15,3	101,1	20,1	33,2	43,3	31,2	56,5

Содержание элементов в образцах побегов варьирует в довольно больших пределах, что связано с особенностями поглощения их каждой древесной породой. Особенно высока изменчивость содержания в побегах марганца и свинца. Меньше всего изменяется содержание золы, Fe, Zn, Ca, K, Sr и Ni. Больше всего золы содержат, как это ни парадоксально, побеги липы (табл. 2), что свидетельствует о высокой потребности этой древесной породы в элементах питания и низкой эффективности использования ею почвенного потенциала. Высоко содержание в них кальция и свинца, концентрация которых меньше всего в побегах ели (рис. 1). Самую низкую зольность имеют побеги дуба, который хорошо приспособлен к жизни в пойменных лесах и очень эффективно использует почвенный потенциал для образования биомассы. Зато высока концентрация в них марганца и меди, содержание которых особенно мало в побегах ели и вяза. Побеги ели отличаются от других наибольшим содержанием калия, цинка и никеля, а побеги вяза – стронция, которого

Таблица 2

**Результаты дисперсионного анализа валового содержания
зольных элементов в побегах разных пород**

Показатель	Среднее содержание элемента у деревьев, мг/кг				F _{факт.}	НСР _{0,05}	Доля внутрипробной дисперсии, %
	ели	липы	дуба	вяза			
Зола, %	5,25	6,51	4,11	5,66	111,3	0,31	2,3
Ca(2+)	15106,8	29274,2	17486,4	23544,4	164,9	2536,8	6,1
K(1+)	6825,3	6386,4	4158,3	3375,1	395,1	432,6	2,6
Fe(3+)	187,5	213,0	146,3	186,3	31,1	25,3	25,6
Mn(2+)	103,2	66,7	420,3	33,1	1200,9	26,4	0,9
Zn(2+)	31,5	18,0	24,3	25,9	171,5	2,2	5,9
Sr(2+)	7,76	16,69	12,77	20,30	452,9	1,3	2,3
Cu(2+)	2,76	5,77	8,43	3,67	620,6	0,52	1,7
Ni(2+)	4,27	2,84	3,18	2,13	19,8	1,02	35,0
Pb(2+)	0,87	2,76	1,36	1,01	44,3	0,66	19,4
Сумма	22269,9	35986,4	22261,34	27191,91	-	-	-
Доля, %	42,0	55,4	54,3	47,7	-	-	-

Примечание: F_{0,05} для зольности равен 4,07, а для остальных элементов - 2,90.

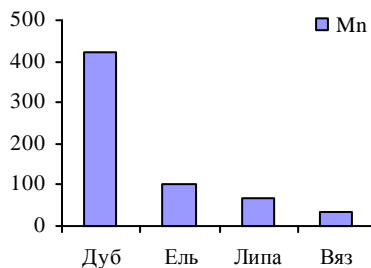
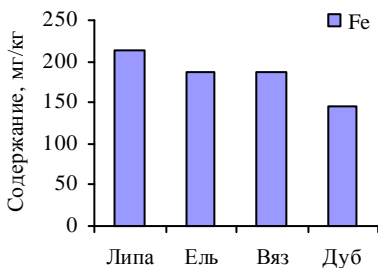
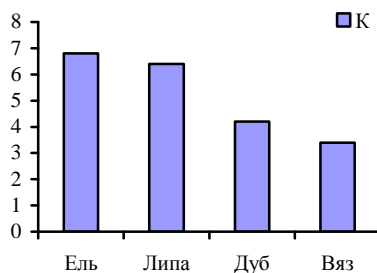
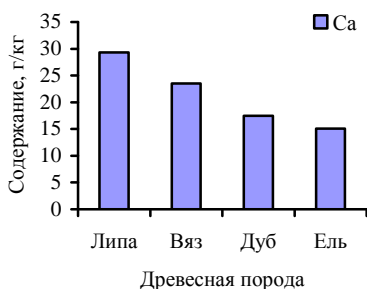


Рис. 1. Ранговый ряд древесных пород по содержанию различных металлов в годичных побегах: 1 – кальций, 2 – калий, 3 – железо, 4 – марганец.

меньше всего в побегах ели. Характерной чертой побегов вяза является также самое низкое содержание калия, марганца и никеля. Следует отметить, что нами определен далеко не весь спектр элементов, составляющих зольный остаток. Для охвоенных побегов ели определено содержание только 42 % их массы, липы – 55 %, дуба – 54 % и вяза 47 %. В изученный ряд не вошли такие широко распространенные элементы, как алюминий, кремний, магний, натрий, бор.

Содержание в древесине побегов большинства элементов довольно слабо связано между собой, а также с величиной зольности (табл. 3). Тесная связь отмечена только между зольностью побегов и содержанием в них кальция, железа и марганца, а также между содержанием марганца и меди, цинка и свинца. Зависимости, которые можно использовать для оценки содержания одного элемента по содержанию другого, отображаются следующими уравнениями:

$$Ca = 5110,2 \times Z - 6162,3; \quad R^2 = 0,618;$$

$$Fe = 26,58 \times Z + 40,17; \quad R^2 = 0,705;$$

$$Mn = 23088 \times \exp(-0,998 \times Z); \quad R^2 = 0,851,$$

где Ca, Fe, Mn – содержание в древесине соответствующего элемента, мг/кг; Z – содержание золы в древесине, %.

Таблица 3

Матрица коэффициентов корреляции между содержанием элементов в древесине

Элемент	Значения коэффициентов корреляции между содержанием разных элементов								
	Зола	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Zn ²⁺	Sr ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺
Зола	1,000								
Ca ²⁺	0,786	1,000							
K ⁺	0,388	-0,014	1,000						
Fe ³⁺	0,840	0,613	0,414	1,000					
Mn ²⁺	-0,847	-0,462	-0,261	-0,738	1,000				
Zn ²⁺	-0,418	-0,790	0,056	-0,239	0,014	1,000			
Sr ²⁺	0,453	0,766	-0,612	0,262	-0,335	-0,548	1,000		
Cu ²⁺	-0,461	0,086	-0,290	-0,464	0,830	-0,519	0,085	1,000	
Ni ²⁺	-0,190	-0,508	0,596	-0,129	0,180	0,527	-0,760	-0,155	1,000
Pb ²⁺	0,543	0,708	0,337	0,327	-0,114	-0,804	0,288	0,348	-0,081

На основе данных по содержанию зольных элементов в древесине этих же пород, произрастающих в лесопарке Дубовая роща близ г. Йошкар-Олы в пойме р. Малая Кокшага [4], было установлено, что в побегах оно значительно выше (табл. 4), хотя ранговые ряды элементов в них во многом схожи. Меньше всего разница прослеживается по содержанию стронция и меди. Наиболее велики различия между побегами и древесиной у ели в содержании калия, никеля и золы, у дуба – в содержании марганца, калия, цинка и золы, у липы – в содержании свин-

ца, железа, кальция и золы. У вяза, по сравнению с другими породами, различия почти по всем элементам наименьшие. По отношению же к верхнему слою почвы (0-10 см) в годичных побегах содержится гораздо больше только кальция, калия и стронция (табл. 5). Остальных же элементов, особенно железа, в побегах во много раз меньше, чем в почве, что свидетельствует о низкой потребности в них растений. Исключением является, пожалуй, только медь, которой в побегах дуба несколько больше, чем в почве.

Таблица 4

Содержание элементов в побегах разных пород по отношению к их содержанию в древесине

Древесная порода	Величина отношения разных элементов, доля единицы									
	зола	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Sr ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺	Pb ²⁺
Ель	15,0	10,8	27,8	17,0	10,6	0,6	4,1	1,8	27,2	7,9
Дуб	13,3	18,8	5,6	10,2	53,3	3,3	18,8	4,1	6,1	13,2
Вяз	4,9	10,3	1,2	9,7	8,2	2,0	6,1	1,3	3,5	8,7
Липа	12,5	15,7	8,1	17,3	7,1	2,0	7,0	4,8	5,1	20,3

Таблица 5

Содержание элементов в побегах разных пород по отношению к их содержанию в почве

Древесная порода	Величина отношения разных элементов, доля единицы								
	Ca ²⁺	K ⁺	Fe ³⁺	Mn ²⁺	Sr ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Ni ²⁺	Pb ²⁺
Ель	6,33	2,97	0,01	0,07	3,07	0,46	0,35	0,14	0,07
Дуб	6,20	1,67	0,01	0,19	17,49	0,32	1,14	0,10	0,11
Липа	9,96	2,31	0,01	0,03	13,25	0,21	0,64	0,08	0,21

Результаты проведенных исследований позволяют сделать следующие выводы:

1. Годичные побеги древесных растений больше всего содержат катионов кальция, максимальные значения которого могут доходить до 31,3 г/кг сухого вещества. На втором месте со значительным отрывом находится калий, железо и марганец – 6,9, 0,25 и 0,45 г/кг сухого вещества соответственно. Замыкают ранговый ряд медь, никель и свинец. Концентрация таких элементов, как кадмий, кобальт, никель, стронций и хром очень мала.

2. Содержание золы и зольных элементов в побегах растений значительно выше, чем в древесине, хотя ранговое расположение элементов в них во многом схоже. Меньше всего разница прослеживается по содержанию стронция и меди.

3. Содержание зольных элементов в побегах существенно различается между породами деревьев, что связано с особенностями их поглощения растениями из почвы. Особенно велика разница содержания в побегах разных растений марганца и свинца. Больше всего золы содержат, как это ни парадоксально, побеги липы, а меньше всего – дуба, что свидетельствует о высокой эффективности использования этой породой почвенного потенциала для образования биомассы. Побеги ели отличаются от других наиболее высоким содержанием калия, цинка и никеля, а побеги вяза – низким содержанием этих элементов и высоким содержанием стронция, которого меньше всего в побегах ели.

4. Содержание в годичных побегах кальция, калия и стронция значительно выше, чем в верхнем слое почвы под соответствующими древесными породами. Остальных же элементов, особенно железа, в побегах во много раз меньше, чем в почве, что свидетельствует о низкой потребности в них растений. Исключением является, пожалуй, только медь, которой в побегах дуба несколько больше, чем в почве.

Библиографический список

1. Особенности химического состава фитомассы некоторых дикорастущих и культивируемых древесных растений: к оценке зольного компонента / О.М. Брагина, Н.В. Власова, А.П. Кравцева, А.Б. Петрова, Е.А. Помогайбин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. Т. 16, №1(3). – С. 724-727.

2. Винокурова, Р.И. Закономерности накопления и распределения химических элементов в фитомассе елово-пихтовых насаждений зоны смешанных лесов Среднего Поволжья: автореф. дис.... д.б.н. 03.00.32. – Йошкар-Ола, 2003. – 48 с.

3. Динамика содержания зольных элементов в годичных слоях старовозрастных сосен, произрастающих в пойменных биотопах / Ю.П. Демаков, С.М. Швецов, В.И. Таланцев, К.К. Калинин // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2011. – № 3. – С. 25-35.

4. Демаков, Ю.П. Потребление и вынос древесными растениями зольных элементов в пойменном экотопе / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, А.М. Швецов // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2013. – № 1. – С. 36-49.

5. Зонн, С.В. Влияние леса на почвы / С.В. Зонн. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 160 с.

6. Методика выполнения измерений валового содержания меди, кадмия, цинка, свинца, никеля, марганца, кобальта, хрома методом атомно-абсорбционной спектроскопии. – М.: ФГУ ФЦАО, 2007. – 20 с.

7. Методы биогеохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 450 с.

ASH CONSTITUENTS CONTENT IN THE SHOOTS OF VARIOUS WOOD SPECIES

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

The data on the content of ash and nine other elements in the annual shoots of spruce, lime, oak, and elm are given. It is strange but lime shoots contain more ash than the shoots of other species, which is the evidence of high need of this tree species in the fertilizer elements and low efficiency of its use of soil resources. There is also a lot of calcium and plumbum in lime shoots, but the lowest concentration of the elements is in spruce shoots. Oak has the least concentration of ash in its shoots as it is well-adapted to grow in floodplain forests and effectively uses soil resources to form the biomass. But concentration of manganese and cuprum is high in oak shoots. It is important to note there is particularly low concentration of the elements in elm and spruce shoots. Spruce shoots contain more potassium, zink, and nickel than shoots of other species, elm shoots contain more strontium. The least concentration of strontium is in spruce shoots.

Keywords: *floodplain ecotope, woody plants, spruce, lime, oak, elm, shoots, ash content, ash constituents.*

УДК 630*181 (470.343)

ДИНАМИКА ПОРОДНОГО СОСТАВА ЛЕСОВ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Ю. П. Демаков, А. В. Исаев

Приведены данные по динамике породного состава лесов Республики Марий Эл с 1926 по 2013 годы. Показано, что площадь покрытых лесом земель возросла за истекший период времени на 137,2 тыс. га за счет облесения пустырей, вырубок и гарей. Наиболее значительные изменения происходили в период с 1945 по 1950 гг. Породный состав лесов республики за истекший период времени изменился не в лучшую сторону: значительно снизилась доля хвойных лесов, особенно ельников, и увеличилась доля березняков. Изменения породного состава древостоев происходили в каждом типе лесорастительных условий по-своему.

Ключевые слова: *Республика Марий Эл, леса, породный состав, динамика, закономерности, факторы.*

Введение

Леса, покрывающие более 50 % территории Республики Марий Эл и выполняющие важные социально-экономические, средообразующие и средоохранные функции, давно и активно эксплуатируются человеком, что приводит к значительным изменениям их эколого-ресурсного потенциала, которые необходимо отслеживать и анализировать для принятия адекватных управленческих решений.

Цель нашей работы заключалась в выявлении тенденций изменения структуры лесов Республики Марий Эл за период с 1926 года, когда была проведена первая достаточно точная их инвентаризация, по настоящее время. Исходным материалом для анализа служили литературные источники [1-8, 10] и данные государственного учета лесного фонда. Математическая обработка материала проведена на ПК с использованием стандартных методов математической статистики и пакетов прикладных программ.

Анализ цифрового материала показал, что в динамике состояния лесного фонда республики проявлялись как позитивные, так и негативные тенденции. Первые из них выражались в том, что площадь покрытых лесом земель возросла за истекший период времени на 137,2 тыс. га за счет облесения пустырей, вырубок и гарей. Наиболее значительные изменения происходили в период с 1945 по 1950 гг. (рис. 1, табл. 1), которые были связаны с широкомасштабным созданием лесных культур на вырубках военного времени и пустырях, возникших

после катастрофических пожаров 1921 года. Затем до 1966 года темпы лесовосстановительных работ отставали от темпов вырубki леса, что привело к снижению покрытой лесом площади на 59,3 тыс. га. Площадь лесов резко снизилась в 1972 году в результате массовых пожаров, повредивших около 180 тыс. га насаждений. Лесовосстановительные работы завершились на горях в очень короткие сроки благодаря хорошей технической оснащенности лесхозов, широкому участию в лесокультурных работах населения республики, грамотной и требовательной деятельности органов управления лесным хозяйством.

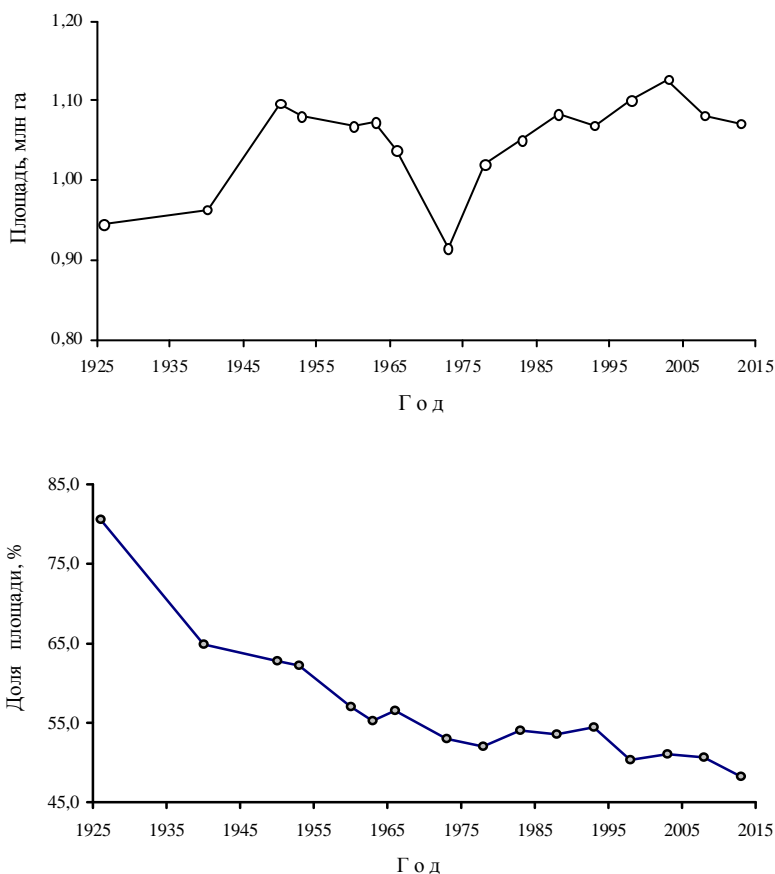


Рис. 1. Динамика площади лесов Марий Эл (вверху) и доли хвойных древостоев в них

В 2003 году лесопокрытая площадь достигла максимальной отметки, а затем стала неуклонно снижаться, особенно после засухи и пожаров 2010 года. Темпы создания лесных культур на гарях сейчас гораздо ниже, чем 40 лет назад, и на части площадей возобновление древостоев произойдет, вероятно, естественным путем. Снижение площади покрытых лесом земель происходит в настоящее время также в результате усиления деятельности вредных насекомых и болезней.

Таблица 1

Динамика породной структуры лесов Марий Эл

Год	Площадь лесного фонда республики							
	покрытая лесом, тыс. га	в том числе по преобладающим породам деревьев, %						
		сосны	ели	березы	осины	липы	ольхи	прочими
1926	945,0	41,9	38,4	н/д	н/д	н/д	н/д	1,7
1940	963,1	34,7	29,9	20,9	7,3	3,3	1,5	2,4
1950	1097,0	37,2	25,4	22,6	7,5	3,4	1,9	2,1
1953	1080,1	39,3	22,7	22,9	7,4	3,7	2,0	2,0
1960	1067,5	38,4	18,3	25,9	8,9	4,5	2,1	1,9
1963	1073,5	38,6	16,0	26,2	10,0	4,2	2,6	2,4
1966	1037,7	39,9	16,1	25,7	9,5	4,3	2,2	2,3
1973	913,6	38,8	13,8	27,4	9,7	5,2	2,8	2,3
1978	1020,3	39,0	12,6	30,5	8,5	4,9	2,5	2,1
1983	1050,4	40,8	12,7	31,0	7,1	4,5	2,0	1,8
1988	1082,7	41,9	11,4	32,6	5,8	4,8	2,3	1,3
1993	1068,7	42,4	11,9	31,7	5,5	4,8	н/д	н/д
1998	1100,8	40,6	9,6	35,2	5,4	5,5	2,6	1,2
2003	1127,4	40,6	10,3	34,8	5,2	5,3	2,6	1,2
2008	1082,2	39,8	10,7	35,3	5,0	5,3	2,7	1,1
2013	1071,8	38,1	10,0	36,8	5,1	6,0	3,0	1,0

За истекший с 1926 года период времени существенно и не в лучшую сторону изменился породный состав лесов республики, что выразилось в значительном снижении доли хвойных лесов, особенно ельников, и увеличении доли березняков. Доля площади сосняков, которые прежде доминировали в лесном фонде республики, но постепенно сдавали свои позиции березнякам, варьировала в этот период от 34,7 до 41,9 %. Особенно значительное снижение их площади, составившее 62,2 тыс. га, произошло с 1926 по 1940 гг. До 1990 года их доля неуклонно увеличивалась, а затем начала постепенно снижаться. Доля осинников, варьирующая в пределах 5-10 %, была наиболее высокой в 1963-1973 годах. В настоящее время она опустилась до минимальной отметки. Доля липняков и черноольшаников медленно,

но неуклонно возрастала, а дубняков – снижалась. Эти изменения наилучшим образом аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

$$Y_1 = 38,7 \cdot \exp(-4,05 \cdot 10^{-2} \cdot X) + 49,8; F_{\text{факт.}} = 396,4 > F_{0,01} = 9,07;$$

$$Y_2 = 39,8 \cdot \exp(-2,81 \cdot 10^{-2} \cdot X) + 5,9; F_{\text{факт.}} = 489,0 > F_{0,01} = 9,07;$$

$$Y_3 = 18,9 \cdot [1 - \exp(-3,60 \cdot 10^{-2} \cdot X)]^{5,266} + 20,4; F_{\text{факт.}} = 615,0 > F_{0,01} = 9,33;$$

$$Y_4 = 100X / (0,32 \cdot X^2 + 14,8 \cdot X + 514,6); F_{\text{факт.}} = 24,0 > F_{0,01} = 9,33;$$

$$Y_5 = 0,03 \cdot X + 2,89; F_{\text{факт.}} = 38,1 > F_{0,01} = 9,33;$$

$$Y_6 = 2,63 \cdot [1 - \exp(-4,58 \cdot 10^{-2} \cdot X)]; F_{\text{факт.}} = 15,97 > F_{0,01} = 9,85;$$

$$Y_7 = 2,03 - 0,013 \cdot X; F_{\text{факт.}} = 44,0 > F_{0,01} = 9,07,$$

где Y_1 – доля площади хвойных древостоев, %; Y_2 – доля площади ельников, %; Y_{3-7} – доля площади березняков, осинников, липняков, ольшаников и дубняков, %; $X = t - 1920$, где t – календарный год.

Не в лучшую сторону изменилась за истекшее время и возрастная структура лесов, в которой сильно снизилась доля спелых, а особенно перестойных древостоев, преобладавших в 1926 году (табл. 2). Доля же средневозрастных древостоев с 1940 года неуклонно увеличивалась, достигнув в 2003 году максимальной отметки. Менее всего изменялась во времени площадь приспевающих древостоев и молодняков.

Таблица 2

Динамика возрастной структуры лесов Марий Эл

Год	Площадь лесов по группам возраста, %					
	Молодняки		Средневозрастные	Приспевающие	Спелые	Перестойные
	1 класса	2 класса				
1926	19,1		17,2	11,4	52,3	
1940	35,5		10,5	8,5	45,5	
1950	19,8	16,2	13,7	10,7	23,4	16,3
1953	19,5	15,0	15,6	12,0	22,3	15,6
1960	26,3	15,4	17,5	11,1	18,2	11,6
1963	22,9	18,5	19,4	11,4	17,6	10,3
1966	25,4	18,5	19,8	11,2	16,5	8,5
1973	17,6	21,1	32,3	10,6	13,4	5,0
1978	22,6	19,2	33,0	9,8	11,3	4,2
1983	28,4	18,1	31,8	9,1	9,0	3,6
1988	24,2	14,6	34,7	10,9	11,4	4,2
2003	15,2	19,9	38,2	12,9	10,8	3,1
2008	14,2	19,8	37,1	14,4	11,3	3,2
2013	9,0	15,8	41,3	16,2	13,8	3,9

Существенные изменения возрастной структуры произошли не во всех лесах, а только в хвойных, на которые приходилась основная эксплуатационная нагрузка. В настоящее время лесосечный фонд в них истощен и основные запасы спелой древесины сосредоточены в

лиственных насаждениях, особенно в березняках (табл. 3). Интересно отметить, что до 1983 года ельники превосходили сосняки по ресурсам спелой и перестойной древесины. Тенденции изменения запасов в спелых и перестойных древостоях описывают следующие уравнения регрессии:

$$Y_C = 25,4 \cdot \exp[-1,262 \cdot 10^{-3} \cdot (t - 1940)^{2,213}] + 6,77; R^2 = 0,982;$$

$$Y_E = 39,7 \cdot \exp[-1,022 \cdot 10^{-3} \cdot (t - 1940)^{2,139}] + 5,91; R^2 = 0,987;$$

$$Y_B = 2,31 \cdot \sin(2\pi t / 45,2 - 0,777) + 8,00; R^2 = 0,606;$$

$$Y_{Oc} = 1,10 \cdot \sin(2\pi t / 54,4 + 0,426) + 6,30; R^2 = 0,665,$$

где Y_C – запас древесины в спелых и перестойных сосняках (ельниках, березняках, осинниках), млн. м³; t – календарный год.

Таблица 3

Динамика запаса стволовой древесины в спелых и перестойных лесах Марий Эл

Год	Запас различных древостоев, млн. м ³					
	сосны	ели	березы	осины	всех лиственных	в целом
1940	32,20	43,80	7,00	5,10	18,87	94,90
1950	27,59	43,02	9,15	5,89	23,56	94,20
1953	25,06	37,21	9,14	6,35	23,72	86,30
1956	18,84	33,45	7,92	5,66	22,05	73,93
1963	15,00	20,36	10,85	8,16	27,19	63,01
1966	12,68	18,91	8,91	6,72	22,60	54,29
1973	6,41	12,13	9,21	7,06	23,75	38,66
1976	6,52	11,64	5,79	7,53	19,71	37,95
1983	5,32	9,14	3,78	5,67	15,55	30,07
1988	8,56	8,82	7,49	5,71	19,39	36,81
1993	7,43	7,63	5,53	5,85	16,21	31,32
1998	7,26	4,70	11,15	5,92	15,82	38,21
2003	6,60	4,38	9,91	5,99	24,60	35,58
2008	6,85	4,01	10,51	5,78	24,39	35,25
2013	7,87	4,11	13,82	7,07	31,81	43,79

Важнейшими параметрами эколого-ресурсного потенциала лесов, кроме площади и запаса древесины, распределенных по преобладающим породам и группам возраста, являются также общая фитомасса древостоев и фитомасса их ассимиляционного аппарата (хвои и листвы), которые отражают количество депонированного ими углерода, ежегодную величину его поглощения, выделения и транспирации воды. Для их оценки используются так называемые конверсионно-объемные коэффициенты, предложенные группой российских исследователей [9, 11]. Проведенные нами расчеты показали, что за истекший период происходили значительные изменения этих параметров (рис. 2, табл. 4). Так, общая фитомасса

древостоев республики с 1950 по 1973 гг. снизилась на 15 млн тонн, упав до минимального за весь анализируемый отрезок времени значения. Затем она начала возрастать, достигнув в 2003 году максимума, значительно превышающего отметку 1950 года. Динамика этого показателя у сосняков была несколько иной: в 1956 году она упала до минимума, а затем стала возрастать. Общая фитомасса лиственных древостоев, особенно березняков, с 1940 года неуклонно увеличивалась, а ельников, наоборот, снижалась. Фитомасса ассимиляционного аппарата сосняков, березняков, липняков и всех древостоев в целом за истекший период времени сильно варьировала, но в целом неуклонно возрастала, а ельников снижалась. Основную работу по поглощению солнечной энергии в лесах республики выполняют хвойные древостои, особенно молодые, роль же спелых и перестойных неуклонно снижается (рис. 3).

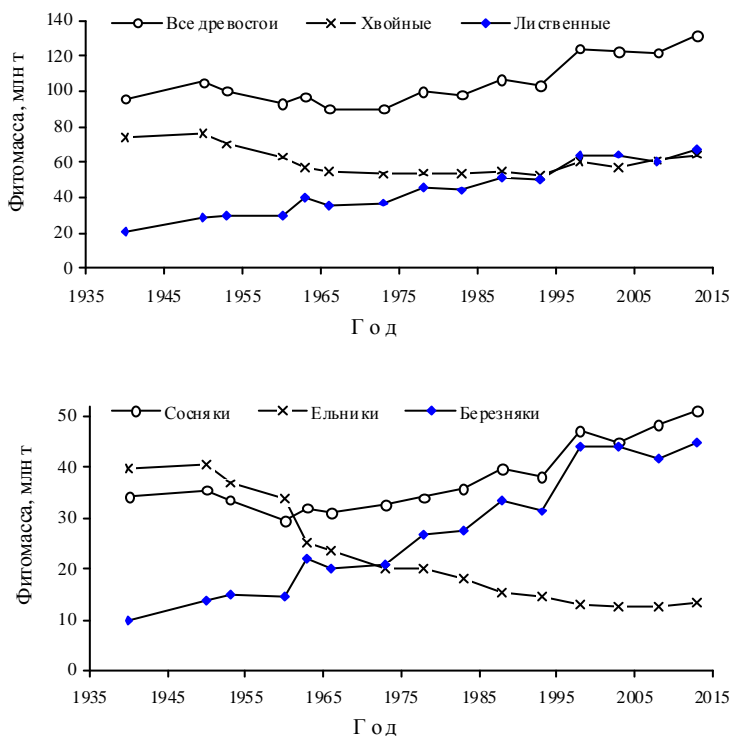


Рис. 2. Динамика фитомассы древостоев в лесах Марий Эл.

Таблица 4

Динамика фитомассы ассимиляционного аппарата деревьев в лесах Марий Эл

Год	Фитомасса ассимиляционного аппарата в различных древостоях, млн т						
	сосны	ели	березы	осины	липы	прочих	в целом
1940	1,79	2,79	0,48	0,16	0,05	0,12	5,40
1950	2,07	2,87	0,64	0,18	0,07	0,13	5,96
1953	2,00	2,58	0,63	0,17	0,08	0,10	5,57
1956	1,88	2,39	0,63	0,17	0,07	0,11	5,25
1963	2,59	1,92	0,83	0,21	0,10	0,16	5,82
1966	2,58	1,83	0,77	0,19	0,09	0,13	5,59
1973	2,81	1,67	0,79	0,20	0,09	0,16	5,72
1976	2,92	1,65	1,03	0,23	0,14	0,14	6,11
1983	3,05	1,54	1,08	0,20	0,14	0,12	6,13
1988	2,84	1,30	1,24	0,18	0,20	0,09	5,85
1993	2,78	1,26	1,17	0,17	0,21	0,10	5,69
1998	3,20	1,26	1,71	0,17	0,22	0,11	6,68
2003	3,13	1,25	1,72	0,17	0,23	0,11	6,61
2008	3,22	1,29	1,60	0,16	0,22	0,10	6,60
2013	3,04	1,43	1,58	0,17	0,23	0,11	6,56

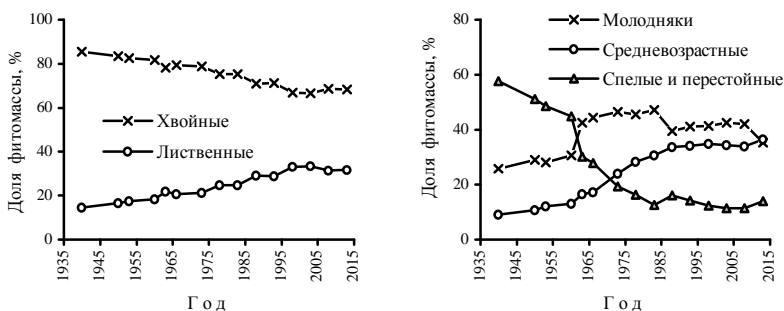


Рис. 3. Динамика доли массы ассимиляционного аппарата древостоев в лесах Марий Эл.

Изменение породной структуры древостоев происходило в каждом типе лесорастительных условий сугубо специфически. Так, к примеру, в свежих суборях практически во всем возрастном диапазоне развития лесов доминируют сосняки, неуклонно увеличивающие долю своего присутствия (рис. 4). Доля лиственных древостоев, среди которых преобладают березняки, наиболее велика в третьем десятилетии. В дальнейшем она неуклонно снижается, и после 90 лет лиственные древостои встречаются здесь крайне редко. Значительное отрицательное отклонение от линии тренда, приходящееся на третье десятилетие, связано с лесными пожарами 1972 г., естественное восстановление

биогеоценозов после которых в данном эдафотопе произошло в основном со сменой пород. Небольшие отрицательные отклонения от тренда, приходящиеся на восьмое и двенадцатое десятилетия, также связаны с лесными пожарами 1921 и 1882 гг. Доля лиственных древостоев, среди которых преобладают березняки, наиболее велика в третьем десятилетии. В дальнейшем она неуклонно снижается, и после 90 лет лиственные древостои встречаются в свежих субориях крайне редко. Доля ельников в пределах всего возрастного интервала развития лесов в этом ТЛУ очень мала. Небольшое ее повышение приходится на второе десятилетие и связано с созданием лесных культур. Затем, в результате слабого ухода за насаждениями, происходит заглушение ели лиственными породами и, как следствие, снижение доли ельников. В последующем, начиная с 50-60 лет, в результате естественных причин из состава древостоев постепенно выпадают береза и осина, что автоматическим образом приводит к увеличению доли ельников. После 110 лет доля ельников в лесах под действием биотических и абиотических факторов вновь начинает неуклонно снижаться.



Рис. 4. Возрастные изменения породной структуры древостоев в свежих субориях

Во влажных субориях доля сосняков по мере развития лесов также неуклонно возрастает, хотя очень долго (до 60-70 лет) в них доминируют лиственные древостои (рис. 5). Доля же ельников в этом ТЛУ, в отличие от предыдущего, более высокая, но характер ее динамики такой же: небольшое повышение во втором десятилетии, спад до пятого десятилетия, новый подъем и спад после 110 лет. В сырых субориях, где практически никогда не проводят рубок ухода и не создают лесных культур, доля ли-

ственных древостоев в лесах остается очень высокой вплоть до 80–90-летнего возраста (рис. 6). Доля сосняков неуклонно увеличивается, и после 100 лет они становятся здесь доминирующими формациями. Доля ельников до 80–100 лет остается весьма незначительной, но затем в течение двух десятилетий она резко увеличивается, что объясняется выпадением из состава древостоев лиственных пород. После 120 лет ельники распадаются и практически исчезают из состава лесов. В заболоченных субориях сосняки, доля которых значительно варьирует под действием различных факторов, в том числе лесоосушительной мелиорации, начинают абсолютно преобладать над лиственными древостоями только после 100 лет (рис. 7).

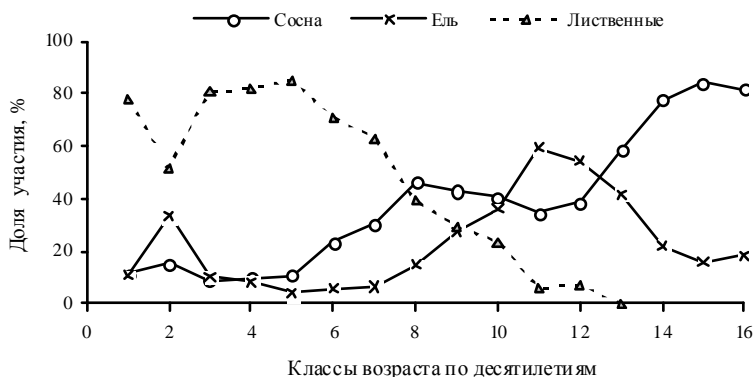


Рис. 5. Возрастные изменения породной структуры древостоев во влажных субориях

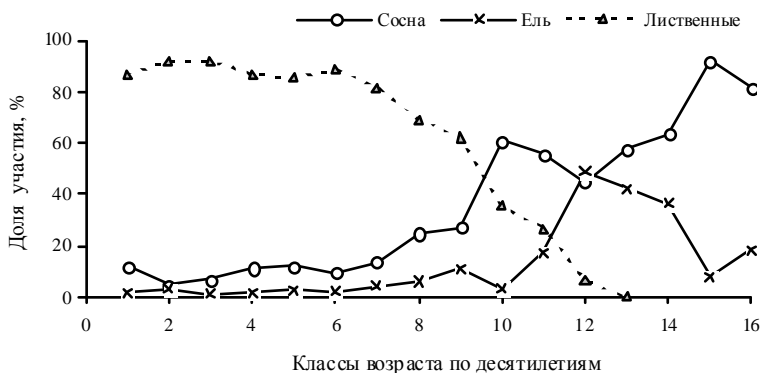


Рис. 6. Возрастные изменения породной структуры древостоев в сырых субориях

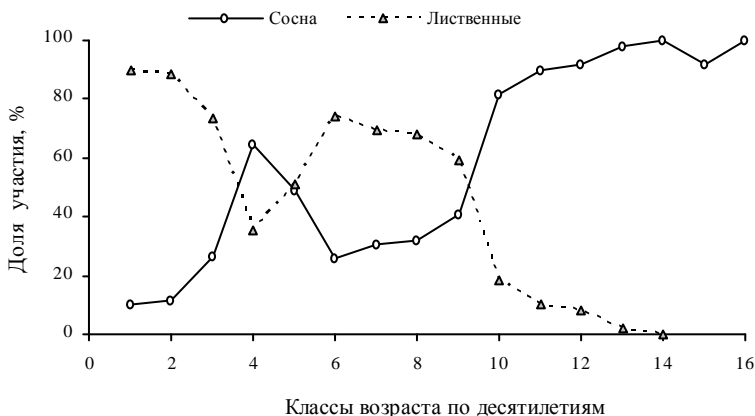


Рис. 7. Возрастные изменения породной структуры древостоев в заболоченных субориях

Породная структура древостоев в сурамях также не остается постоянной с увеличением их возраста, а существенно изменяется под влиянием лесохозяйственной деятельности (создание лесных культур и проведение рубок ухода), а также естественных факторов. Так, в ТЛУ С₂ доля ельников наиболее велика в возрастном интервале от 11 до 20 лет (рис. 8), что связано отчасти с их искусственным восстановлением. Затем, в результате слабого ухода за насаждениями, происходит заглушение ели лиственными породами и, как следствие, снижение доли ельников. В последующем, начиная с 50-60 лет, в данном ТЛУ из состава древостоев постепенно выпадают береза и осина, что автоматически приводит к увеличению доли ельников. После 110 лет под действием биотических и абиотических факторов доля ели в древостоях начинает неуклонно снижаться, а доля липы, наоборот, возрастать. Следует отметить, что процесс постепенного увеличения доли участия липы в свежих сурамях начинает отчетливо проявляться уже с 60-летнего возраста, однако на некоторых участках он полностью не завершается даже в 160 лет и состав древостоя в них остается далеким от стабильного («коренного» или климаксного) состояния. Об этом, в частности, свидетельствует широкое распространение многих пород деревьев в перестойных древостоях и наличие в Марийском Заволжье небольшого числа участков 160-летних дубняков и практически чистых 200-летних сосняков.

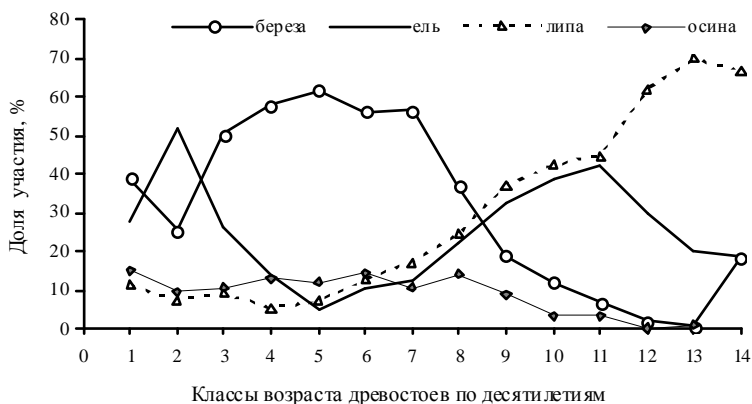


Рис. 8. Динамика породной структуры древостоев в свежих сураменях

Во влажных сураменях влияние лесохозяйственной деятельности проявляется еще слабее, чем в свежих, и березняки очень долго (до 90-100 лет) остаются доминирующими формациями, хотя доля их в лесах неуклонно снижается (рис. 9). Доля осинников наиболее велика (26,7 %) в возрастном интервале от 31 до 40 лет, и они полностью исчезают к 120 годам. Доля липняков увеличивается здесь лишь до 100 лет, составляя в этом возрасте 25,2 %, а далее резко снижается, и они полностью исчезают к 140 годам. Доля ельников в данном ТЛУ, в отличие от предыдущего, долго остается очень низкой, существенно увеличиваясь лишь к 90-100 годам. Максимум их участия в сложении структуры древостоев отмечается в возрасте 120-130 лет. Главным отличием лесов влажных сураменей от свежих является большое присутствие дубняков, доля участия которых неуклонно увеличивается с возрастом, и они со 120-130 лет становятся доминирующими формациями, хотя в составе перестойных лесов широко распространены многие породы деревьев.

В сырых сураменях, где практически никогда не проводят рубок ухода и не создают лесных культур, доля березняков остается очень высокой и стабильной (66,6-73,3 %) вплоть до 100-летнего возраста, а доля осинников очень низкой (рис. 10). В число преобладающих древесных пород на ряде участков входит ольха черная. Наиболее велика доля черноольшаников в возрастном интервале от 30 до 60 лет, а далее она резко снижается. Доля ельников в данном ТЛУ до 60 лет очень низка, а далее неуклонно под действием естественных биоценологических факторов увеличивается и со 120 лет они становятся доминирующими формациями, хотя в составе перестойных лесов широко распространены

многие породы деревьев, особенно береза и сосна. В заболоченных сурамях во всем возрастном диапазоне развития насаждений безраздельно господствуют черноольшаники, доля которых варьирует под действием различных природных факторов от 61 до 94 % (рис. 11). Им часто сопутствуют березняки, а представленность других формаций очень мала, хотя в составе древостоев широко распространены многие породы деревьев.

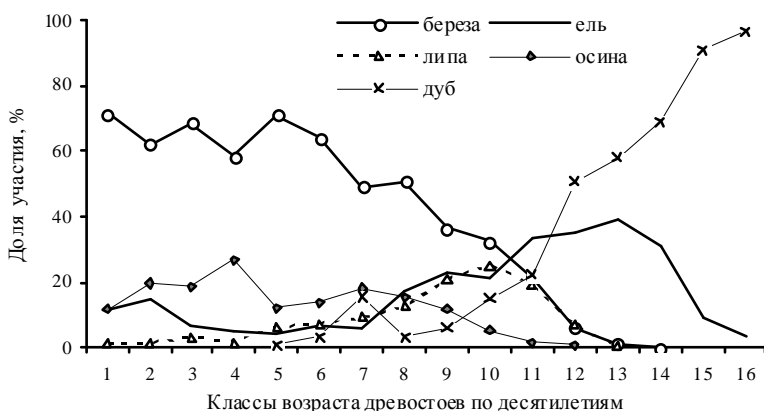


Рис. 9. Динамика породной структуры древостоев во влажных сурамях

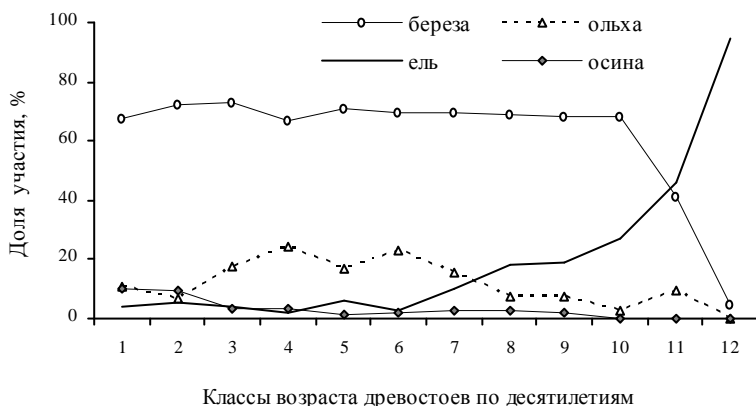


Рис. 10. Динамика породной структуры древостоев в сырых сурамях



Рис. 11. Динамика породной структуры древостоев в заболоченных сурамях

Результаты исследований свидетельствуют, таким образом, о том, что действия органов управления лесным хозяйством республики по регулированию объемов изъятия древесины и лесовосстановлению в истекшие годы были не совсем верными, поскольку привели к негативным тенденциям породной и возрастной структуры лесов, не обеспечивающей выполнения ими надлежащим образом всех ресурсных и экологических функций. Для исправления сложившейся ситуации потребуются не только огромные затраты, но и очень длительный период времени, поскольку леса являются крайне инерционными системами. В ход их развития часто вмешиваются также стихийные факторы, полностью устранить которые человек пока не может, и часть насаждений неизбежно погибает, не достигнув возраста спелости. Обеспечить стабильность лесопользования в настоящее время можно лишь за счет создания плантаций из быстрорастущих пород деревьев, выборочных рубок древостоев, а также снижения возраста их технической спелости, которая должна определяться целями потребления. Принятие управленческих решений должно опираться при этом на данные мониторинга за состоянием лесов и природной среды, а также запросов общества.

Библиографический список

1. Вохминцев, В. И. Динамика и современное состояние лесного фонда Марийской АССР / В.И. Вохминцев, А.В. Зорин // Сборник трудов Поволжского лесотехнического института. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во. – 1967. – № 58, Вып. третий. – С. 11-20.

2. Демаков, Ю. П. Динамика еловых лесов Республики Марий Эл за последние 50 лет / Ю.П. Демаков, И.А. Алексеев, А.Е. Смыков, А.А. Симанова // Проблемы государственного мониторинга природной среды на территории Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. – С. 98-102.
3. Демаков, Ю. П. Динамика сосновых лесов Республики Марий Эл за последние полвека / Ю.П. Демаков, А.Е. Смыков // Хвойные бореальной зоны. – 2009. – Т. XXVI, № 2. – С. 203-210.
4. Демаков, Ю. П. Структура и динамика березняков Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков, А.Е. Смыков, С.А. Денисов // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2009. – № 1 (5). – С. 5-18.
5. Демаков, Ю. П. Закономерности развития древостоев в сураменях Марийского Заволжья / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, А.А. Симанова // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 1. – С. 43-57.
6. Демаков, Ю. П. Динамика структуры лесного фонда Республики Марий Эл с 1926 по 2013 годы / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всерос. конф. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2014. – С. 11-15.
7. Демаков, Ю. П. Закономерности развития древостоев в субориях Марийского Заволжья / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Вестник Удмуртского государственного университета. Серия: Биология. Науки о Земле. – 2015. – Т. 25, № 2. – С. 58-70.
8. Смыков, А. Е. Динамика структуры лесного фонда Марий Эл и пути ее оптимизации / А.Е. Смыков, Ю.П. Демаков // Лесное хозяйство. – 2008. – № 1. – С. 43-45.
9. Исаев, А. С. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России / А.С. Исаев, Г.Н. Коровин, А.И. Уткин и др. // Лесоведение. – 1993. – № 5. – С. 3-10.
10. Соколов, С. Я. Леса и лесное хозяйство Марийской АССР / С.Я. Соколов, О.О. Герниц // Леса и лесное хозяйство Среднего Поволжья. – М.-Л.: АН СССР, 1947. – С. 122-151.
11. Уткин, А. И. Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесообразующих пород России / А. И. Уткин, Л. С. Ермолова, Д. Г. Замолодчиков // Лесоведение. – 1997. – № 3. – С. 74-78.

SPECIES COMPOSITION DYNAMICS IN THE FORESTS OF THE REPUBLIC OF MARI EL

Yu.P. Demakov, A.V. Isaev

The data on species composition dynamics in the Republic of Mari El for 1926-2013 years were given. It was shown that the area of forested lands has increased for the passed period of time for 137,2 thousand ha through the afforestation of waste lands, logging areas, and fire-sites. More significant changes took place in 1945-1950 years. Species composition of the Republic of Mari El has worsened for the passed period of time as the share of coniferous trees has significantly decreased (fir groves in particular), but the share of birch groves has increased. Changes in species composition of stands had their own peculiarities in different forest site types.

Keywords: *Mari El Republic, forests, species composition, dynamics, regularities, factors.*

УДК 630*228:582.475 (470.343)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ЛЕСА ЗАПОВЕДНИКА

Ю. П. Демаков, А. В. Исаев, М. Г. Сафин

Приведены данные по динамике радиального прироста деревьев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в различных типах леса заповедника «Большая Кокшага», которая сугубо специфична в каждом из них. Установлено, что величина прироста складывается из возрастного тренда, длинноволновой компоненты и шумовой составляющей, обусловленной флуктуациями различных факторов. Основная доля дисперсии величины прироста приходится на возрастную тренд, наиболее резко выраженный в сосняках брусничниковых, черничниковых и пойменных. В сосняках лишайниковых, лишайниково-мшистых и сфагновых довольно велик также вклад в дисперсию прироста длинноволновой компоненты, причиной возникновения которой является цикличность развития лесной подстилки, влияющей на влажность почвы и содержание элементов питания в ризосфере. Вклад шумовой компоненты во всех экотопах невелик. Показано, что ценопопуляции деревьев сосны во всех типах леса довольно неоднородны по характеру роста слагающих их особей и реакции на внешние возмущения.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ценопопуляции, типы леса, годичный радиальный прирост, динамика, закономерности, факторы.

Введение

Способность древесных растений являться чуткими естественными мониторами и банками хранения информации о состоянии внешней среды и динамике биогеоценотических процессов давно подмечена исследователями и широко используется для решения различных научных и прикладных задач. Несмотря на то, что изучению динамики прироста деревьев посвящено огромное число публикаций, многие вопросы являются дискуссионными или слабо освещенными, что связано с разнообразием лесных экосистем и характера внешних воздействий на них. Исследователи давно пытаются получить ответы на вопросы о том, имеются ли общие закономерности в динамике прироста деревьев, присутствуют ли в ней строго детерминированные волновые компоненты и какова их природа, насколько синхронны колебания индексов прироста древостоев в разных экотопах и природных зонах. Причем большой интерес к этим вопросам проявляют не только специалисты в области лесоведения, но и других научных дисциплин.

Многими исследователями хотя и выявлено наличие в дендрохронологических рядах различных волновых компонент [2, 4, 7, 29-31, 34, 42, 43], однако их частотно-амплитудные характеристики настолько широки и изменчивы, что, *во-первых*, практически исключает всякие попытки выделения общих закономерностей и, *во-вторых*, позволяет при желании связать их генезис со всеми известными земными и космическими ритмами. Накопленные наукой данные свидетельствуют о неоднозначности реакции деревьев в ответ на одни и те же изменения внешних условий. И, наоборот, разные по природе воздействия могут отражаться на величине годовичного прироста сходным образом, поэтому однозначное соответствие между шириной годовичного кольца и динамикой какого-либо одного из факторов установить **принципиально невозможно**. В лесах умеренной зоны мощность воздействия любого фактора на деревья по отношению к другим изменяется как в течение одного сезона, так и в многолетнем разрезе. Следует также принимать во внимание тот факт, что *следствие всего лишь объясняет причину, но не предопределяет ее*, то есть по ходу отклика деревьев на изменение условий среды, обусловленного многими причинами, невозможно восстановить динамику каждого отдельного фактора, а тем более прогнозировать ход дальнейшего изменения его мощности, как это часто делают исследователи. Для повышения точности прогнозов динамики природных процессов необходимо использовать широкий спектр экотопов и видов древесных растений. Только тогда можно добиться положительного результата.

Колебания годовичного прироста деревьев, как показали наши исследования [12-14, 17, 21-24, 26], являются чаще всего отражением биогеоценотических процессов, а не колебаний климата. Ценопопуляции древесных растений к тому же довольно неоднородны по характеру роста слагающих их индивидуумов. Волновой характер прироста деревьев обусловлен инерционностью «работы» основного механизма саморегуляции лесных экосистем, действующего на основе принципа обратной связи между слагающими их элементами. Чередование внешних воздействий различной мощности и природы, не отличающихся особой регулярностью, формируют, во взаимосвязи с внутренними свойствами экосистем, сложный квазипериодический ход древесного прироста, сугубо специфичный для каждого экотопа.

Цель наших исследований заключалась в поиске закономерностей динамики годовичного радиального прироста деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих в различных типах леса заповедника «Большая Кокшага», и оценке роли определяющих ее факторов.

Объекты и методика

Исходным материалом для проведения дендрохронологического анализа, который проведен по двум шкалам времени (абсолютной хронологической и возрастной биологической), послужили керны древесины, взятые с помощью возрастного бурава Преслера у 166 модельных деревьев сосны обыкновенной (по одному с каждого дерева на высоте 0,3-0,5 м от поверхности почвы), произраставших в 14 экотопах различных типов леса заповедника и прилегающих территорий. Выбранные деревья не имели каких-либо внешних повреждений. Измерение ширины годовичных колец проведено с помощью бинокулярного микроскопа на высушенных и защищенных острым ножом кернах с погрешностью $\pm 0,05$ мм. Для обработки цифрового материала использован персональный компьютер и пакеты прикладных программ Excel и Statistica.

Результаты исследований и их интерпретация

Ширина годовичных колец у деревьев сосны, как показали измерения, варьирует во всех типах леса в очень больших пределах (от 0,1 до 10 мм), однако ее средние значения в некоторых экотопах, несмотря на это, существенно различаются между собой (табл. 1). Наиболее широкие годовичные кольца деревья имеют в сосняке-черничнике, а самые узкие – на верховых болотах. Величина стандартного отклонения ширины годовичных колец наиболее велика у деревьев в сосняках лишайниково-мшистых, а наименьшая – в сосняках сфагновых.

Таблица 1

Показатели изменчивости ширины годовичных колец деревьев в разных экотопах

Тип леса	Объем выборки, шт.			Показатели ширины годовичных колец, мм			
	экотопов	деревьев	колец	M_x	min	max	S_x
ЛШ	1	15	1115	1,57	0,10	8,30	0,93
ЛШМ	4	49	3858	1,66	0,10	10,00	1,10
БР	1	14	1039	1,39	0,20	7,70	0,92
ЧЕР	2	20	1528	1,70	0,10	6,80	0,79
ЛПК	1	16	1934	1,60	0,10	8,30	1,00
ПОЙМ	1	7	932	1,52	0,15	4,70	0,83
СФ	4	45	4938	0,85	0,05	5,50	0,61

Примечание: ЛШ – лишайниковый, ЛШМ – лишайниково-мшистый; БР – брусничниковый; ЧЕР – черничниковый; ЛПК – липово-кисличниковый; ПОЙМ – пойменный; СФ – сфагновый; M_x – среднее арифметическое значение ширины годовичных колец деревьев в выборке; min, max – минимальное и максимальное значения ширины годовичных колец; S_x – среднее квадратическое (стандартное) отклонение ширины годовичных колец

Представленные в таблице данные показывают лишь общую картину вариабельности ширины годовичных колец деревьев и характеризуют в определенной мере степень благоприятности лесорастительных условий, но не отражают характера изменений радиального годовичного прироста, происходящих в течение всей их жизни. Для оценки реакции деревьев на изменение условий среды их обитания необходимо использовать иные параметры и другие методические приемы.

Изменчивость ширины годовичных колец деревьев, как давно было установлено исследователями, в определенной мере связана с их возрастом (t), что проявляется в виде некоего тренда, который наилучшим образом аппроксимирует функция Ципфа-Парето

$$Y = K \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$$

Все параметры этой функции имеют конкретный биофизический смысл: K – исходный потенциал роста деревьев; m – нижний предел, к которому стремится ширина их годовичного кольца; a – скорость снижения ширины годовичного кольца с возрастом, связанная с истощением ресурсов среды вследствие избыточной густоты древостоя; b – способность деревьев к преодолению сопротивления среды в экотопе их росту.

Расчеты показали, что линии возрастного тренда годовичного прироста деревьев каждой ценопопуляции, в результате воздействия на нее всего комплекса биогеоценотических факторов, проходят на плоскости в выбранной системе координат сугубо специфично (рис. 1). Особенности формы линий тренда хорошо отражают значения параметров аппроксимирующих их функций, которые изменяются в широких пределах (табл. 2). Наиболее высоким исходным потенциалом роста, как свидетельствуют приведенные данные, обладает ценопопуляция сосны в сложном древостое состава 4ЕЗЛп2С1Б, произрастающем на богатых элювиальных почвах в прибрежной зоне оз. Шушьер (кв. 35), затопляемой во время весеннего половодья водами р. Большая Кокшага. Несколько меньший потенциал роста у ценопопуляций деревьев в сосняках лишайниково-мшистых и черничниковых. Самый же низкий исходный потенциал роста имеют ценопопуляции сосны на верховых болотах, где условия среды наиболее жесткие. Скорость снижения ширины годовичного кольца деревьев с возрастом наивысшая в сосняках лишайниково-мшистых, что связано с напряженными конкурентными отношениями в ценопопуляциях, возникшими в результате избыточной их густоты. Наименьшее значение этого параметра функции имеет ценопопуляция в редкостойном сосняке лишайниковом, деревья в которой обладают наиболее высокой способностью к преодолению сопротивления среды их росту.

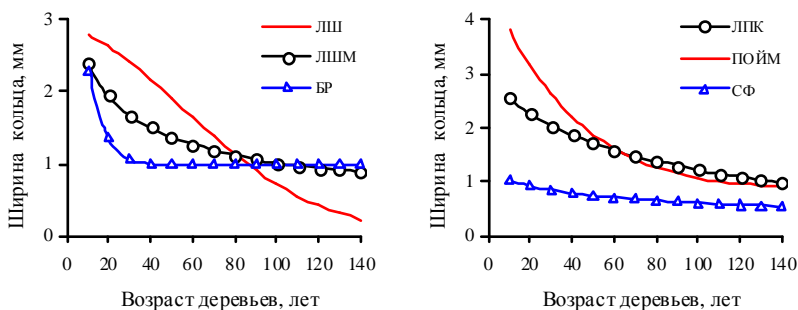


Рис. 1. Линии возрастного тренда динамики средней ширины годичных колец деревьев в различных типах леса заповедника «Большая Кокшага»

Таблица 2

Значения параметров функции возрастного тренда радиального прироста деревьев сосны в различных типах леса заповедника «Большая Кокшага»

Тип леса	Значения параметров функции $Y = K \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$				
	K	m	$a \cdot 10^{-3}$	b	R^2
ЛШ	2,83	0,00	0,355	1,793	0,973
ЛШМ	3,83	0,63	258,8	0,473	0,929
БР	2,85	0,99	30,48	1,405	0,967
ЧЕР	3,62	0,00	106,9	0,567	0,967
ЛПК	3,41	0,00	75,13	0,567	0,862
ПОЙМ	5,49	0,00	78,00	0,631	0,989
СФ	1,28	0,25	181,5	0,419	0,937

Для оценки реакции деревьев на изменение условий среды их обитания обычно используют не абсолютные величины прироста, а индексы, которые представляют собой отношение фактических значений ширины годичного кольца к теоретическим, вычисленным по параметрам функции возрастного тренда. От правильности и корректности процедуры выделения этой функции, представляющей своеобразный «позвоночник» жизненного цикла роста дерева, полностью зависят все последующие характеристики временных рядов, в том числе значения индексов и их частотно-амплитудных параметров. Исследователи обычно подбирают ее по выборке годичного прироста деревьев из какого-либо конкретного экотопа или типа леса, усредняя полученные данные по каждому календарному году. Такой подход к решению задачи правомочно использовать только при анализе одновозрастных ценопопуляций деревьев одинаковой густоты, произрастающих в пределах одного типа

леса. Для анализа характера роста разновозрастных древостоев он уже не подходит. Этот подход нельзя использовать также для анализа роста древостоев, различающихся между собой по густоте и типам леса, так как каждому из них присуща своя сугубо специфическая функция возрастного тренда. Форма и степень выраженности этой функции, как показали наши предыдущие исследования [12, 21, 24, 26], порой существенно различаются даже у деревьев в пределах одной ценопопуляции.

Где же выход из создавшейся ситуации? Как правильно выбрать линию возрастного тренда? Мы считаем, что эта линия должна проходить через точки средних значений годовичного прироста деревьев, произрастающих во всех экотопах, исключая верховые болота, где лесорастительные условия сугубо специфические. Такой подход к выделению функции тренда мы считаем более обоснованным, чем традиционно используемый исследователями, так как он позволяет проводить сравнительную оценку характера роста как отдельных деревьев, так и ценопопуляций в целом, соотнося их с некоторым биологическим *эталон*ом, отображающим истинный характер возрастных изменений, связанных с особенностями развития древостоев и воздействия биоценотических факторов, а не с результатом сглаживания рядов фактических значений годовичного прироста. Так, к примеру, если дерево появляется под пологом леса, то его прирост длительное время может находиться на очень низком уровне или же будет медленно возрастать по мере выхода особи в основной ярус в результате освобождения жизненного пространства. Совершенно иная картина будет наблюдаться в том случае, если дерево возникает на свободе. В результате линии возрастных трендов этих древостоев станут существенно различаться, и индексы их годовичного прироста нельзя будет сравнивать между собой. Использование этого методического приема особенно целесообразно в разновозрастных древостоях, где для развития каждой особи или поколения ценопопуляции складываются свои сугубо специфические условия среды, накладывающие отпечаток на характер возрастной динамики ширины годовичных колец деревьев.

На основе расчетов установлено, что генеральную линию возрастного тренда годовичного прироста деревьев во всех типах леса, исключая сфагновые, наилучшим образом аппроксимирует уравнение

$$Y = 7,455 \cdot \exp(-0,699 \cdot t^{0,249}); R^2 = 0,940,$$

где Y – величина радиального годовичного прироста, мм; t – возраст дерева, лет. Генеральную же линию возрастного тренда годовичного прироста деревьев в сосняках сфагновых описывает другое уравнение

$$Y = 1,902 \cdot \exp(-0,333 \cdot t^{0,264}); R^2 = 0,928.$$

Величина индекса годового прироста деревьев во всех экотопах изменяется, как показали расчеты, в весьма значительных пределах (табл. 3), что свидетельствует о большой мощности воздействующих на ценопопуляции экологических факторов и высоких адаптационных возможностях сосны, способной произрастать в широком диапазоне условий среды. Особенно велика вариабельность значений индексов, выраженная величиной их стандартного отклонения, в сосняках сфагновых, пойменных и липово-кисличниковых, что указывает на нестабильность условий среды в данных экотопах, значительно изменяющейся во времени под действием климатических и биоценотических факторов (оценка вклада этих факторов в изменение величины индексов прироста будет дана в процессе последующего анализа). Меньше всего величина индекса прироста деревьев изменяется в сосняках черничниковых. Средняя величина индекса прироста наибольших значений достигает в пойменном экотопе, а наименьших – в сосняке-брусничнике. Небольшое отклонение ее от 100 % свидетельствует о правильности выбора функции возрастного тренда.

Таблица 3

Показатели изменчивости индексов прироста деревьев в различных экотопах

Параметр	Значения статистических параметров в различных экотопах						
	ЛШ	ЛШМ	БР	ЧЕР	ЛПК	ПОЙМ	СФ
M_x	92,2	97,3	79,0	96,6	112,2	124,7	113,5
min	4,0	6,6	15,5	4,3	10,9	13,4	6,3
max	291,8	356,7	265,3	293,7	416,0	332,1	556,0
S_x	50,6	49,3	35,8	30,6	56,3	59,9	74,0

Анализ полученных данных показал, что динамика индексов годового прироста деревьев в каждом экотопе сугубо специфична и разделяется на ряд этапов. Так, в сосняке лишайниковом, представленном условно-одновозрастным негустым древостоем, возникшим на гари 1932 года, в динамике величины индекса прироста деревьев четко выявляется волновая компонента с периодом 68 лет (рис. 2), описываемая синусоидальным уравнением

$$Y = 49,4 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 68 - 0,211) + 93,2; R^2 = 0,741,$$

где Y – величина индекса радиального годового прироста деревьев, %; t – календарный год. Приведенные данные показывают, что до 1975 года в течение 34 лет величина индекса прироста деревьев постоянно находилась ниже среднего генерализованного уровня, а с 1976 по 2009

год – выше его. При этом она до 1952 года неуклонно снижалась, а затем начала флуктуировать и постепенно увеличиваться. Особенно резкое возрастание значений индекса прироста произошло на очень коротком временном отрезке с 1974 по 1978 годы. После этого вновь началось неуклонное снижение показателя.

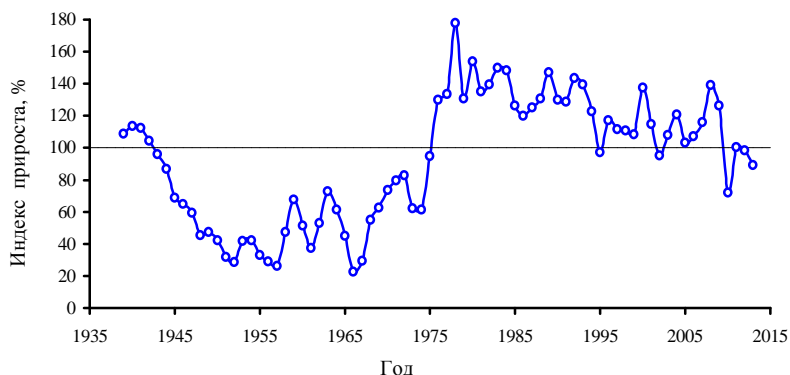


Рис. 2. Динамика индексов радиального прироста деревьев в сосняке лишайниковом

Какова же причина возникновения волновой компоненты в динамике индексов годичного прироста деревьев? Однозначно ответить на этот вопрос довольно сложно, однако уверенно можно сказать, что она не связана с изменением погодных условий, поскольку в рядах значений метеорологических параметров длинноволновая составляющая отсутствует, о чем мы неоднократно писали [16, 20, 22], и динамика их значений представляет собой практически бессвязный «шум» с размытым спектром (рис. 3). Не связана она и с изменением солнечной активности и возмущений магнитного поля Земли, поскольку динамика значений индексов прироста значительно отличается от них по частоте и амплитуде колебаний значений.

Возникновение длинноволновых колебаний величины индексов ширины годичных колец связано, на наш взгляд, с существованием механизма саморегуляции развития ценопопуляции деревьев, действующего на основе ее обратной связи с развитием напочвенного покрова, состоянием самой почвы и грунтовых вод, являющихся такими же равноправными компонентами биогеоценозов, как и древостой. Падение прироста деревьев в начальный период относительно его среднего уровня (эталона) связано с уничтожением пожаром живого напочвенного покрова и подстилки, которые предохраняют их корни от перегрева и иссушения.

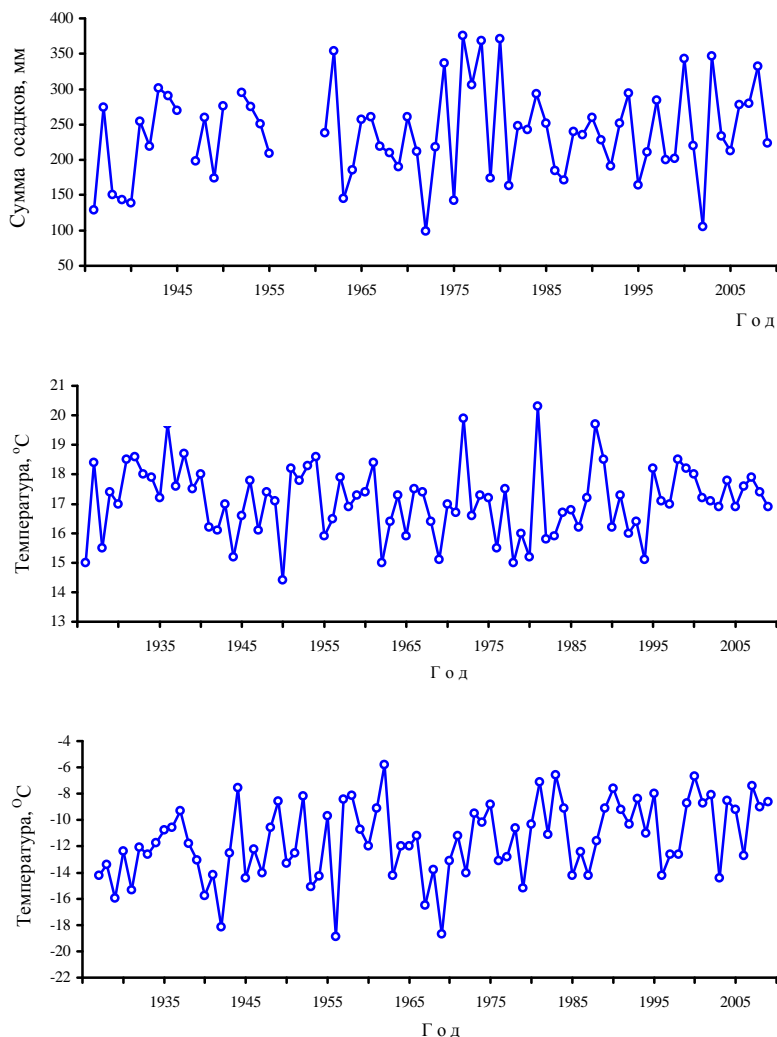


Рис. 3. Динамика суммы осадков за май-август (А), средней месячной температуры воздуха в течение летних (Б) и зимних (В) месяцев года по ГМС Йошкар-Ола

Большая конкуренция самосева сосны на горях за питательные вещества и влагу идет в начальный период с травами, что негативно отра-

жается на его росте. Сдерживает рост молодняков сосны и быстрая убыль элементов питания в почве, обусловленная отсутствием на первых порах их возврата в биологический круговорот или слабым его поступлением от разложения опада. По мере развития напочвенного покрова и нормализации процесса разложения опада в экотопе, а это на гаях в сосняках лишайниковых стабилизируется лишь через 20-25 лет [15], прирост деревьев начинает постепенно увеличиваться. Дальнейшее же развитие лишайникового покрова отрицательно отражается на росте деревьев, так как он начинает перехватывать основную часть поступающих атмосферных осадков и элементов питания [5, 25, 27, 41], выделяя в почву экзометаболиты, неблагоприятно действующие на древесной. Волновой характер динамики прироста деревьев обусловлен также запаздыванием ответных реакций каждого из этих взаимодействующих между собой компонентов, составляющих систему «ресурс – потребитель». В такой системе, состояние которой регулируется посредством отрицательных обратных связей, обязательно возникают автоколебания, нарушаемые в определенной мере внешними факторами [1]. Если принять эту гипотезу за основу, то все становится вполне объяснимым.

Важную роль подстилки в лесных экосистемах отмечали многие исследователи [5, 6, 8, 28, 39, 41], указывая на то, что она является не только одним из основных их компонентов и продуктов жизнедеятельности, но и фактором, влияющим на все биогеоценотические процессы, в том числе на рост и продуктивность древостоя. Лесная подстилка, обеспечивая жизнедеятельность грибов, почвенной мезофауны и многочисленных микроорганизмов, является важным звеном в биологическом круговороте веществ и энергии, поставляя растениям углекислоту, азот и элементы минерального питания. Темпы накопления и разложения подстилки зависят от многих факторов: состава древостоя, климата, почв, численности почвенной мезофауны, активности грибов и микроорганизмов. Исследования процесса развития подстилки в свежих борах Брянской области, проведенные И.И. Смольяниновым [39], показали, что в динамике ее массы отмечаются три периода: интенсивного накопления, стабилизации запаса и медленного его уменьшения. Развитие лесной подстилки – не простое изменение ее массы, а сложный процесс разложения и превращения накопленного в ней органического вещества, заканчивающееся его полной минерализацией, протекающий нелинейно. Лесная подстилка, таким образом, развивается циклически, что естественно отражается на ходе роста деревьев.

Удаление подстилки приводит, по данным К.М. Габдрахимова [8], к иссушению почвы на довольно значительную глубину, уменьшению

подвижных форм фосфора, калия и обменных оснований. Искусственное же ворошение подстилки, как показали результаты опыта [39], способствует ускорению ее разложения, усилению развития ассимиляционного аппарата деревьев и скорости их роста.

Для оценки термоизоляционных свойств подстилки нами в сосняке лишайниково-мшистом в 2013 году был проведен опыт, показавший, что ее удаление на площадках размером 3х3 м приводит к весьма значительному изменению температуры почвы до глубины 80 см (рис. 4). На глубине 5 см разница температур между площадками с подстилкой и без нее достигала в июле и августе 5,5°C, а на глубине 80 см – 0,9-1,5°C. К осени различия постепенно сглаживались, но оставались ощутимыми вплоть до середины октября.

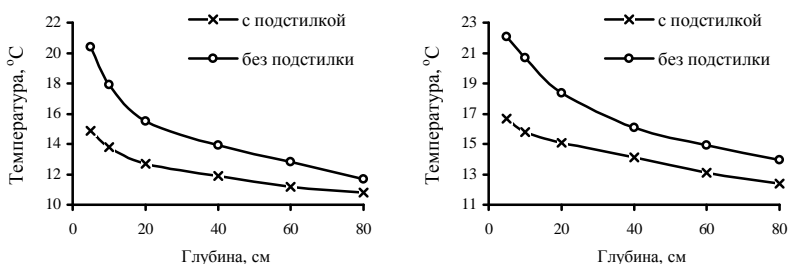


Рис. 4. Температура почвы на разной глубине в сосняке лишайниково-мшистом между площадками с напочвенным покровом и без него по данным измерений, проведенных в середине июля (слева) и августа 2013 года

В динамике индексов прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых также довольно четко выражена этапность, однако в каждом экотопе она сугубо специфична. Так, на ППП 66-1-95 в загущенных культурах сосны 1905 года в первые 18 лет их развития отмечается неуклонное снижение величины индекса прироста (рис. 5), связанное с теми же причинами, что и в сосняках лишайниковых, то есть с иссушением и обеднением почвы в результате развития сорной растительности, малой мощности лесной подстилки и слабого ее разложения. После засушливого 1921 года его величина начинает неуклонно возрастать, достигая наиболее высоких значений в 1943-1953 гг., что связано с постепенным развитием лесной подстилки и мохово-лишайникового покрова. После этого начинался новый этап роста древостоя, в течение которого происходит неуклонное снижение индекса прироста деревьев, завершившееся в 1973-1974 гг. после жесточайшей засухи 1972 года. Это

падение прироста деревьев связано, как и в сосняках лишайниковых, с усилением негативного воздействия на них напочвенного покрова, достигшего наиболее мощного развития и перехватывающего значительную часть атмосферных осадков и входящие в них элементы минерального питания, особенно после слабых дождей, что привело к постепенному иссушению и обеднению корнеобитаемого слоя почвы. Биогеоценоз как бы автоматически подготавливал условия для возникновения лесного пожара, который по тем или иным причинам здесь не возник. Затем величина индекса прироста деревьев начала быстро и неуклонно возрастать, что можно связать с губительным действием засухи на мохово-лишайниковый покров и постепенным ослаблением его мощности.

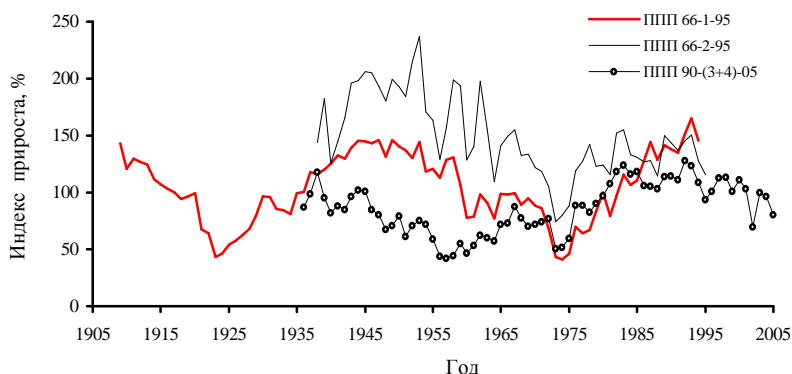


Рис. 5. Динамика индексов прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых

В примыкающем к нему древостое естественного происхождения на ППП 66-2-95, который имеет меньший возраст и полноту, динамика индексов прироста деревьев во многом схожа и отличается только значительно большей флуктуацией значений. Здесь, так же как на смежном участке, наиболее высокие значения показателя отмечались в 1953 году, после чего индекс прироста деревьев начинал неуклонно снижаться, достигнув минимума в 1973 году. Затем его величина резко возросла и с 1978 года начала флуктуировать, не изменяя в целом общего направления своего движения.

В динамике индексов прироста деревьев на ППП 90-3-05 и 90-4-05, заложенных в сосняках естественного происхождения, возникших на гари 1932 года, также четко просматриваются этапы, связанные с развитием напочвенного покрова. В течение первых 25 лет развития молодых индексы прироста неуклонно снижались, достигнув минимального

значения в 1957 году. Затем началась фаза возрастания прироста, которая продолжалась до 1992 года. Засуха 1972 года привела к резкому снижению индекса прироста деревьев, но не изменила общей тенденции его динамики. После 1992 года величина индекса прироста деревьев начала постепенно снижаться.

Длинноволновую компоненту величины индексов прироста древостоев в разных экотопах описывают следующие уравнения:

$$\text{на ППП 66-1-95} \quad Y = 39,7 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 46 - 0,708) + 107,1; \quad R^2 = 0,822;$$

$$\text{на ППП 66-2-95} \quad Y = 37,1 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 58 - 2,228) + 149,6; \quad R^2 = 0,566;$$

$$\text{на ППП 90-3-05} \quad Y = 19,8 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 64 + 0,813) + 78,6; \quad R^2 = 0,626;$$

$$\text{на ППП 90-4-05} \quad Y = 36,3 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 62 + 0,914) + 90,5; \quad R^2 = 0,626.$$

Большую информацию о происходивших в биогеоценозе процессах несут деревья-долгожители, прошедшие через горнило всех природных аномалий и антропогенных воздействий. Самым старым в сосняках лишайниково-мшистых является дерево сосны на ППП 90-3-05, имевшее на момент учета возраст 218 лет и диаметр 37,7 см без коры. Появилось оно в 1780 году, вероятнее всего, под пологом леса, который начал быстро распадаться, о чем свидетельствует возрастание индекса прироста, продолжавшееся 20 лет вплоть до 1805 года (рис. 6). Затем последовал резкий спад прироста и длительный период его депрессии, продолжавшийся вплоть до 1865 года, после которого начался бурный рост, завершившийся в 1894 году. После этого вновь начался спад прироста, завершившийся в 1938 году депрессией, продолжавшейся до 1980 года. Далее последовал очередной цикл.

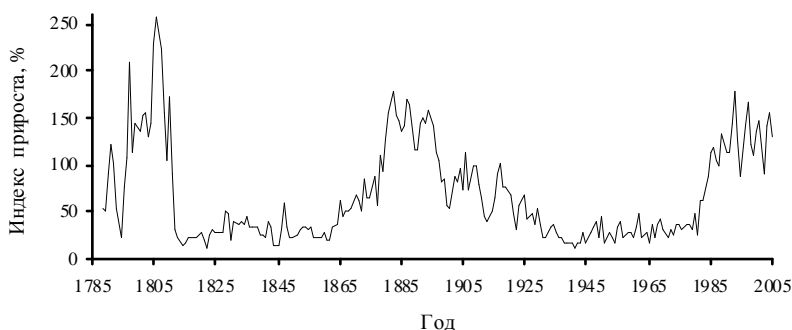


Рис. 6. Динамика индексов годовичного прироста самого старого дерева на ППП 90-3-05

С чем же связана подобная ритмика роста дерева? Ответить на этот вопрос довольно сложно, однако однозначно можно сказать, что она

обусловлена исключительно биогеоценотическими факторами и не связана с изменениями климата, которые способны вызвать лишь коротковолновые флуктуации прироста.

В динамике индексов прироста деревьев в сосняках брусничниковых естественного происхождения, также возникших на гари 1932 года, длинноволновая компонента выражена гораздо слабее (рис. 7), чем в сосняках лишайниково-мшистых, и имеет меньшую амплитуду. Математически она описывается синусоидой с периодом 48 лет

$$Y = 14,9 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 48 + 1,955) + 77,3; R^2 = 0,414.$$

На первом этапе развития молодняков на гари, продолжавшемся около 25 лет, отмечается снижение величины индексов прироста, связанное с иссушением и обеднением почвы бурно развившейся после пожара растительностью. На втором этапе, завершившемся в 1993 году, происходило в целом некоторое увеличение значений показателя, а на третьем – опять снижение, сопровождавшееся значительными флуктуациями в результате колебаний погодных условий. Резкие снижения индекса прироста произошли в 1956-1957, 1974-1975, 2002-2003 и 2010 годах, а его возрастания – в 1977, 1985 и 1993.

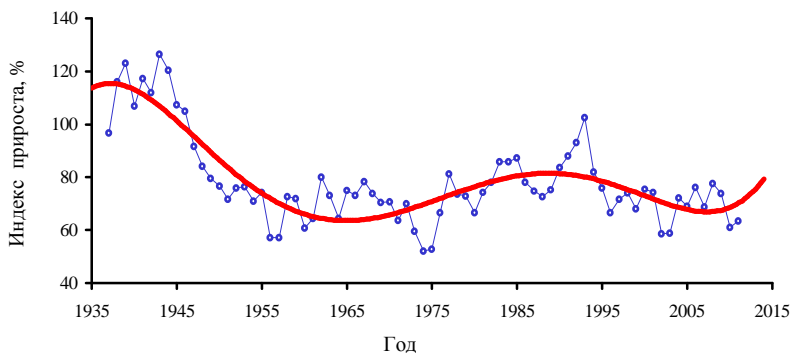


Рис. 7. Динамика индексов прироста деревьев в сосняке-брусничнике

В динамике индексов прироста деревьев в постпирогенных сосняках черничниковых длинноволновая компонента вообще не проявляется, но четко выражена тенденция неуклонного снижения их величины (рис. 8), связанная с постепенным заболачиванием экотопа в результате нарастания мохового покрова, в котором в текущий момент времени преобладает кукушкин лен обыкновенный *Polytrichum commune*, негативно воздействующий на развитие древостоя. Установить этот факт удалось

лишь благодаря использованию функции возрастного генерализованного тренда изменения ширины годичных колец деревьев в сосняках различных типов леса. Расчет значений индексов прироста по функции возрастного тренда в сосняках только этого экотопа не позволил бы получить такого результата. В колебаниях величины показателя, которые довольно значительны, отсутствует четко выраженная периодичность. Значительные возрастания индексов прироста отмечались в 1940, 1953, 1968, 1970, 1983, 1995 и 2008 годах, а его снижения – в 1942-1948, 1956, 1974, 1987, 1996-2002 и 2010.

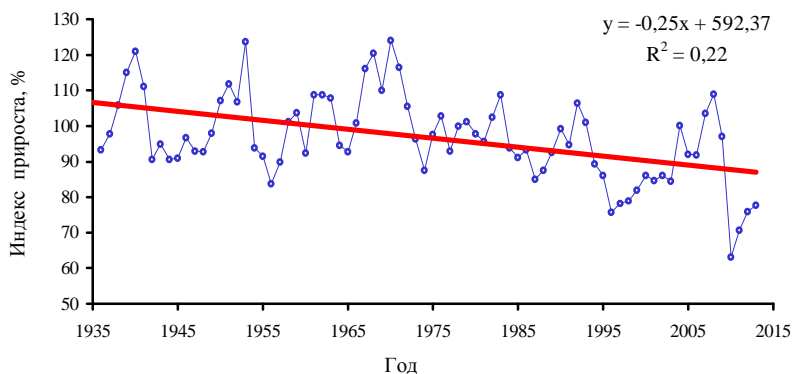


Рис. 8. Динамика индексов прироста деревьев в сосняке-черничнике

В разновозрастном сосняке липово-кисличниковом естественного происхождения, длительное время не повреждавшемся пожарами, в возрастной динамике индексов прироста деревьев очень четко проявляются этапы, время наступления и продолжительность которых, а также их причинная обусловленность существенно отличаются от сосняков других экотопов. Так, у деревьев старого поколения выделяются три волны подъема и спада величины показателя (рис. 9). Продолжительность первой волны составляет 118 лет, из которых в течение первых 70 лет величина индекса прироста неуклонно увеличивалась, затем в течение 48 лет снижалась, второй – 48, а третьей – всего 32 года. У деревьев молодого поколения, появившегося в период депрессии прироста деревьев старшего поколения, индекс прироста в течение первых 30 лет неуклонно снижался, а затем увеличивался (рис. 10). Причиной волнообразных колебаний величины показателя являются в основном биогеоценотические факторы, связанные с процессом изреживания древостоя,

смены его породного состава и развития подстилки, оказывающей негативное воздействие на него в периоды наибольшего накопления массы.

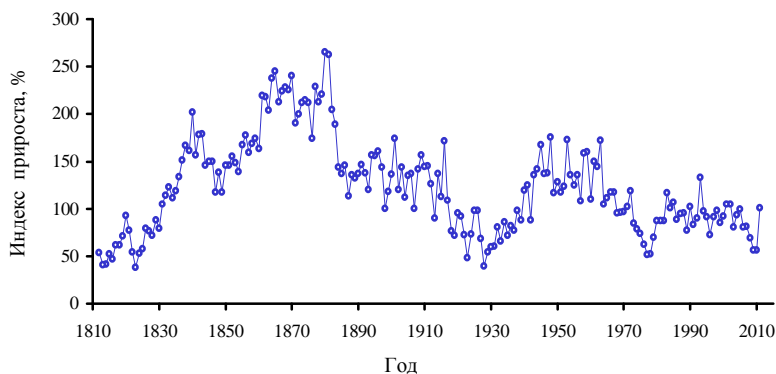


Рис. 9. Динамика индексов прироста деревьев старого поколения в сосняке липово-кисличниковом

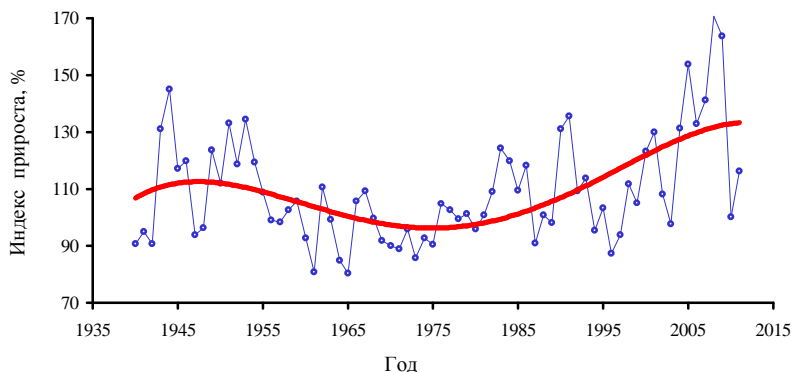


Рис. 10. Динамика индексов прироста деревьев молодого поколения в сосняке липово-кисличниковом

В пойменном экотопе, где доля участия деревьев сосны в сложении ценоза невелика, а пожары практически отсутствуют, возрастная динамика индексов их прироста обусловлена исключительно действием биогеоценотических факторов. Здесь до 1964 года отмечалось неуклонное снижение величины этого параметра, затем небольшой подъем, завершившийся в 1997 году, и последующий спад (рис. 11). Сильнейшие до-

кументально зафиксированные засухи 1921 и 1972 годов не вызвали больших изменений индексов прироста деревьев.

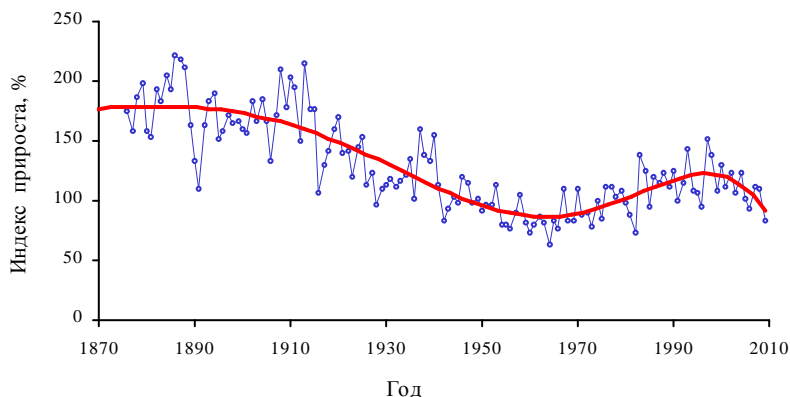


Рис. 11. Динамика индексов прироста деревьев сосны в пойменном экотопе.

Характер динамики индексов прироста деревьев в сосняках сфагновых не только коренным образом отличается от такового во всех предыдущих экотопах, но и имеет сугубо специфические черты в каждом болотном массиве. Так, на верховом болоте Кундышское, расположенном в кв. 73 заповедника, в динамике индексов прироста деревьев за истекшие 240 лет четко проявилось пять волн, имеющих разную продолжительность и высоту подъема (рис. 12). Пики этих волн приходятся на 1784, 1816, 1870, 1927 и 2001 годы. Периоды депрессии прироста отмечались в 1796-1801, 1825-1856, 1876-1881 и 1939-1973 годах. Первая волна была самой короткой и продолжалась с 1770 по 1800 год. В момент ее пика отмечалась наибольшая величина показателя за весь период роста деревьев. Вторая волна прироста, которая продолжалась с 1800 по 1840 год, отличалась от первой гораздо меньшей величиной пика значений показателя и более протяженным периодом депрессии. Третья волна по продолжительности и высоте подъема практически не отличалась от второй. Четвертая волна прироста деревьев была наиболее продолжительной и по высоте подъема значений почти не уступала первой. Пятая волна прироста началась в 1968 году и в настоящее время близится к завершению. Характерной чертой последних двух волн является наличие мощных коротковолновых колебаний величины индексов прироста деревьев.

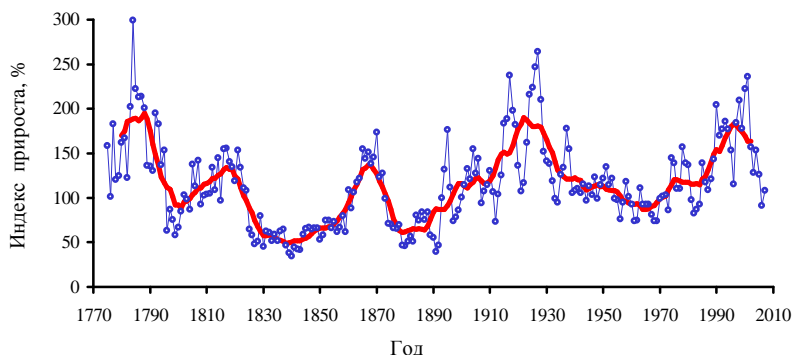


Рис. 12. Динамика индексов прироста деревьев сосны на верховом болоте Кундышское

В динамике индексов прироста деревьев на верховом болоте «Красноярское», расположенном в кв. 72-73 заповедника, проявилось всего две мощные волны (рис. 13). В течение всего XIX века условия для деревьев в этом экотопе были очень неблагоприятными, что привело к длительной депрессии их прироста. Особенно плохо росли деревья в период с 1823 по 1847 годы. В период с 1853 по 1873 годы их прирост ненамного увеличился. Значительно улучшаться условия роста деревьев стали с начала XX столетия, и максимум пришелся на 1938 год. Затем отмечается неуклонное снижение величины индекса прироста, продолжавшееся до 1970 года. После этого началась новая волна в динамике прироста деревьев, которая, как и в болоте Кундышское, близится к завершению.

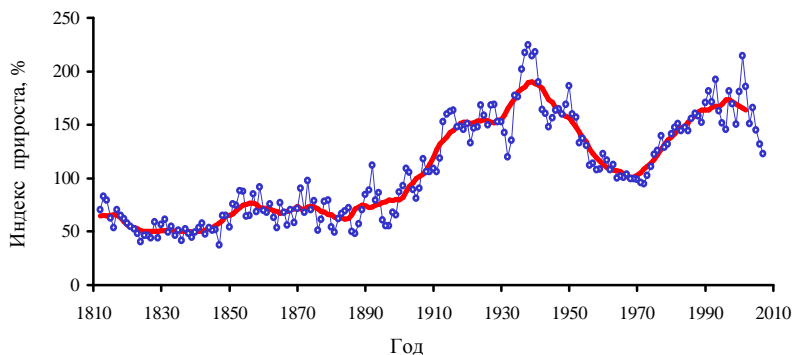


Рис. 13. Динамика индексов прироста деревьев сосны на верховом болоте Красноярское

На сплавине оз. Кошеер в период с 1880 по 1899 годы происходило снижение величины индексов прироста деревьев, затем до 1910 года небольшое ее увеличение, потом снова быстрое и непродолжительное снижение (рис. 14). С 1915 года начался новый подъем волны значений показателя, пик которой пришелся на 1937 год. Затем условия для роста деревьев стали постепенно ухудшаться, о чем свидетельствует снижение индекса прироста, минимальное значение которого отмечено в 1963 году. После этого началась новая волна в динамике прироста деревьев, пик которой пришелся на 1991 год.

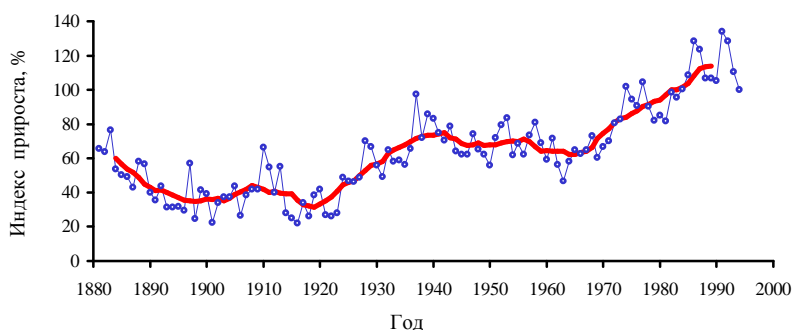


Рис. 14. Динамика индексов прироста деревьев сосны на сплавине оз. Кошеер

На заболоченном берегу оз. Кошеер древостой относительно молодой, возникший, вероятнее всего, после засухи 1921 года. В динамике индексов прироста деревьев в этом экотопе длинноволновых колебаний не проявляется, а присутствуют лишь короткие волны с периодом от 5 до 15 лет (рис. 15). Наиболее высокие значения индекса прироста приходятся на 1941, 1978 и 1990 годы, а самые низкие — на 1931-1932, 1948, 1970-1971, 1983-1984 и 1994 годы. Длительный период депрессии прироста деревьев отмечался в 1945-1974 годах.

В динамике обобщенного (генерализованного) ряда индексов радиального годичного прироста деревьев на верховых болотах, несмотря на существенные различия между экотопами, можно четко выделить благоприятные и неблагоприятные периоды для существования ценопопуляций сосны. Хороший рост деревьев отмечался в 1775-1802, 1909-1951 и 1975-2010 годах, а плохой — в 1823-1861, 1875-1892 и 1957-1970 (рис. 16). Все эти периоды связаны не с колебаниями метеорологических показателей, а с другими факторами, скорее всего с процессами, протекающими в торфяном слое, где происходит постоянная борьба

корней деревьев с мхами за кислород и элементы питания, а также с изменениями уровня грунтовых вод на прилегающих территориях, которые возникают в результате колебаний величины транспирации древостоями в разные периоды их роста. На выявление этих факторов и познание закономерностей связанных с ними процессов, протекающих в каждой территориальной бассейновой экосистеме сугубо специфически, должны быть направлены сейчас усилия исследователей.

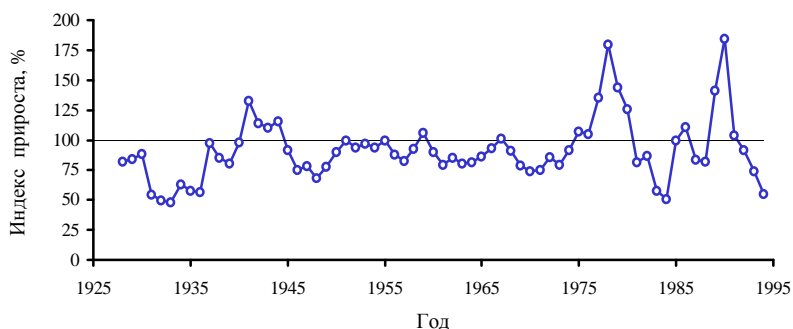


Рис. 15. Динамика индексов прироста деревьев сосны на заболоченном берегу оз. Кошеер

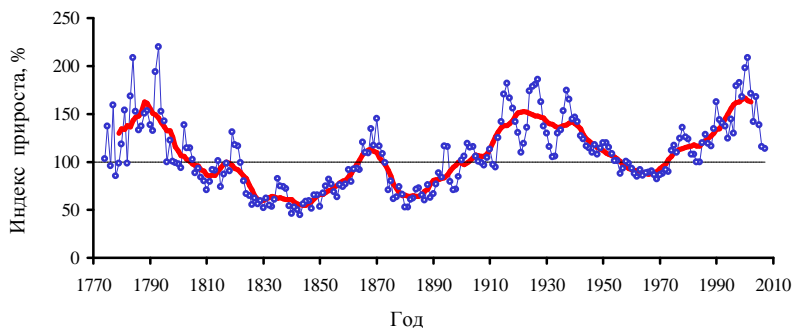


Рис. 16. Генерализованный ряд индексов прироста деревьев сосны на верховых болотах

Исследования показали, что ценопопуляции сосны во всех экотопах крайне неоднородны по характеру роста слагающих их особей, о чем свидетельствуют данные корреляционного анализа рядов динамики годичного прироста деревьев (табл. 4). Показателем гетерогенности ценопопуляций является также стандартное отклонение коэффициента корреляции в выборке, которое изменяется от 0,110 до 0,361. Дополни-

ным свидетельством гетерогенности ценопопуляций деревьев является бессистемное варьирование во времени величин стандартного отклонения индексов прироста в пределах каждого календарного года (табл. 5, рис. 17), а также коэффициентов корреляции между значениями индексов прироста одних и тех же деревьев в смежные между собой годы (рис. 18), отражающих характер ответных реакций особей на внешние воздействия.

Наиболее однородны ценопопуляции деревьев в лесных культурах на ППП 66-1-95 и одновозрастном постпирогенном сосняке лишайниково-мшистом естественного происхождения на ППП 90-4-05. Особенно же гетерогенны разновозрастные ценопопуляции на ППП 66-2-95, молодого поколения на ППП 90-3-05, а также деревьев на сплавине и заболоченном берегу оз. Кошеер. Неоднородность ценопопуляций деревьев, что мы в своих работах отмечали уже неоднократно [13, 14, 21, 24, 26], является одной из форм биологического разнообразия. Гетерогенность ценопопуляций служит необходимым условием их существования, способствуя снижению напряженности конкурентных отношений между особями и поддержанию гомеостаза, обеспечиваемому благодаря нивелированию годичного прироста биомассы.

Таблица 4

Параметры изменчивости значений коэффициента корреляции между рядами индексов радиального годичного прироста деревьев в разных экотопах

Экотоп, номер ПП	Значения статистических показателей*					
	N _A	N _R	M _x	min	max	S _x
ЛШ, 9	59	105	0,617	-0,012	0,916	0,184
ЛШМ, 66-1-95	78	36	0,597	0,202	0,820	0,129
ЛШМ, 66-2-95	34	55	0,255	-0,576	0,779	0,309
ЛШМ, 90-3-05 (I)	129	21	0,201	-0,164	0,536	0,185
ЛШМ, 90-3-05 (II)	60	55	0,494	-0,316	0,846	0,361
ЛШМ, 90-4-05	65	45	0,760	0,497	0,911	0,110
БР, 16	70	78	0,264	-0,461	0,763	0,270
ЧЕР, 17	70	190	0,184	-0,575	0,722	0,237
ЛПК, 18	69	120	0,088	-0,630	0,682	0,298
ПОЙМА, Шушьер	109	21	0,182	-0,392	0,755	0,276
СФ, Кундышское	116	36	0,358	-0,104	0,659	0,186
СФ, Красноярское	104	66	0,159	-0,388	0,661	0,232
СФ, Кошеер, сплавина	42	36	0,286	-0,454	0,745	0,319
СФ, Кошеер, берег	54	55	0,181	-0,353	0,878	0,333

Примечание: * – N_A – оцененная протяженность временных рядов, лет; N_R – число значений коэффициентов корреляции в выборке

Таблица 5

Параметры изменчивости значений величины стандартного отклонения индексов прироста деревьев в разных экотопах в разрезе каждого календарного года

Экотоп, номер ПП	Значения статистических показателей				
	N _A	Mx	min	max	Sx
ЛШ, 9	72	31,8	14,1	58,5	8,4
ЛШМ, 66-1-95	83	29,6	12,6	49,4	8,0
ЛШМ, 66-2-95	51	51,4	27,0	83,9	14,2
ЛШМ, 90-3-05 (I)	144	34,2	5,6	99,1	12,1
ЛШМ, 90-3-05 (II)	63	24,5	9,2	35,2	5,8
ЛШМ, 90-4-05	67	24,5	7,5	48,3	8,9
БР, 16	73	36,8	18,2	60,2	9,5
ЧЕР, 17	73	27,8	16,7	48,3	5,9
ЛПК, 18	132	49,2	18,5	109,6	16,4
ПОЙМА, Шушьер	131	52,2	15,7	96,8	15,5
СФ, Кундышское	134	53,6	11,0	132,5	22,6
СФ, Красноярское	131	71,6	23,5	130,2	22,0
СФ, Кошеер, сплавина	49	33,2	18,5	51,8	8,6
СФ, Кошеер, берег	54	51,4	22,9	149,6	23,4

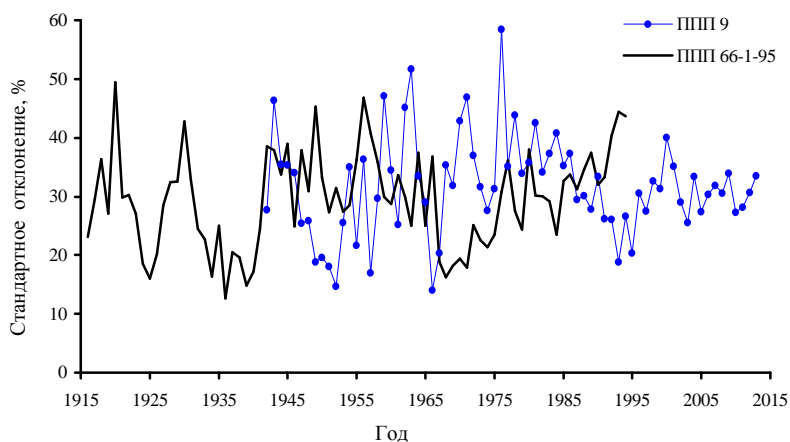


Рис. 17. Динамика стандартного отклонения индексов прироста деревьев в различных ценопопуляциях заповедника

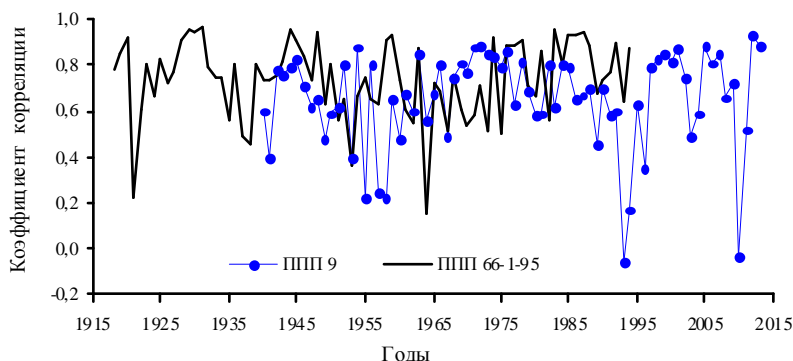


Рис. 18. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами индексов годового прироста текущего и предыдущего годов у одних и тех же деревьев в выборках

О неоднородности ценопопуляций сосны по характеру роста слагающих их особей свидетельствуют также результаты дисперсионного анализа рядов индексов годового прироста (табл. 6), показавшие, что большая доля изменчивости параметра во всех экотопах приходится на случайные факторы, так называемые шумы, которые связаны со специфичностью реакций деревьев на колебания условий среды. Особенно велика доля шумов среди деревьев первого поколения на ППП 90-3-05 и на болоте «Красноярское» в сосняке сфагновом.

Таблица 6

Результаты дисперсионного анализа рядов индексов прироста деревьев

Экотоп, номер ПП	Доля влияния различных факторов дисперсии, %		
	деревьев	годов	шумов
ЛШ, 9	6,9	58,5	34,6
ЛШМ, 66-1-95	3,8	53,2	43,0
ЛШМ, 66-2-95	18,2	33,0	48,8
ЛШМ, 90-3-05 (I)	3,7	28,9	67,4
ЛШМ, 90-3-05 (II)	8,0	35,4	56,6
ЛШМ, 90-4-05	8,0	60,3	31,7
БР, 16	33,8	21,2	45,0
ЧЕР, 17	25,0	16,0	59,0
ЛПК, 18	40,8	9,1	50,1
ПОЙМА, Шушьер	22,5	21,4	56,1
СФ, Кундышское	12,2	37,2	50,6
СФ, Красноярское	16,2	16,2	67,6
СФ, Кошеер, сплавина	17,0	30,5	52,5
СФ, Кошеер, берег	21,4	18,6	60,0

В результате гетерогенности ценопопуляций и различий характера роста отдельных особей происходит постоянная перегруппировка рангового положения деревьев и связь текущего их диаметра с предыдущим во всех экотопах, особенно в сосняках сфагновых, неуклонно ослабевает, постепенно исчезая полностью (табл. 7-10).

Таблица 7

Связь между диаметрами деревьев в разном их возрасте в сосняке лишайниковом

Возраст деревьев	Значения коэффициентов корреляции между диаметром деревьев в возрасте					
	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	50 лет	60 лет
20 лет	0,889	1,000				
30 лет	0,775	0,944	1,000			
40 лет	0,522	0,750	0,903	1,000		
50 лет	0,498	0,711	0,873	0,974	1,000	
60 лет	0,517	0,733	0,874	0,954	0,988	1,000
70 лет	0,446	0,664	0,798	0,895	0,948	0,980

Таблица 8

Связь между диаметрами деревьев в разном их возрасте на ППП 66-1-95

Возраст деревьев	Значения коэффициентов корреляции между диаметром деревьев в возрасте						
	20 лет	30 лет	40 лет	50 лет	60 лет	70 лет	80 лет
30 лет	0,955	1,000					
40 лет	0,898	0,975	1,000				
50 лет	0,832	0,920	0,977	1,000			
60 лет	0,705	0,829	0,912	0,973	1,000		
70 лет	0,654	0,789	0,881	0,950	0,995	1,000	
80 лет	0,655	0,783	0,865	0,929	0,976	0,990	1,000
90 лет	0,617	0,753	0,842	0,892	0,934	0,957	0,982

Таблица 9

Связь между диаметрами деревьев в разном их возрасте в сосняке-черничнике

Возраст деревьев	Значения коэффициентов корреляции между диаметром деревьев в возрасте						
	15 лет	25 лет	35 лет	45 лет	55 лет	65 лет	75 лет
25 лет	0,898	1,000					
35 лет	0,751	0,956	1,000				
45 лет	0,616	0,874	0,971	1,000			
55 лет	0,515	0,801	0,923	0,981	1,000		
65 лет	0,479	0,761	0,880	0,949	0,989	1,000	
75 лет	0,444	0,724	0,838	0,906	0,957	0,986	1,000
85 лет	0,393	0,666	0,769	0,839	0,904	0,950	0,986

Таблица 10

Связь между диаметрами деревьев в разном их возрасте в сосняке сфагновом

Возраст деревьев	Значения коэффициентов корреляции между диаметром деревьев в возрасте							
	20 лет	30 лет	40 лет	50 лет	60 лет	70 лет	80 лет	90 лет
30 лет	0,920	1,000						
40 лет	0,786	0,941	1,000					
50 лет	0,651	0,843	0,960	1,000				
60 лет	0,552	0,764	0,901	0,981	1,000			
70 лет	0,445	0,673	0,833	0,935	0,979	1,000		
80 лет	0,340	0,570	0,746	0,868	0,928	0,981	1,000	
90 лет	0,286	0,497	0,677	0,811	0,877	0,944	0,987	1,000
100 лет	0,219	0,419	0,615	0,767	0,838	0,908	0,963	0,989

Непостоянной является и связь текущего годовичного прироста деревьев с их диаметром в предшествующем году (рис. 19). В отдельные годы или даже целые периоды она либо полностью исчезает, либо становится обратной. Это указывает на наличие в ценопопуляциях мощного механизма стабилизирующего отбора, управляющего ростом каждой отдельной особи, перераспределяющего потоки вещества и запасенной энергии в биогеоценозе. Периоды снижения тесноты связи текущего годовичного прироста деревьев с их диаметром в предшествующем году или смены ее знака в экотопах не совпадают между собой, что свидетельствует об их внутренней причинной обусловленности и полностью исключает гипотезу о влиянии на этот процесс внешних факторов.

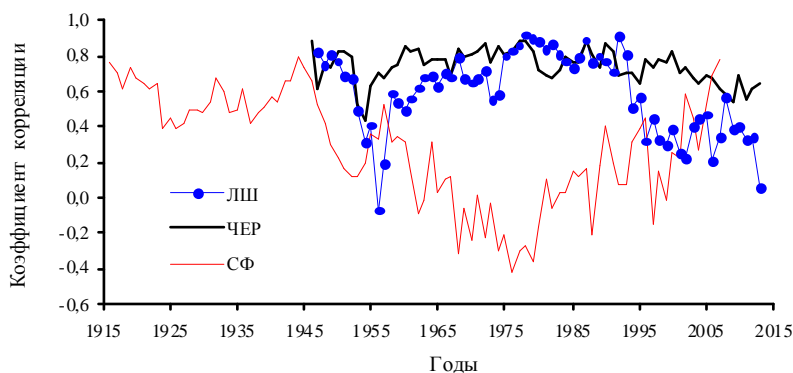


Рис. 19. Динамика значений коэффициента корреляции между площадью годовичного кольца деревьев в разных экотопах и их диаметром в предшествующем году

В ценопопуляциях деревьев, несмотря на разный характер их роста и реакции на условия среды, четко выделяются, как показал множественный пошаговый регрессионный анализ, определенные группы-плеяды, тесно связанные между собой и взаимодействующие в процессе распределения наличных ресурсов в биогеоценозе. Связи индексов прироста деревьев в этих плеядах, где число особей изменяется от трех до восьми, наилучшим образом аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

- в сосняках лишайниковых:

- а) для самого старого дерева:

$$Y_1 = 0,676 \cdot X_7^{0,542} \cdot X_{12}^{0,474}; R^2 = 0,588; F_{\text{факт.}} = 39,98 > F_{0,05} = 2,56;$$

- б) для самого крупного дерева диаметром 29,2 см:

$$Y_3 = 0,422 \cdot X_2^{-0,271} \cdot X_4^{0,417} \cdot X_6^{-0,155} \cdot X_9^{0,349} \cdot X_{10}^{0,343} \cdot X_{12}^{0,324} \cdot X_{15}^{0,169};$$

$$R^2 = 0,932; F_{\text{факт.}} = 100,5 > F_{0,05} = 7,51;$$

- в) для самого тонкого дерева диаметром 17,0 см:

$$Y_9 = 2,382 \cdot X_2^{0,343} \cdot X_3^{0,610} \cdot X_5^{0,271} \cdot X_6^{0,382} \cdot X_8^{-0,204} \cdot X_{10}^{-0,331} \cdot X_{12}^{-0,294};$$

$$R^2 = 0,906; F_{\text{факт.}} = 69,97 > F_{0,05} = 7,51;$$

- г) для самого молодого дерева:

$$Y_{15} = 8,786 \cdot X_3^{0,706} \cdot X_4^{-0,585} \cdot X_6^{0,278} \cdot X_{10}^{-0,605} \cdot X_{11}^{0,387} \cdot X_{12}^{0,369};$$

$$R^2 = 0,795; F_{\text{факт.}} = 33,56 > F_{0,05} = 6,52;$$

- в сосняках сфагновых на верховом болоте Кундышское:

- а) для самого старого дерева:

$$Y_1 = 1,217 \cdot X_2^{0,283} \cdot X_4^{0,517} \cdot X_6^{0,381} \cdot X_8^{-0,368};$$

$$R^2 = 0,519; F_{\text{факт.}} = 21,65 > F_{0,05} = 4,80;$$

- б) для самого крупного дерева диаметром 34,2 см:

$$Y_2 = 4,347 \cdot X_1^{0,144} \cdot X_5^{-0,608} \cdot X_7^{-0,212} \cdot X_8^{-0,184} \cdot X_9^{0,317};$$

$$R^2 = 0,551; F_{\text{факт.}} = 19,43 > F_{0,05} = 5,79;$$

- в) для самого молодого дерева:

$$Y_{10} = 0,463 \cdot X_3^{0,761} \cdot X_5^{0,355}; R^2 = 0,423; F_{\text{факт.}} = 30,06 > F_{0,05} = 2,82;$$

- в сосняках сфагновых на верховом болоте Красноярское:

- а) для самого старого дерева:

$$Y_1 = 8,002 \cdot X_9^{0,363} \cdot X_{10}^{0,416} \cdot X_{12}^{0,178}; R^2 = 0,759; F_{\text{факт.}} = 79,94 > F_{0,05} = 3,72;$$

- б) для самого крупного дерева диаметром 36,2 см:

$$Y_3 = 44,96 \cdot X_1^{0,335} \cdot X_7^{-0,258} \cdot X_{11}^{0,350} \cdot X_{12}^{0,227} \cdot X_{15}^{-0,393};$$

$$R^2 = 0,513; F_{\text{факт.}} = 14,74 > F_{0,05} = 5,70.$$

В представленных выше уравнениях регрессии подстрочные цифры при переменных, соответствующих величине индекса прироста, обозна-

чают номера деревьев в выборке, расположенные в порядке снижения их возраста. Их анализ показывает, что по характеру влияния каждого члена плеяды на другого все деревья разделяются на две группы, между которыми существуют либо сотрудничество и взаимопомощь, либо антагонизм и конкуренция. Об этом свидетельствует знак числа в степени при переменной. Если индексы прироста деревьев изменяются в противофазе по отношению друг к другу и знак числа степени отрицательный, то они являются сотрудниками, выделяя через корни в ризосферу некоторые излишки элементов питания, помогающие связанным с ними особями повысить свой ранг в ценозе. Дерево более высокого ранга является в этом случае донором, а низкого – акцептором. Это высказывание не плод воображения, не домысел. Оно основано на реальных фактах, подтвержденных экспериментально. Так, к примеру, А.И. Ахромейко [3] показал, что радиоактивный изотоп фосфора очень быстро перемещается из крон деревьев, водным раствором которого они были обработаны, в корни, а из них – в почву, поступая затем в другие растения ближайшего окружения. Причем эти растения представлены разными видами по отношению к дереву-донору.

Тесное сотрудничество между деревьями неуклонно увеличивается с возрастом благодаря срастанию их корневых систем (рис. 20), в результате чего в биогеоценозе иногда встречаются «живые» пни [9, 44] или же сухостой с живым комлем [18]. Срастание корневых систем деревьев, широко распространенное в лесу [33, 35, 38, 44], указывает на то, что древостой является не простой совокупностью особей, а единой и цельной системой, в которой каждая особь играет свою роль и широко распространена взаимовыручка. Отпад деревьев в этой системе происходит не в результате корневой конкуренции, как это считают некоторые исследователи [36, 37], а в результате недостатка света. Подтверждением этого является наличие сухостоя с живым комлем и преобладание вершинного типа отмирания деревьев при естественном изреживании древостоя, активное участие в котором принимают насекомые-ксилофаги, особенно сосновая вершинная смолевка [10, 11, 19]. Процесс непрерывного отпада части особей в ценопопуляции подобен, по нашему мнению, процессу отмирания нижних ветвей у деревьев, в результате которого поддерживается определенный баланс между массой их ассимиляционного аппарата и массой корней. Оставшиеся живые деревья используют для своего существования общую корневую систему.



Рис. 20. Срастание корневых систем деревьев сосны на верховом болоте

Наличие в ценопопуляциях диаметрально противоположных по характеру роста групп деревьев, сотрудничающих между собой в перераспределении запасов питательных веществ и влаги путем изменения величины годичного прироста, подтвердил также кластерный анализ (рис. 21, 22). Колебания прироста деревьев разных групп происходят в каждом экотопе сугубо специфически (рис. 23-25), что указывает на действие мощного фактора стабилизирующего отбора особей, приводящего к постепенному снижению вариабельности их диаметра (рис. 26), выявленному и другими исследователями [32].

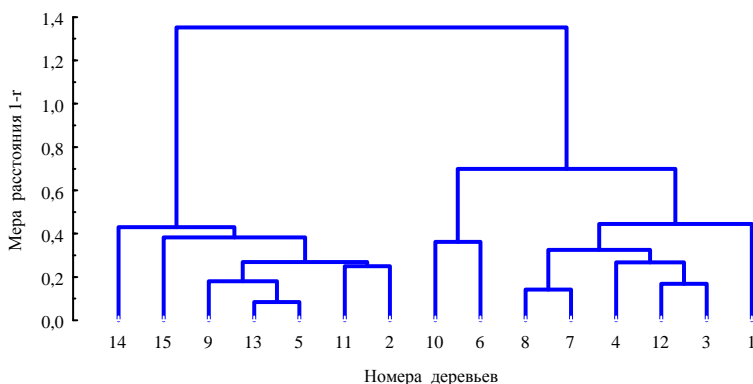


Рис. 21. Дендрограмма сходства рядов индексов прироста деревьев в сосняке лишайниковом (номера деревьев соответствуют их рангу по снижению возраста)

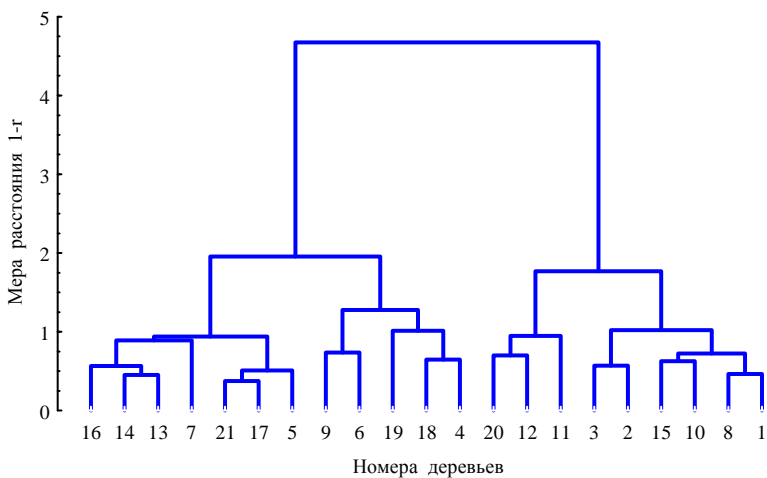


Рис. 22. Дендрограмма сходства рядов индексов прироста деревьев в сосняке лишайниково-мшистом на ППП 90-3-05 и 90-4-05

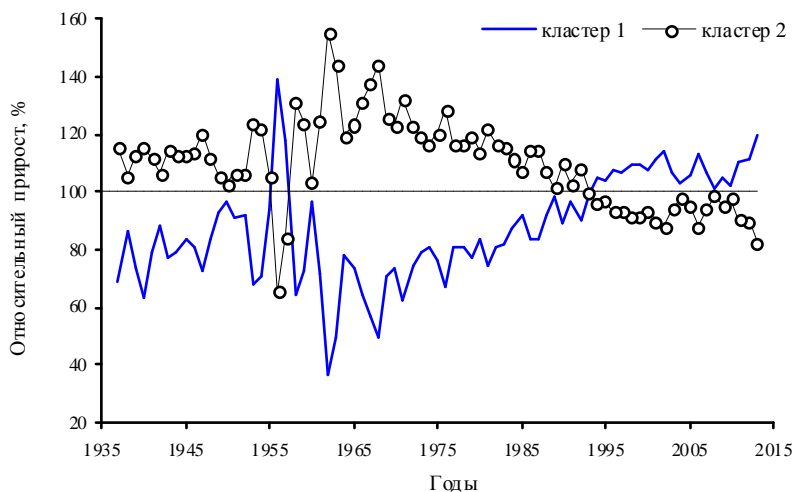


Рис. 23. Динамика относительной величины годичного прироста деревьев разных кластеров в сосняке лишайниковом

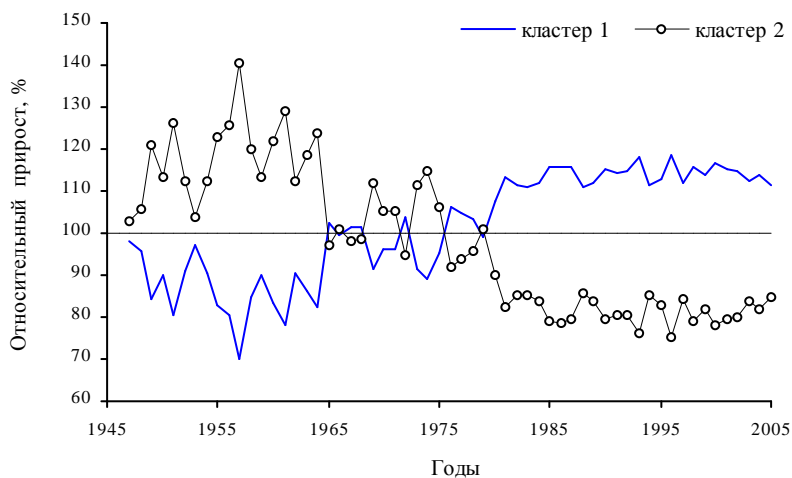


Рис. 24. Динамика относительной величины годичного прироста деревьев разных кластеров в сосняке лишайниково-мшистом на ППП 90-3-05 и 90-4-05

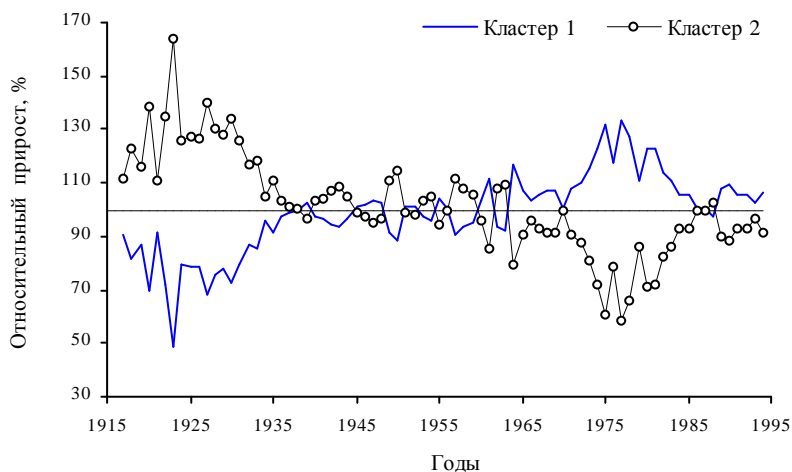


Рис. 25. Динамика относительной величины годичного прироста деревьев разных кластеров в сосняке лишайниково-мшистом на ППП 66-1-95

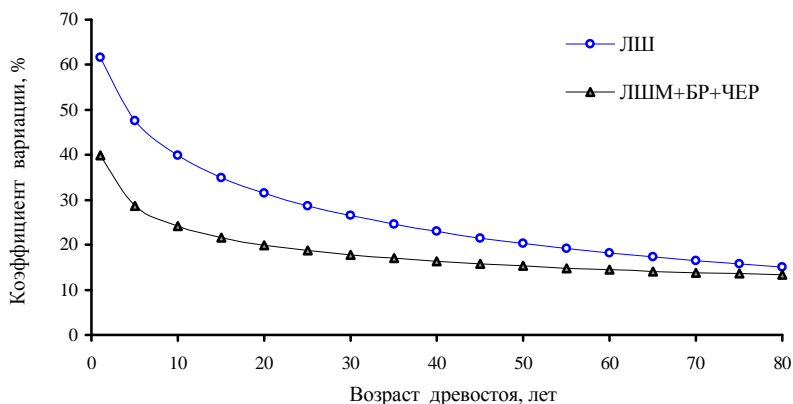


Рис. 26. Динамика коэффициента вариации диаметра деревьев в разных выборках

После выделения временного тренда и длинноволновых компонент в рядах радиального прироста деревьев остаются так называемые шумовые составляющие, связанные с воздействием текущих погодных условий и иных факторов, доля вклада которых в общую дисперсию ширины годичных колец, как показали расчеты, очень мала (табл. 11). Детальный анализ шумовых компонент, который был проведен нами в предыдущих публикациях [21, 24], показал наличие в них большого набора маломощных коротковолновых гармоник, имеющих сугубо специфические для каждого экотопа значения параметров. Проведенные нами расчеты показали также, что влияние солнечной активности, возмущения магнитного поля Земли, средней месячной температуры воздуха как текущего, так и предыдущего года на величину коротковолновой составляющей прироста древостоев крайне мало и проявляется во всех биогеоценозах по-разному. Основной вклад в общую дисперсию прироста деревьев оказывает их возраст, а также биоценоотические факторы, вызывающие длинноволновые колебания ширины годичных колец. Возрастной тренд годичного прироста деревьев особенно резко выражен в сосняках брусничниковых, черничниковых и пойменных, где его вклад в дисперсию показателя достигает 96 %. В сосняках лишайниковых и сфагновых он проявляется гораздо слабее, однако и здесь его вклад не опускается ниже 40 %. Вклад длинноволновых компонент в дисперсию годичного прироста деревьев в сосняках лишайниковых и сфагновых, наоборот, наиболее велик, а в сосняках брусничниковых, черничниковых и пойменных ничтожен.

Таблица 11

Доля вклада различных компонент в дисперсию величины годичного прироста деревьев в различных экотопах заповедника

Экотоп, номер ПП	Вклад различных компонент в общую дисперсию, %		
	возрастного тренда	длинноволновой компоненты	шумов
ЛШ, 9	41,1	46,1	12,8
ЛШМ, 66-1-95	60,4	32,6	7,0
ЛШМ, 66-2-95	76,6	13,2	10,2
ЛШМ, 90-3-05 (I)	66,0	30,0	4,0
ЛШМ, 90-3-05 (II)	62,3	23,6	14,1
ЛШМ, 90-4-05	55,8	32,3	11,9
БР, 16	96,1	2,8	1,1
ЧЕР, 17	95,2	0,0	4,8
ЛПК, 18	78,2	14,9	6,9
ПОЙМА, Шушьер	95,7	2,7	1,6
СФ, Кундышское	59,7	32,6	7,7
СФ, Красноярское	74,4	24,3	1,3
СФ, Кошеер, сплавина	40,8	54,4	4,8
СФ, Кошеер, берег	69,4	17,4	13,2

Наличие четко выраженного возрастного тренда и длинноволновых компонент в динамике прироста древостоев позволяет сделать долгосрочный прогноз их развития. Расчеты показали, что текущее снижение величины годичного прироста деревьев продолжится в сосняках лишайниковых и лишайниково-мшистых до 2018-2035 годов (рис. 27). Этот отрезок времени будет наиболее опасным в пожарном отношении, поскольку снижение прироста деревьев, как отмечалось выше, связано с иссушением почвы в результате блокады поступления атмосферных осадков мощно развитым в этих экотопах напочвенным покровом. Для предотвращения этого явления и снижения пожарной опасности в древостоях необходимо провести либо ворошение лесной подстилки, как рекомендует И.И. Смольянинов [39], либо сделать управляемый ее отжиг. Увеличение годичного прироста деревьев в сосняке лишайниковом на ППП 9 начнется с 2025 года и продолжится вплоть до 2060. В сосняке лишайниково-мшистом на ППП 90-4-05 волна годичного прироста деревьев сдвинута вправо на 10 лет, а в лесных культурах на ППП 66-1-95 она значительно короче, в результате чего ее подъем, который начнется в 2018 году, завершится в 2040.

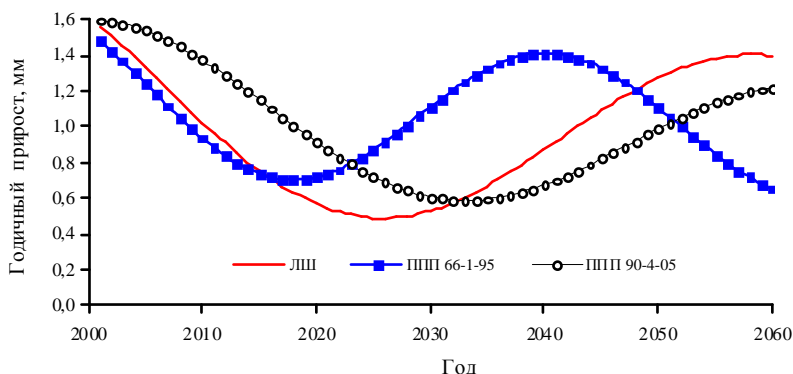


Рис. 27. Прогноз динамики радиального годичного прироста деревьев в разных экотопах

Результаты проведенного анализа позволяют сделать ряд выводов.

1. Величина радиального годичного прироста варьирует у деревьев сосны в очень больших пределах, что свидетельствует о высокой чувствительности их к флуктуациям условий среды и больших адаптационных возможностях.

2. В динамике ширины годичных колец деревьев четко выделяется возрастной тренд, длинноволновые колебания, которые в ряде случаев могут быть сложными аperiodическими, и шумовая компонента, обусловленная флуктуациями различных факторов, в том числе погодных условий, солнечной активности и возмущений магнитного поля Земли. Основная доля дисперсии величины прироста деревьев приходится на возрастной тренд, наиболее резко выраженный в сосняках брусничниковых, черничниковых и пойменных. В сосняках лишайниковых, лишайниково-мшистых и сфагновых довольно велик также вклад в дисперсию длинноволновых компонент, причиной возникновения которых является цикличность развития лесной подстилки, влияющей на влажность почвы и содержание элементов питания в ризосфере. Вклад шумовой компоненты в дисперсию величины годичного прироста деревьев во всех экотопах невелик.

3. Значения параметров функции возрастного тренда и длинноволновой компоненты рядов динамики годичного прироста деревьев, которые зависят от типа леса и густоты древостоя, сугубо специфичны для каждого экотопа.

4. Ценопопуляции сосны во всех экотопах довольно неоднородны по характеру роста слагающих их особей и реакции на внешние возму-

щения. Гетерогенность ценопопуляций является одной из форм биологического разнообразия, способствующего поддержанию гомеостаза в ценозе благодаря нивелированию годичного прироста биомассы и повышению эффективности использования индивидуумами энергетических и материальных ресурсов среды.

5. По характеру влияния друг на друга все деревья в ценопопуляциях разделяются на две группы, между которыми существует либо сотрудничество и взаимопомощь, либо антагонизм и конкуренция. Роль сотрудничества между деревьями в ценопопуляциях с возрастом неуклонно увеличивается благодаря срастанию их корневых систем, в результате чего древостой становится цельной системой, в которой каждая особь играет свою роль. Отпад особей в этой системе, происходящий в результате недостатка света для них, подобен отмиранию нижних ветвей у деревьев.

6. Ростом древостоев можно в определенной мере управлять, регулируя густоту ценопопуляций, а также периодически проводя в сосняках лишайниковых и лишайниково-мшистых ворошение напочвенного покрова или его выжигание, что позволит дополнительно снизить уровень пожарной опасности в лесу.

Библиографический список

1. Абросов, Н. С. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции / Н.С. Абросов, Б.Г. Ковров, О.А. Черепанов. – Новосибирск: Наука, 1982. – 302 с.
2. Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейнах озера Байкал / С.Г. Андреев, Е.А. Ваганов, М.М. Наурзбаев, А.К. Тулохонов // География и природные ресурсы. – 2001. – № 4. – С. 43-49.
3. Ахромейко, А.И. Физиологическое обоснование создания устойчивых лесных насаждений / А.И. Ахромейко. – М.: Лесн. пром-сть, 1965. – 312 с.
4. Битвинкас Т. Т. Дендроклиматические исследования. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 172 с.
5. Бакаева, М. В. Об экологической роли лишайникового покрова в беломошных борах средней Вычегды / М.В. Бакаева, А.В. Галанин // Экология. – 1985. – № 2. – С. 25-30.
6. Богатырев, Л. Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах / Л.Г. Богатырев // Почвоведение. – 1996. – № 4. – С. 501-511.
7. Ваганов, Е. А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 246 с.

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. Ган, П. А. Живой пень / П.А. Ган // Лесное хозяйство. – 1990. – № 8. – С. 55.

10. Демаков, Ю. П. Влияние сосновой вершинной смолевки на динамику отпада в сосновых насаждениях / Ю.П. Демаков // Лесоведение. – 1994. – № 4. – С. 54-60.

11. Демаков, Ю. П. Сосновая вершинная смолевка в лесах Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков // Лесное хозяйство. – 1996. – № 2. – С. 47-49.

12. Демаков, Ю. П. Возрастная структура и особенности динамики радиального прироста приозерных сосняков сфагновых заповедника «Большая Кокшага» / Ю. П. Демаков, А. В. Полевщиков. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. – 31 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 28.02.97, № 635-B97).

13. Демаков, Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. – 415 с.

14. Демаков, Ю. П. Возможности дендрохронологии в индикации и прогнозе течения природных и антропогенно обусловленных процессов / Ю.П. Демаков // Математические и физические методы в экологии и мониторинге природной среды. – М.: МГУЛ, 2001. – С. 257-263.

15. Демаков, Ю. П. Лесоводство. Ведение хозяйства в лесах, поврежденных пожарами / Ю.П. Демаков, К.К. Калинин. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. – 136 с.

16. Демаков, Ю. П. Климат заповедника и характер изменчивости основных метеорологических показателей / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. – Йошкар-Ола, 2005. – С. 125-150.

17. Демаков, Ю. П. Особенности радиального прироста деревьев в климатических сосняках сфагновых Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, Д.В. Тишин // Дендрэкология и лесоведение: материалы Всерос. конф. – Красноярск: ИЛиД СО РАН, 2007. – С. 40-42.

18. Демаков, Ю. П. Сухостой с живым комлем?! / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола, 2007. – С. 331-333.

19. 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, 2008. – С. 274-344.

20. Демаков, Ю. П. Изменения климата и состояния лесов Республики Марий Эл в XX столетии / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, А.Е. Смыков // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2009. – № 2. – С. 40-48.

21. Демаков, Ю. П. Закономерности роста деревьев ели в пойме рек Большой и Малой Кокшаги / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Научные труды государствен-

ного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2009. – С. 68-123.

22. Демаков, Ю. П. Факторы динамики годичного прироста в высоту сосновых древостоев Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков, А.В. Иванов, М.Г. Сафин // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг: материалы международного научно-практического семинара [Электронный ресурс]. – Йошкар-Ола: Марийский государственный технический университет, 2011. – С. 66-76. URL: <http://csfm.marstu.net/publications.html>

23. 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.

24. 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: МарГУ, 2013. – С. 143-162.

25. Демаков, Ю. П. Использование тканевых повязок для оценки аэральных поступлений зольных элементов / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, В.И. Таланцев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 48-55.

26. Демаков, Ю. П. Закономерности радиального прироста деревьев в приозерных биотопах национального парка «Марий Чодра» / Ю.П. Демаков, Н.В. Андреев // Эко-потенциал. – 2014. – № 3 (7). – С. 48-58.

27. Демаков, Ю.П. Влияние аэрального 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. – С. 66-86.

28. Карпачевский, Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе / Л.О. Карпачевский. – М.: МГУ, 1977. – 312 с.

29. Краснобаева, К. В. Дендроклиматологический анализ роста сосны обыкновенной в географических культурах / К.В. Краснобаева, С.Ю. Митяшина // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 45-51.

30. Ловелиус, Н. В. Изменчивость прироста деревьев (дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий) / Н.В. Ловелиус. – Л.: Наука, 1979. – 230 с.

31. Магда, В. Н. Климатический отклик прироста деревьев в горных лесах Алтае-Саянского региона / В.Н. Магда, Е.А. Ваганов // Известия РАН. Серия географическая. – 2006. – № 5. – С. 92-100.

32. Поляков, А. Н. Продуктивность лесных культур / А.Н. Поляков, П.Ф. Ипатов, В.В. Успенский. – М.: Агропромиздат, 1986. – 240 с.

33. Рахтеенко, И. Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений / И.Н. Рахтеенко. – Минск: АН БССР, 1963. – 254 с.

34. Румянцев, Д. Е. Потенциал использования дендрохронологической информации в лесной науке и практике: автореф. дис.... д-ра биол. наук / Д.Е. Румянцев. – М.: МГУЛ, 2011. – 36 с.

35. Савельева, Л. С. Срастание корневых систем древесных пород / Л.С. Савельева. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 72 с.
36. Санников, С. Н. Лес как подземно-сомкнутая дендроценозкосистема / С.Н. Санников, Н.С. Санникова // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 1. – С. 25-34.
37. Санников, С. Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. – 273 с.
38. Сляднев, А. П. Причины срастания корней деревьев / А.П. Сляднев // Лесное хозяйство. – 1953. – № 4. – С. 82-84.
39. Смольянинов, И. И. Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов / И.И. Смольянинов. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 192 с.
40. Сысуев, В. В. О механизме изменения химического состава атмосферных вод под пологом леса / В.В. Сысуев // Вестник МГУ. Серия: География. – 1975. № 5. – С. 107-110.
41. Толпышева, Т. Ю. О механизмах воздействия напочвенного лишайникового покрова на возобновление сосны / Т.Ю. Толпышева, Т.В. Малышева // Лесное хозяйство. – 1988. – № 11. – С. 18-20.
42. Шиятов, С. Г. Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорьях Урала / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 134-160.
43. Юкнис, Р. А. Выявление антропогенно обусловленных изменений продуктивности лесных насаждений на основе анализа временных рядов годичного прироста деревьев / Р.А. Юкнис, Д.А. Шипените, А.И. Жиливичус // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – Т. 8. – С. 145-157.
44. Юновидов, А. П. Растущие сосновые пни / А.П. Юновидов // Лесное хозяйство и лесозэксплуатация. – 1935. – № 12. – С. 24.

REGULARITIES OF DYNAMICS OF PINE INCREMENT IN DIFFERENT FOREST TYPES OF THE «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

Yu.P. Demakov, A.V. Isaev, M.G. Safin

The data on dynamics of radial increment of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in various forest types of the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve, which is very special in all the forest types, are given. It was determined that the increment value was composed of age peculiarities, long-wave aspect, and noise term, specified by fluctuations of different factors. The essential part of dispersion of the increment value falls at the age peculiarities (it is more pronounced in cowberry pine forest, bilberry pine forest, and floodplain forest). In lichen pine forest, lichen moss pine forest, and bog moss pine forest longwave aspect has also a great impact on dispersion of the increment value. It is important to note that the cyclicity of forest litter development, influencing on the water content in soil and nutrient concentration in the rhizosphere, causes the occurrence of longwave aspect. Noise term does not play an important role in all the ecotopes. It was shown that cenopopulations of pine in all forest types were not uniform in the nature of growth and response to external disturbances.

Keywords: Scots pine (*Pinus sylvestris*), cenopopulation, forest type, annual radial increment, dynamics, regularities, factors.

УДК 630*561.24 (470.343)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ ДУБА В ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ ЗАПОВЕДНИКА

Ю.П. Демаков, А.В. Исаев

Приведены данные по динамике радиального прироста деревьев дуба черешчатого *Quercus robur* L. в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага». Показано, что возрастной тренд его величины у большинства деревьев выражен довольно слабо или практически отсутствует, а изменения значений годичного прироста обусловлены в основном действием комплекса биогеоценотических факторов и трудно прогнозируемы. Вклад климатических факторов в общую дисперсию годичного прироста незначителен. По характеру роста все деревья в ценопопуляциях разделяются на ряд групп, колебания прироста у которых происходят асинхронно.

Ключевые слова: дуб черешчатый, ценопопуляции, леса пойменные леса, годичный радиальный прирост, динамика, закономерности, факторы.

Введение

Дуб черешчатый *Quercus robur* L., который является одним из наиболее требовательных к условиям среды и долгоживущих древесных растений [29], широко распространен в пойменных лесах заповедника [11]. Особенности строения и развития его ценопопуляций, которые в большинстве случаев являются разновозрастными, достаточно хорошо изучены [3-6, 8-11, 15-21, 28], однако отсутствуют сведения о динамике годичного прироста слагающих их деревьев, являющихся чуткими естественными мониторами и банками хранения информации о состоянии внешней среды и динамике биоценотических процессов [1, 2, 7, 12, 14, 22-27, 29, 31, 32]. Целью наших исследований являлось восполнение этого пробела в знаниях.

Исходным материалом для анализа послужили керны древесины, взятые с помощью возрастного бурава Преслера у 30 модельных деревьев, произраставших в 3 пойменных экотопах. Диаметр деревьев изменялся от 14 до 69 см, а их возраст – от 54 до 186 лет. Измерение ширины годичных колец проведено с помощью бинокулярного микроскопа на высушенных и защищенных острым ножом кернах с погрешностью $\pm 0,05$ мм. Для обработки цифрового материала использованы персональный компьютер и пакеты прикладных программ.

Анализ полученных данных показал, что ширина годичных колец у деревьев дуба, как и у деревьев других пород [12, 14], варьирует в очень больших пределах (табл. 1). Наиболее широкие годичные кольца у де-

ревьев на ПП 8, а самые узкие – на ПП 20, что связано с особенностями пойменных экотопов и развития в них древостоев.

Таблица 1

Показатели изменчивости ширины годичных колец деревьев дуба в разных экотопах

Номер ПП	Объем выборки, шт.		Значения статистических показателей				
	деревьев	колец	$M_x \pm m_x$, мм	min, мм	max, мм	S_x , мм	V, %
8	16	1102	$2,12 \pm 0,03$	0,30	7,10	1,09	51,4
15	5	488	$1,98 \pm 0,04$	0,30	5,30	0,80	40,4
20	9	1237	$1,31 \pm 0,02$	0,10	5,00	0,79	60,3

Характер динамики годовичного прироста деревьев в каждом экотопе сугубо специфичен (рис. 1). Так, на ПП-15 величина прироста очень сильно и практически бессистемно флуктуирует по годам, тогда как на ПП-8, а особенно на ПП-20 в липняке будровом с дубом и елью, она изменяется волнообразно, но с различной периодичностью, составляющей 35-40 лет на первой из них и 100-120 – на второй. На ПП-20 величина годовичного прироста с 1835 до 1880 года неуклонно снижается, а затем до 1940 года повышается и после этого вновь снижается. На ПП-8 пики волн прироста приходятся на 1901-1917, 1955-1957 и 1986-1989 годы, а впадины – на 1933 и 1971.

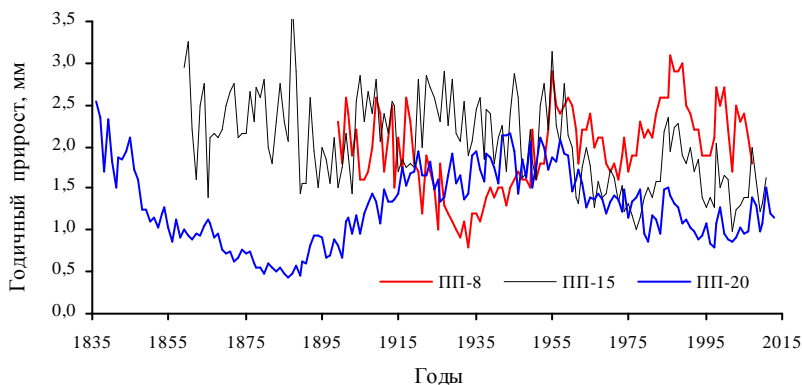


Рис. 1. Динамика фактической величины годовичного прироста деревьев дуба в пойменных экотопах заповедника «Большая Кокшага»

Средние абсолютные величины годовичного прироста деревьев в разновозрастных древостоях не вполне пригодны для анализа динамики их отклика на изменение экологических условий в биогеоценозах. Для этой цели лучше использовать индексы прироста, представляющие собой

отношение фактических значений ширины годичного кольца к некоторому эталону, за который принимается функция возрастного тренда. Подбирать эту функцию и вычислять значения ее параметров можно либо по усредненным данным всех выборок, в которых календарная хронологическая шкала заменена на возрастную, либо индивидуально по рядам значений прироста каждого дерева. Эти подходы к решению задачи дополняют друг друга, позволяя гораздо полнее отразить картину происходящих изменений и точнее оценить роль экологических факторов в динамике прироста деревьев. Так, используя первый из них, мы исключаем влияние возраста деревьев и оцениваем роль всех остальных факторов. Во втором же случае дополнительно исключается влияние размера дерева и изменения микроценотической обстановки возле него.

Расчеты, проведенные на основе обобщенных данных, показали, что генеральную линию возрастного тренда годичного прироста деревьев дуба в пойменных экотопах аппроксимирует уравнение

$Y = 1,96 \cdot \exp(-2,43 \cdot 10^{-3} \cdot t)$; $R^2 = 0,523$; $F_{\text{факт.}} = 194,1 > F_{0,01} = 6,82$, где Y – величина радиального годичного прироста, мм; t – возраст дерева, лет; R^2 – коэффициент детерминации; F – критерий Фишера.

Величина индекса годичного прироста, вычисленного на основе первого подхода, варьирует у деревьев дуба столь же значительно, как и ширина их годичных колец (табл. 2), что свидетельствует о большой чувствительности этой древесной породы к изменению условий среды. Максимальная величина индекса достигает 369 %, а минимальная – 7,2 %. Наиболее значительно варьирует значение показателя на ПП-8 в дубняке вязовом разнотравном, а меньше всего – на ПП-15 в дубняке липово-крапивном, что связано с особенностями пойменных экотопов и развития в них древостоев (на ПП-8 доля участия дуба в составе древостоя составляет 70 %, а на ПП-15 – 36 %).

Таблица 2
Статистические показатели значений индекса прироста деревьев в разных экотопах

Номер ПП	Значения статистических показателей, %					
	M_x	min	max	S_x	V	p
<i>По обобщенной функции возрастного тренда</i>						
8	118,3	15,5	369,1	60,6	51,2	1,5
15	118,4	16,2	280,5	44,8	37,8	1,7
20	80,6	7,2	287,3	48,0	59,6	1,7
<i>По индивидуальным функциям возрастного тренда деревьев</i>						
8	100,2	24,8	291,5	36,6	36,6	1,1
15	98,6	27,7	217,7	35,6	36,1	1,6
20	100,8	13,1	476,9	46,8	46,5	1,3

Характер динамики значений показателя в каждом экотопе сугубо специфичен (рис. 2). Так, на ПП-8 величина индекса прироста, вычисленная по обобщенной функции возрастного тренда, в период с 1900 до 1934 года неуклонно снижалась, затем до 1960 года повышалась, потом вновь в течение 14 лет снижалась. С 1975 года начался новый подъем значений индексов, завершившийся в 1988 году. Пики волн отмечались в 1900, 1960 и 1988 годах, а впадины – в 1934 и 1974. На ПП-20 пики волн отмечались в 1840 и 1943-1957 годах, а впадины – в 1880-1890 и 1995-2005, т.е. период колебаний значений индексов прироста был гораздо продолжительнее. В динамике индексов прироста деревьев на ПП-15 также выделяются волны, однако фазы их подъема и спада сильно изменяются во времени: фазы подъема значений показателя приходятся на 1850-1888, 1902-1910, 1919-1927, 1951-1958 и 1981-1989 годы, а фазы снижения – на 1888-1893, 1912-1919, 1927-1951 и 1958-1978. Пики волн отмечались в 1854, 1864, 1888, 1910, 1927, 1958 и 1989, а впадины – в 1843-1846, 1893-1902, 1918-1920, 1951 и 1977-1981 годах. В течение 165 лет величина индексов прироста в данном экотопе была выше 100 %. Только в период с 1964 по 1983 годы она опускалась несколько ниже этого уровня. Синхронное падение значений показателя во всех трех экотопах отмечалось лишь в очень короткие отрезки времени: с 1960 по 1974 и с 1989 по 1996 годы. В остальной период времени колебания индексов прироста деревьев в экотопах не совпадали между собой, т.е. происходили асинхронно.

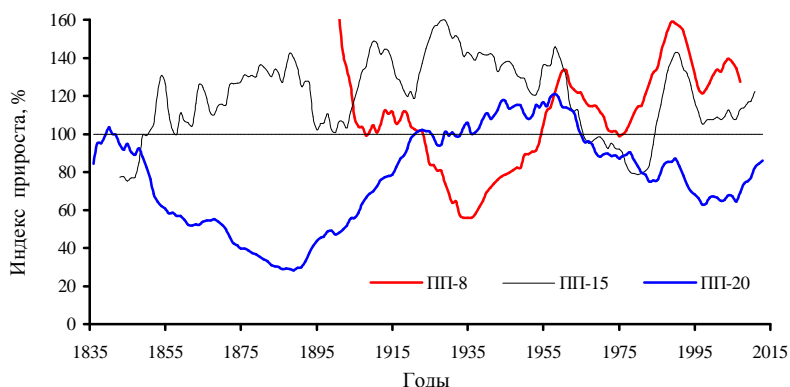


Рис. 2. Динамика сглаженного по текущим 7-летиям среднего значения индексов прироста деревьев дуба в пойменных экотопах, вычисленного по обобщенной функции возрастного тренда

Расчеты, проведенные на основе индивидуальных рядов прироста деревьев, показали, что форма и степень выраженности возрастного тренда у каждого дерева различны. Так, у 10 деревьев в выборке (33 %) он либо вообще отсутствует, либо выражен очень слабо ($R^2 < 0,01$). У восьми деревьев прирост с возрастом в целом убывает, а у шести возрастает (рис. 3). У трех деревьев он отображается выпуклой куполообразной кривой, а еще у трех – вогнутой. Коэффициент детерминации функции возрастного тренда изменяется от 0,129 до 0,532, что указывает на его слабую выраженность.

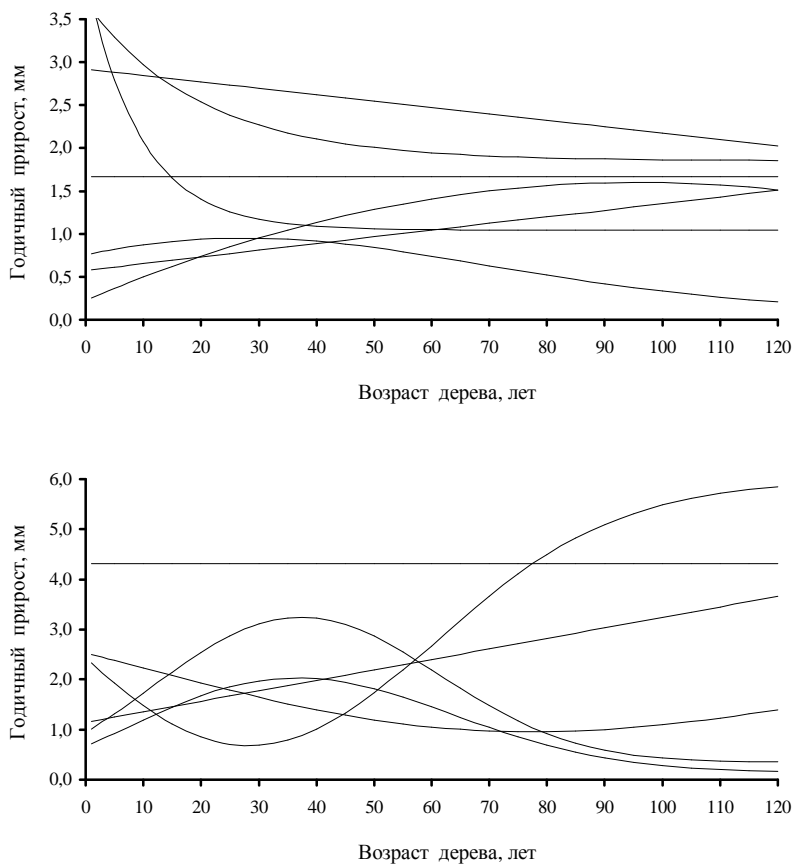


Рис. 3. Вариабельность линий возрастного тренда ширины годичных колец деревьев дуба в пойменных экотопах реки Большая Кокшага

Характер динамики значений индексов прироста деревьев, вычисленных по индивидуальным функциям возрастного тренда, в каждом экотопе также сугубо специфичен (рис. 4). У деревьев на ПП-20 четко выражены длинноволновые колебания с периодом 100-115 лет, вклад которых в дисперсию индексов прироста составлял 80 %. С 1835 по 1887 год величина индексов прироста деревьев в данном экотопе неуклонно снижалась, затем до 1922 года повышалась и до 1961 года держалась на отметках 120-130 %. С 1962 года началось падение значений показателя, а с 2005 – подъем. На ПП-15 период колебаний индексов прироста составлял в среднем 22 года, а вклад длинноволновой компоненты в дисперсию показателя – всего 35 %. Пики волн отмечались в 1855, 1880, 1888, 1909, 1926 и 1989 годах, а впадины – в 1863, 1895, 1917, 1978 и 2004. Наиболее высокой была волна 1926 года, а наиболее глубокие впадины 1863 и 1978 годов. В динамике индексов прироста деревьев на ПП-8 происходили лишь аperiodические колебания. Фазы подъема значений приходились на 1910-1919, 1933-1960, 1974-1987 и 1997-2003 годы, а фазы снижения – на 1901-1908, 1922-1933, 1960-1974 и 1987-1997. Синхронное падение значений индекса прироста деревьев во всех трех экотопах отмечалось лишь в 1988-1996 годах. В остальной период времени колебания значений показателя происходили в экотопах асинхронно.

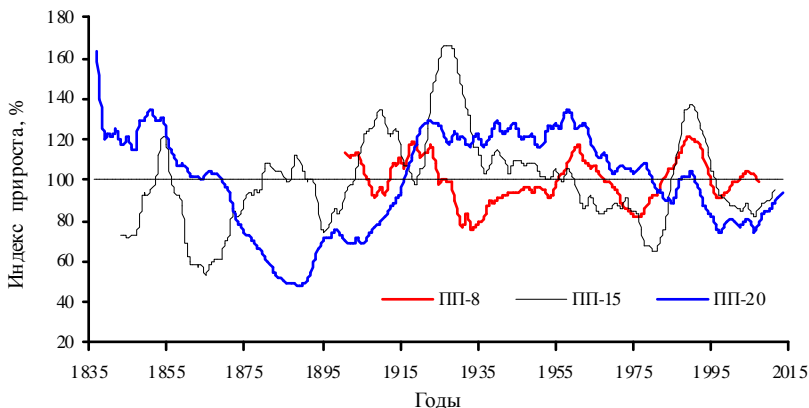


Рис. 4. Динамика сглаженного по текущим 7-летиям среднего значения индексов прироста деревьев дуба в пойменных экотопах, вычисленного по индивидуальным функциям возрастного тренда

В динамике обобщенного (генерализованного) ряда индексов радиального годичного прироста деревьев дуба в пойменных лесах заповедника, несмотря на существенные различия между экотопами, можно четко выделить благоприятные и неблагоприятные периоды для существования его ценопопуляций, которые попеременно сменяли друг друга. В 1860-1897 годах наблюдалась длительная депрессия роста деревьев, после которой произошло три подъема и спада значений индексов прироста (рис. 5). Пики волн отмечались в 1923-1927, 1958 и 1989 годах, а впадины – в 1935, 1980 и 1997. Все эти периоды роста деревьев дуба не связаны с колебаниями метеорологических показателей (табл. 3), что является, видимо, вполне закономерным. Так, даже в сухих дубравах Воронежской области сила влияния величины летних осадков на величину радиального прироста деревьев дуба составляет, по данным некоторых авторов [25, 26], 30-38 %, а температуры воздуха – 13 %. Они обусловлены, на наш взгляд, процессами распада древостоев и появления нового поколения, происходящими в каждом экотопе по-своему, исходя из особенностей их породной и возрастной структуры, степени жизнеспособности и силы воздействующих негативных факторов. Деревья дуба в пойменных лесах четко разделяются на ряд поколений (рис. 6 и 7), между которыми обычно существует большой временной разрыв [15-17]. Причиной дискретности возрастной структуры ценопопуляций дуба является недостаток света под пологом леса, в результате которого непрерывно отмирает большое количество его подроста и всходов, появляющееся почти ежегодно из огромного числа желудей [13, 17]. Каждое последующее поколение растет достаточно быстро только после изреживания или полного разрушения предыдущего [15], развиваясь циклически, но по-своему (рис. 8).

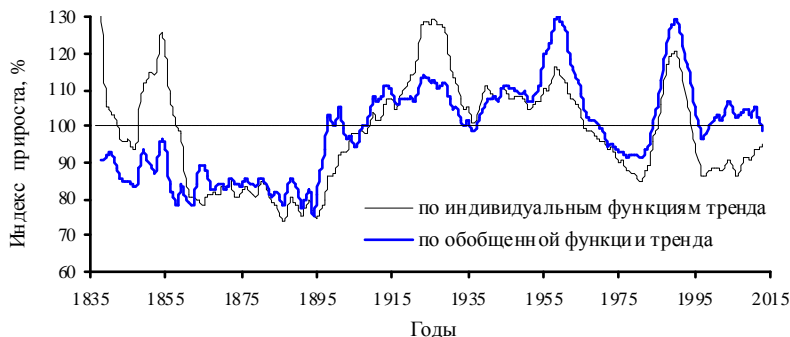


Рис. 5. Генерализованные ряды индексов прироста деревьев дуба

Таблица 3

Значения метеорологических параметров в различные периоды роста деревьев дуба

Месяц или период	Хороший рост		Плохой рост	
	1954-1964 гг.	1985-1995 гг.	1968-1984 гг.	1997-2010 гг.
<i>Средняя месячная температура воздуха, °C</i>				
Май	10,9...15,9	9,0...14,5	7,2...15,9	7,6...15,8
Июнь	12,8...19,5	14,7...20,5	12,8...19,5	12,7...20,1
Июль	14,9...21,1	15,8...22,3	16,0...21,8	16,9...23,0
Июнь-июль	15,6...19,7	15,4...20,9	15,0...20,7	16,4...20,9
Август	13,9...17,9	14,4...18,6	12,6...21,8	13,9...20,1
Май-август	14,8...17,4	13,9...17,8	13,2...18,2	15,2...19,1
Декабрь-февраль	-5,8...-18,9	-7,6...-14,2	-6,6...-18,7	-6,7...-14,4
<i>Сумма осадков, мм</i>				
Май	5...78	26...72	10...99	19...81
Июнь	15...106	9...90	35...152	14...158
Июль	46...157	39...101	1...175	7...160
Июнь-июль	88...243	62...174	60...234	22...229
Август	17...76	25...102	1...159	30...113
Май-август	145...354	164...294	99...376	101...347
Октябрь-апрель	112...291	157...375	157...334	215...376

Оценить силу влияния всего комплекса абиотических и биоценологических факторов на прирост деревьев дуба нам пока не удалось из-за недостатка имеющейся информации, но даже если бы мы смогли это сделать, то математические модели все равно бы не имели прогностического свойства из-за большой динамичности и непредсказуемости изменений экологических условий в пойменных лесах.

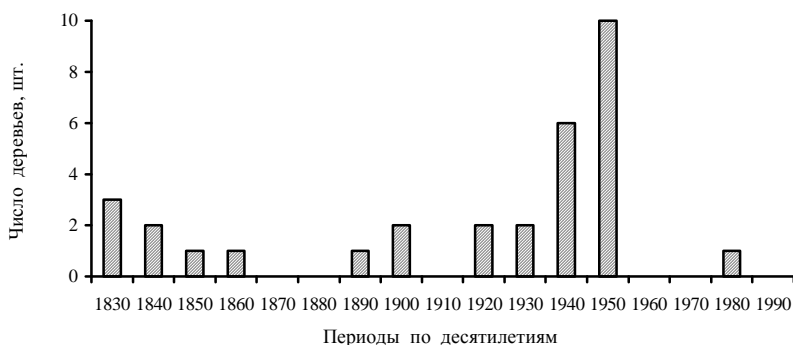


Рис. 6. Структура выборки модельных деревьев дуба по времени их появления в пойменных экотопах заповедника «Большая Кокшага»

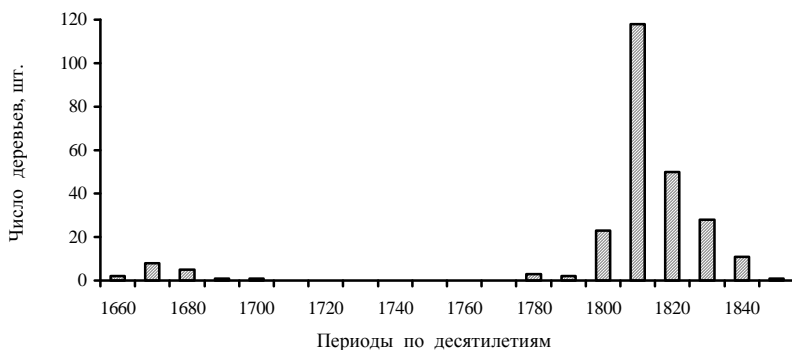


Рис. 7. Структура дубового древостоя в пойме реки Илеть по времени появления в нем деревьев (по данным А.К. Денисова, 1948)

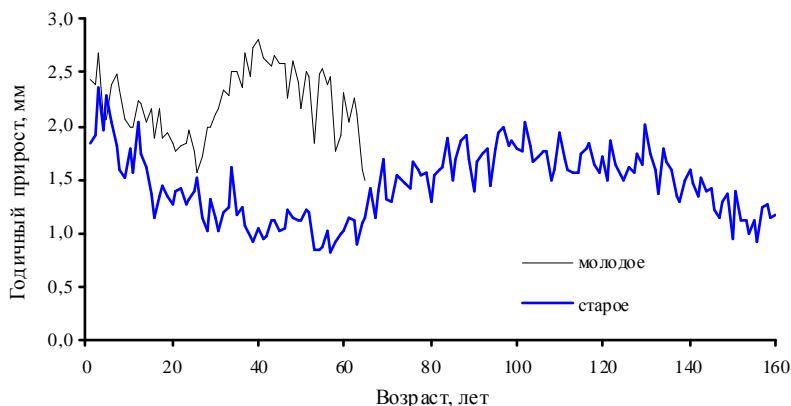


Рис. 8. Динамика фактической величины годичного прироста деревьев дуба разных поколений в пойменных экотопах заповедника «Большая Кокшага»

Результаты исследований показали, что существенно различаются между собой по характеру динамики индексов прироста не только экотопы, но и деревья в них, о чем убедительно свидетельствует высокая изменчивость коэффициентов корреляции между рядами их значений (табл. 4, рис. 9). Дополнительным свидетельством различия характера роста деревьев является бессистемное варьирование во времени величины стандартного отклонения значений анализируемого показателя в разрезе каждого календарного года (рис. 10), а также коэффициентов

корреляции между значениями индексов прироста одних и тех же особей в смежные между собой годы (рис. 11), отражающих характер их ответных реакций на внешние воздействия.

Таблица 4

Параметры изменчивости значений коэффициента корреляции между рядами индексов радиального годичного прироста деревьев дуба в экотопах

Годы	Значения статистических показателей*					
	N_D	N_R	M_x	min	max	S_x
1833-1892	7	21	0,120	-0,391	0,594	0,290
1893-1942	9	36	0,094	-0,707	0,782	0,368
1943-2013	27	351	0,071	-0,622	0,818	0,250

Примечание: * – N_D – число деревьев в выборке; N_R – оцененное число значений коэффициентов корреляции в ней.

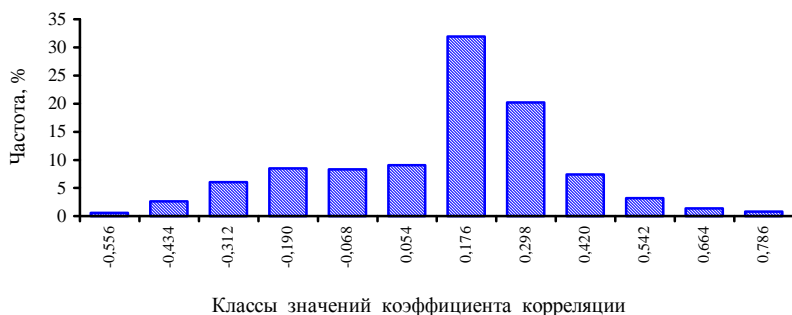


Рис. 9. Характер распределения значений коэффициента корреляции между рядами годичного прироста деревьев дуба в пойменных леса на отрезке с 1955 по 2007 годы

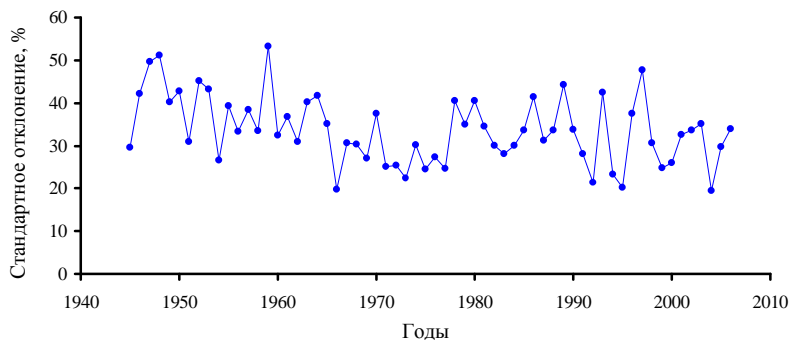


Рис. 10. Динамика стандартного отклонения индексов прироста деревьев дуба на ПП-8

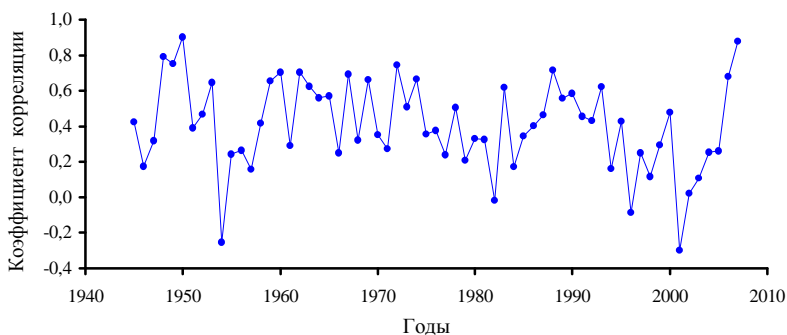


Рис. 11. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами индексов годичного прироста текущего и предыдущего годов у одних и тех же деревьев дуба на ПП-8

О различиях характера роста деревьев свидетельствуют также результаты дисперсионного анализа (табл. 5). Наибольшее влияние на величину радиального прироста оказывает энергия роста деревьев, определяющая 51 % исходной дисперсии показателя. Велика доля вклада так называемых шумов, обусловленных специфичностью реакций деревьев на изменения условий среды. Вклад же погодных условий, на которые деревья отреагировали синхронно, составляет всего 7,1 %.

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа динамики радиального прироста деревьев дуба за период с 1954 по 2007 гг.

Источники вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния фактора, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
Деревья	866,4	28	30,94	64,47	1,48	51,0
Годы	121,4	53	2,29	4,77	1,35	7,1
Шумы	712,2	1484	0,48			41,9
Сумма	1699,9	1565				100,0

Различия в характере роста деревьев приводят к перегруппировке их рангового положения в ценозе, а также неуклонному снижению тесноты связи между исходным и последующим диаметрами ствола (табл. 6, рис. 12). Значения коэффициента корреляции между площадью годичного кольца деревьев и их диаметром в предшествующем году изменяются вне всякой связи с динамикой индексов прироста, то снижаясь, то опять возрастая (рис. 13). Все это указывает на наличие в ценопопуляциях мощного механизма, перераспределяющего в них потоки вещества и энергии.

Таблица 6

Связь между диаметрами деревьев дуба в разном их возрасте

Возраст деревьев	Значения коэффициентов корреляции между диаметром деревьев в возрасте						
	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	50 лет	60 лет	70 лет
20 лет	0,914	1,000					
30 лет	0,837	0,971	1,000				
40 лет	0,773	0,919	0,971	1,000			
50 лет	0,721	0,882	0,946	0,990	1,000		
60 лет	0,449	0,738	0,862	0,947	0,989	1,000	
70 лет	0,573	0,772	0,864	0,923	0,970	0,991	1,000
80 лет	0,613	0,809	0,869	0,911	0,962	0,985	0,996

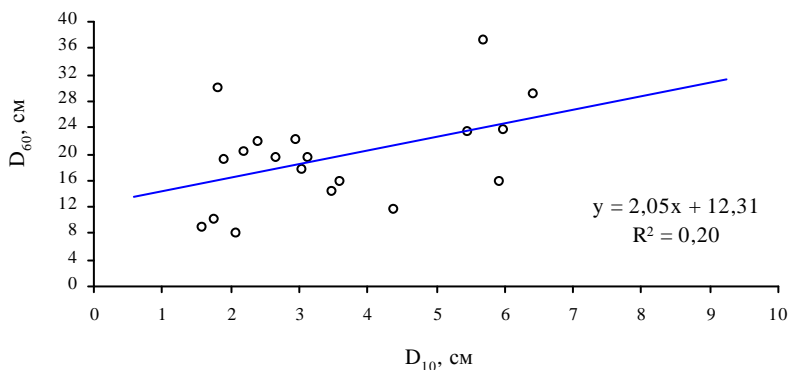


Рис. 12. Характер связи между диаметром деревьев дуба в возрасте 10 и 60 лет

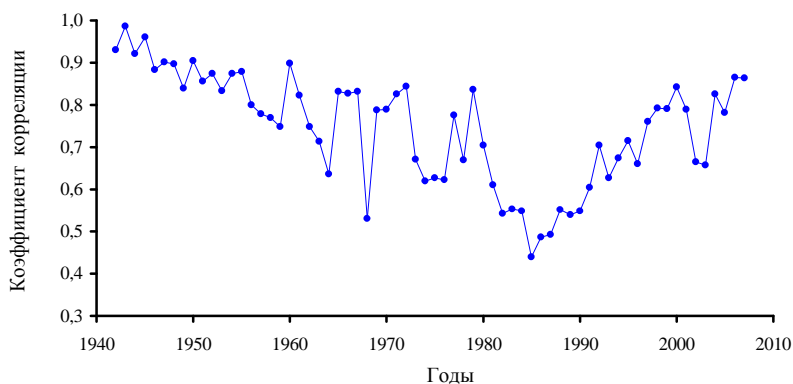


Рис. 13. Динамика значений коэффициента корреляции между площадью годичного кольца деревьев дуба и их диаметром в предшествующем году на ПП-8

Исследования показали, что деревья дуба в ценопопуляциях, несмотря на разный характер их роста и реакции на условия среды, объединяются между собой в определенные группы-кластеры (рис. 14 и 15), взаимодействующие друг с другом в использовании и распределении имеющихся ресурсов среды. Колебания годичного прироста у разных групп деревьев происходят асинхронно (рис. 16 и 17).

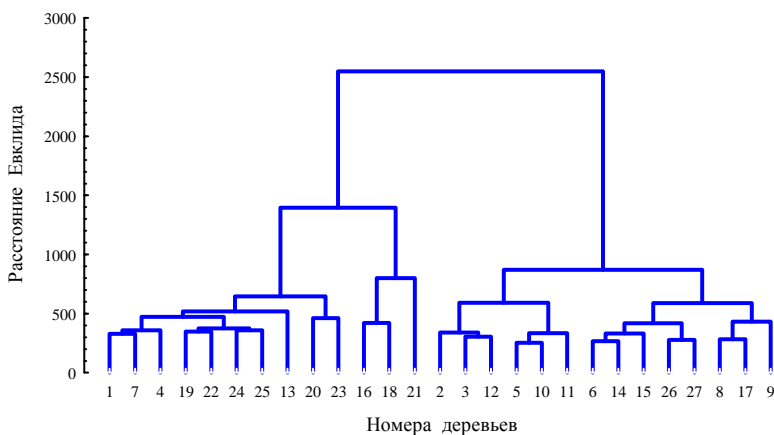


Рис. 14. Дендрограмма сходства рядов индексов годичного прироста деревьев дуба (номера деревьев соответствуют их рангу по снижению возраста)

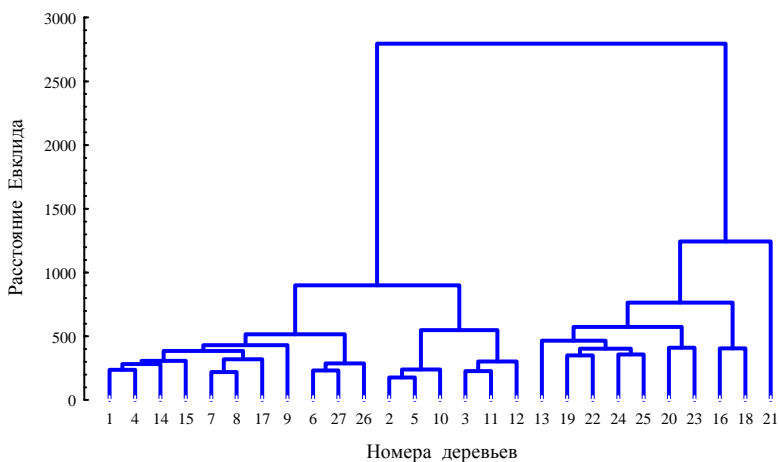


Рис. 15. Дендрограмма сходства рядов относительного годичного прироста деревьев дуба

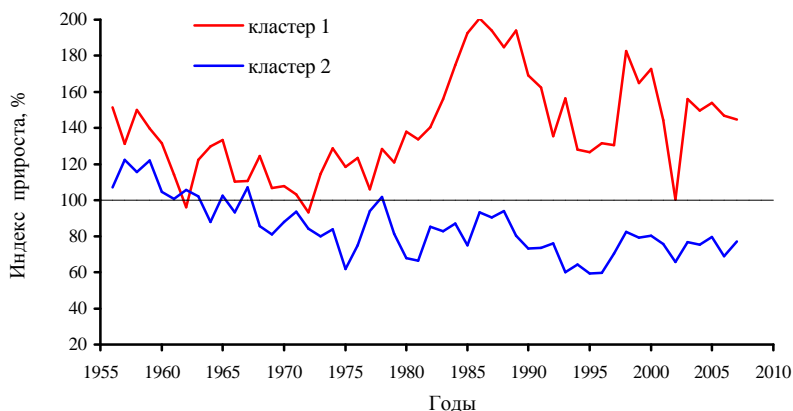


Рис. 16. Динамика индексов годичного прироста деревьев дуба разных кластеров в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага»

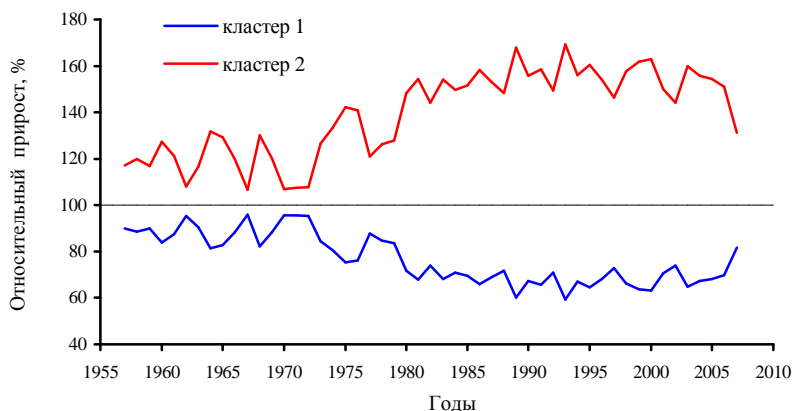


Рис. 17. Динамика относительной величины годичного прироста деревьев дуба разных кластеров в пойменных лесах заповедника

Результаты проведенного исследования позволяют сделать следующие выводы.

1. Величина радиального годичного прироста варьирует у деревьев дуба в очень больших пределах, что свидетельствует о высокой чувствительности их к флуктуациям условий среды и больших адаптационных возможностях.

2. Характер динамики годичного прироста ценопопуляций деревьев в каждом экотопе сугубо специфичен, что связано с особенностями их породной и возрастной структуры, степенью жизнеспособности и силой воздействующих негативных факторов, которые в пойменных лесах весьма динамичны и изменяются стохастично. Синхронное изменение значений годичного прироста деревьев происходит во всех экотопах лишь в очень короткие отрезки времени.

3. В динамике годичного прироста деревьев в некоторых экотопах четко выделяются сложные аperiodические длинноволновые колебания, обусловленные биоценотическими процессами, связанными с распадом древостоя, разделенного на ряд поколений, между которыми обычно существует большой временной разрыв.

4. Существенно различаются между собой по характеру динамики прироста не только ценопопуляции, но и деревья в них, каждое из которых имеет свое ценотическое окружение, развивающееся сугубо специфически. Форма и степень выраженности возрастного тренда у каждого дерева различны. У 33 % деревьев в выборке он либо вообще отсутствует, либо выражен очень слабо. У 27 % деревьев прирост с возрастом в целом снижается, а у 20 % увеличивается. У некоторых деревьев он отображается либо выпуклой куполообразной кривой, либо вогнутой. Значение коэффициента детерминации функции возрастного тренда изменяется от 0,129 до 0,532.

5. По характеру роста все деревья в ценопопуляциях разделяются на ряд групп, которые взаимодействуют между собой в использовании и распределении имеющихся ресурсов среды. Колебания прироста у разных групп деревьев происходят асинхронно.

6. Наибольшее влияние на величину радиального прироста оказывает энергия роста деревьев, определяющая 51 % исходной дисперсии показателя. Велика доля вклада так называемых шумов, обусловленных специфичностью реакций деревьев на изменения условий среды. Вклад же погодных условий, на которые деревья реагируют синхронно, составляет всего 7,1 %.

Библиографический список

1. Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейнах озера Байкал / С.Г. Андреев, Е.А. Ваганов, М.М. Наурзбаев, А.К. Тулохонов // География и природные ресурсы. – 2001. – № 4. – С. 43-49.
2. Битвинкас Т. Т. Дендроклиматические исследования. – Л.: Гидрометеоздат, 1974. – 172 с.

3. 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: МарГТУ, 2008. – С. 38-67.
4. Материалы к характеристике онтогенеза и популяционной динамики лесообразующих видов в пойменных лесах заповедника / Т.Ю. Браславская, М.В. Харлампиева, Т.В. Скоморохова, Т.М. Алдохина, Ю.А. Табунщик // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 5. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. – С. 109-126.
5. Браславская, Т. Ю. Мониторинг старовозрастных пойменных лесов в заповеднике «Большая Кокшага» / Т.Ю. Браславская // Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 31-33.
6. Браславская, Т. Ю. Структура и динамика растительного покрова в поймах рек лесного пояса / Т.Ю. Браславская // Восточноевропейские леса. – М.: Наука, 2004. – С. 384-473.
7. Ваганов, Е. А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 246 с.
8. Демаков, Ю. П. Оптимизация породного состава пойменных насаждений в зоне хвойно-широколиственных лесов / Ю.П. Демаков, А.Ф. Агафонов, А.В. Иванов // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах: тез. докл. Всесоюз. конф. Ч. 1 – Воронеж: ВЛТИ, 1991. – С. 73-74.
9. Состояние пойменных дубрав Марийской ССР и принципы ведения хозяйства в них / Ю.П. Демаков, Е.К. Кудрявцев, А.Ф. Агафонов, А.В. Иванов // Лесопользование в лесах различных категорий защитности: тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. – М.: ЦП ВЛНТО, 1991. – С. 66-69.
10. 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. – М.: ВНИИЛМ, 1992. С. 58-72.
11. Демаков, Ю. П. Структура лесов и земель заповедника / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2.– Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – С. 9-49.
12. 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: МарГУ, 2009. – С. 68-123.
13. Демаков, Ю. П. Динамика урожайности желудей дуба / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 5. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. – С. 144-158.
14. 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: МарГУ, 2013. – С. 143-162.

15. Денисов, А. К. К генезису пойменных дубняков южной тайги / А.К. Денисов // Доклады АН СССР. – 1948. – Т. 61, № 2. – С. 379-381.
16. Денисов, А. К. Пойменные дубравы лесной зоны / А.К. Денисов. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1954. – 84 с.
17. Денисов, А. К. Сохраним и рационально используем дубовые леса Марийской АССР / А.К. Денисов. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1965. – 60 с.
18. Денисов, А. К. Дубовые леса Севера и основы рационального хозяйства в них / А.К. Денисов // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах: тез. докл. Всесоюз. конф. Ч. 1 – Воронеж: ВЛТИ, 1991. – С. 75-76.
19. Евстигнеев, О. И. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага / О.И. Евстигнеев, М.В. Почитаева, С.Е. Желонкин // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биол. – 1993. – Т. 98, вып. 5. – С. 80-87.
20. Исаев, А. В. Динамика древостоев в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» / А.В. Исаев, Ю.П. Демаков // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2013. – № 4. – С. 64-75.
21. 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: МарГТУ, 2008. – 240 с.
22. Каплина, Н. Ф. Динамика прироста деревьев в нагорных антропогенных дубравах южной лесостепи / Н.Ф. Каплина // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 3-11.
23. Кучеров, С. Е. Особенности радиального прироста дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на хребте Каратау (Южный Урал) / С.Е. Кучеров // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. – 2011. – № 1. – С. 95-96.
24. Ловелиус, Н. В. Изменчивость прироста деревьев (дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий) / Н.В. Ловелиус. – Л.: Наука, 1979. – 230 с.
25. Магда, В. Н. Климатический отклик прироста деревьев в горных лесостепях Алтае-Саянского региона / В.Н. Магда, Е.А. Ваганов // Известия РАН. Серия географическая. – 2006. – № 5. – С. 92-100.
26. Миленин, А. И. Влияние летних осадков на радиальный прирост дуба черешчатого в сухой снытево-осоковой дубраве Шипова леса / А.И. Миленин // Лесотехнический журнал. – 2011. – № 4. – С. 72-74.
27. Миленин, А. И. Влияние температуры воздуха на радиальный прирост дуба черешчатого в Шиповом лесу / А.И. Миленин // Лесотехнический журнал. – 2012. – № 2. – С. 65-69.
28. Полевщиков, А. В. Некоторые аспекты естественного возобновления дуба черешчатого в пойме реки Б. Кокшага / А.В. Полевщиков // Экология и леса Поволжья. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. – С. 129-132.

29. Румянцев, Д. Е. Потенциал использования дендрохронологической информации в лесной науке и практике: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Д.Е. Румянцев. – М., 2011. – 36 с.

30. Усольцев, В. А. Лесные арабески, или Этюды из жизни наших деревьев / В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2014. – 161 с.

31. Шиятов, С. Г. Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорьях Урала / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 134-160.

32. Юкнис, Р. А. Выявление антропогенно обусловленных изменений продуктивности лесных насаждений на основе анализа временных рядов годичного прироста деревьев / Р.А. Юкнис, Д.А. Шипените, А.И. Жиливичус // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – Т. 8. – С. 145-157.

PECULIARITIES OF DYNAMICS OF ENGLISH OAK INCREMENT IN FLOODPLAIN FORESTS OF THE «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

Yu.P. Demakov, A.V. Isaev

The data on dynamics of radial increment of English oak (*Quercus robur* L.) in floodplain forest of the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve are given. It was shown that age peculiarities of most trees was expressed quite poorly or was practically absent, the changes in the annual increment value were mainly determined by the complex of holocoenotic factors and they were hard to predict. Impact of climatic factors into the general dispersion of annual increment is minor. All the trees in cenopopulations are divided into several groups in the nature of growth, increment fluctuation in the groups are asynchronous.

Keywords: English oak (*Quercus robur* L.), cenopopulation, floodplain forest, annual radial increment, dynamics, regularities, factors.

УДК 630*228:674.032.16 (470.343)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ПОЙМЕННЫХ ЭКОТОПАХ

Ю.П. Демаков, А.В. Исаев

Отражены результаты исследований по поиску закономерностей роста деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) в пойменных экотопах рек Малой и Большой Кокшаги. Показано, что ценопопуляции пихты неоднородны по характеру роста слагающих их особей, а величину радиального прироста деревьев определяют в большей степени биогеоценотические факторы.

Ключевые слова: пойменные леса, пихта сибирская, деревья, рост, факторы.

Введение

Дендрохронология как один из разделов биогеоценологии находится сейчас, на наш взгляд, в состоянии глубокого кризиса. Несмотря на непрекращающийся поток публикаций и огромный накопленный материал, собранный по всему миру титаническим трудом многих ученых [2-11, 16-18, 20-35, 37-42], некоторые вопросы остаются дискуссионными или слабо освещенными. Это связано с разнообразием лесных биогеоценозов, экологических воздействий на них, а также подходов исследователей к решению поставленной задачи, которые часто сильно сужают поле своей деятельности, обращая свое внимание на выделение в рядах прироста деревьев только климатического сигнала и упуская из виду их отклик на воздействие других факторов.

Следует также отметить, что очень немногие работы в области дендроклиматохронологии вносят какие-либо новые идеи в дальнейшее развитие биогеоценологии и практического лесоводства [4-8, 13, 14, 32, 33], а основная их часть, представляющая собой, по образному выражению С.В. Мейена [29], своеобразную коллекцию марок, засасывается «информационной трясиной» и редко всплывает на поверхность. Бесчисленные публикации растут, а суть вопроса остается либо не решенной, либо, наоборот, давно изученной и слегка видоизмененной. Поэтому, как справедливо отмечает В.А. Алексеев [1], необходимо сначала досконально разработать теорию вопроса, выдвинуть новые гипотезы и лишь после этого проверять их практически. Чаще всего исследователи идут в обратном направлении – от опытных данных к теоретическим обобщениям.

Особенности роста деревьев пихты сибирской в условиях Республики Марий Эл изучены пока очень слабо [15, 23, 24]. Имеющийся материал отражает лишь частные моменты и не позволяет сделать обобщающих выводов. Это обстоятельство послужило причиной выбора нами объекта и предмета исследований, цель которых заключалась в поиске закономерностей роста деревьев этой породы в пойменных лесах Марийского Полесья и оценке роли определяющих их факторов.

Объекты и методика исследования

Исследования проведены в четырех сложных по составу и возрасту древостоях (табл. 1), произрастающих в поймах рек Большой и Малой Кокшаги, характеризующихся специфичностью экологических условий [19]. Для анализа, который проведен по двум шкалам времени (абсолютной хронологической и возрастной биологической), использованы керны древесины, взятые буравом Пресслера у 71 дерева пихты сибирской (по одному с каждого дерева на высоте 1-1,3 м от поверхности почвы), не имеющей каких-либо внешних повреждений. Измерение ширины годичных слоев провели с помощью окуляр-шкалы бинокулярного микроскопа при 16-кратном увеличении (цена деления равна в этом случае 0,05 мм) на предварительно высушенных и обработанных острым ножом кернах. В общей сложности было измерено 5187 годичных колец. При сборе и обработке материала использованы методические рекомендации [4, 7, 8, 21, 25-28, 38, 42], которые были несколько модифицированы нами с учетом накопленного опыта.

Таблица 1

Краткая характеристика древостоя на объектах исследования

Местонахождение экотопа	Состав древостоя	Параметры модельных деревьев ели			
		Диаметр, см		Возраст, лет	
		min	max	min	max
1. Старожильское л-во, кв. 46	3Е2П2Лп2Ос1Д	23,0	29,1	59	75
2. Сосновая роща, кв. 14	3ПЗЛп2С1Д1Ос	11,2	42,6	38	138
3. Дубовая роща, кв. 1	5ДЗП2Лп+Ос, Б	13,5	25,4	44	70
4. Кортинское л-во, кв. 74	7С2Е1П+Лп	5,9	19,1	46	94

Для обработки цифрового материала использован персональный компьютер и пакеты прикладных программ Excel и Statistica, позволивших провести расчет, корреляционный, регрессионный, дисперсионный, кластерный и спектральный анализ общепринятыми методами математической статистики.

Результаты исследований и их интерпретация

Анализ полученных данных показал, что возраст у модельных деревьев изменялся от 38 до 138 лет, а их диаметр – от 5,9 до 42,6 см. Связь между данными параметрами не очень тесная (рис. 1), что является свидетельством разной скорости роста деревьев, область возможных возрастных изменений диаметра которых довольно обширна (рис. 2). Возрастные изменения величины диаметра деревьев и его стандартного отклонения в пределах от 1 до 90 лет описывают уравнения регрессии:

$$D_{\min} = 0,05 \cdot A^{1,10}; R^2 = 0,988;$$

$$D_{\text{сред}} = 0,49 \cdot A^{0,906}; R^2 = 0,998;$$

$$D_{\max} = 47,7 \cdot [1 - \exp(-22,49 \cdot 10^{-3} \cdot A)]; R^2 = 0,995;$$

$$S_D = 7,68 \cdot [1 - \exp(-34,80 \cdot 10^{-3} \cdot A)]; R^2 = 0,995,$$

где D – возможный диаметр деревьев (минимальный, максимальный, средний), см; A – возраст деревьев, лет; S_D – среднее квадратическое отклонение диаметра деревьев, см.

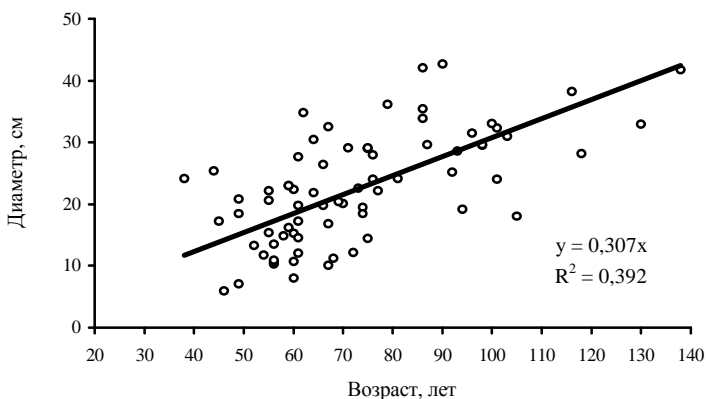


Рис. 1. Связь между возрастом и диаметром деревьев пихты сибирской

Изменение диаметра деревьев в каждом экотопе происходит сугубо специфически, исходя из особенностей породной и возрастной структуры древостоев в них, что описывают следующие уравнения регрессии:

- в Старожильском лесничестве (экотоп № 1)

$$D_{\text{ср.}} = 30,0 \cdot [1 - \exp(-25,06 \cdot 10^{-3} \cdot A)]; R^2 = 0,998;$$

$$D_{\min} = 26,6 \cdot [1 - \exp(-49,39 \cdot 10^{-3} \cdot A)]^{2,091}; R^2 = 0,996;$$

$$D_{\max} = 34,2 \cdot [1 - \exp(-40,28 \cdot 10^{-3} \cdot A)]; R^2 = 0,999;$$

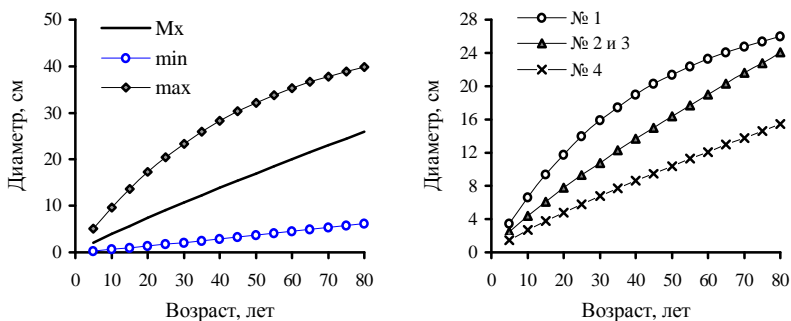


Рис. 2. Область возможных возрастных изменений диаметра ствола у деревьев пихты (слева) и среднего диаметра в разных экотопах

- в лесопарке «Сосновая роща» (экотоп № 2)

$$D_{\text{ср.}} = 0,552 \cdot A^{0,881}; R^2 = 0,998;$$

$$D_{\text{min}} = 0,063 \cdot A^{1,053}; R^2 = 0,988;$$

$$D_{\text{max}} = 67,9 \cdot [1 - \exp(-14,07 \cdot 10^{-3} \cdot A)]; R^2 = 0,992;$$

- в лесопарке «Дубовая роща» (экотоп № 3)

$$D_{\text{ср.}} = 0,671 \cdot A^{0,817}; R^2 = 0,992;$$

$$D_{\text{min}} = 0,290 \cdot A^{0,939}; R^2 = 0,998;$$

$$D_{\text{max}} = 0,855 \cdot A^{0,904}; R^2 = 0,998;$$

- в Кортинском лесничестве (экотоп № 4)

$$D_{\text{ср.}} = 0,388 \cdot A^{0,841}; R^2 = 0,995;$$

$$D_{\text{min}} = 0,066 \cdot A^{1,189}; R^2 = 0,994;$$

$$D_{\text{max}} = 0,800 \cdot A^{0,810}; R^2 = 0,994,$$

где D – средний, минимальный, максимальный диаметр деревьев, см; A – возраст деревьев, лет.

Наиболее благоприятные условия для роста деревьев, особенно в возрасте до 50 лет, складывались в экотопе № 1, расположенном в Старожильском лесничестве, где пихта вместе с другими породами участвует в сложении первого яруса древостоя. Наихудшие же показатели их роста отмечены, как следует из приведенных данных, в экотопе № 4, где пихта находится во втором ярусе под пологом соснового древостоя и испытывает с его стороны сильное угнетение. В экотопах № 2 и № 3, расположенных в лесопарках Сосновая и Дубовая роща, деревья пихты по величине среднего диаметра занимают на исследованном отрезке времени промежуточное положение, однако вследствие практически

линейного изменения они в возрасте 80 лет приближаются вплотную к отметкам экотопа № 1. В пределах одного смешанного насаждения деревья пихты в течение всей своей жизни уступали по диаметру ствола другим хвойным породам, особенно сосне (рис. 3), обладающей в случае одновременного поселения в экотопе значительно большей энергией роста. Подавление пихты и ели сосной происходит при этом не в результате борьбы за световой довольствие, так как они обладают довольно высокой теневыносливостью, а в результате конкуренции за элементы питания в ризосфере.

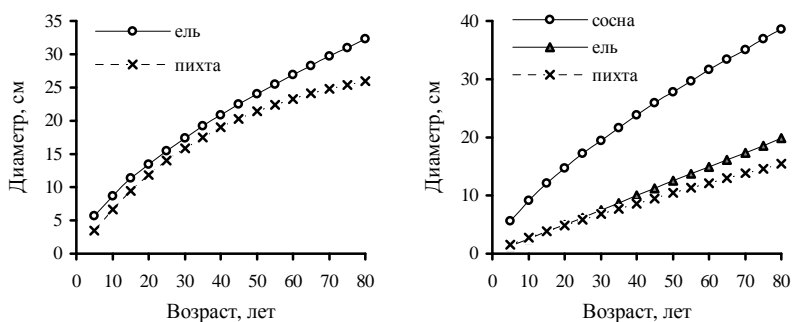


Рис. 3. Динамика среднего диаметра деревьев разных пород в экотопах № 1 (слева) и № 4

Расчеты показали, что по характеру изменения диаметра ствола с возрастом существенно различаются между собой не только экотопы, но и деревья в них, которые объединяются между собой в ряд кластеров, только часть из которых имеет типичную S-образную форму кривой динамики значений показателя (рис. 4). Диаметр деревьев в ценопопуляциях возрастает во времени не пропорционально его значению, достигнутому к тому или иному моменту времени, а в каждом случае сугубо специфически. В результате различий в характере роста деревьев происходит постоянная перегруппировка их рангового положения в древостое, что приводит к снижению тесноты связи текущего значения диаметра ствола с предыдущими (табл. 2, рис. 5), а также к снижению вариабельности его значений (рис. 6). Все это указывает на наличие в ценопопуляциях мощного механизма стабилизации размера деревьев, действие которого основано на перераспределении потоков энергии и вещества в экотопе.

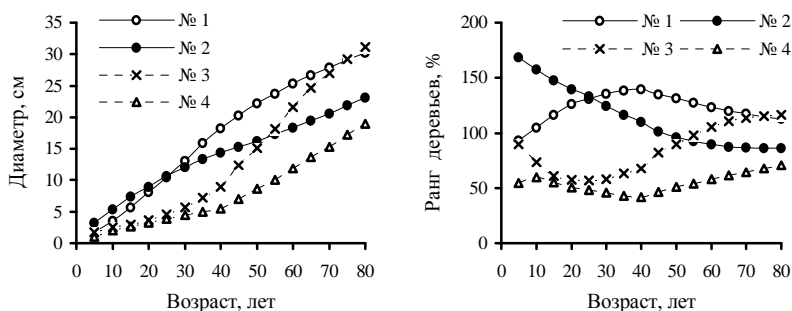


Рис. 4. Динамика абсолютной (слева) и относительной величины среднего диаметра деревьев разных кластеров

Таблица 2

Связь между диаметром деревьев в разном возрасте в экотопе № 1

Возраст деревьев	Значения коэффициентов корреляции между диаметрами деревьев в возрасте									
	5 лет	10 лет	15 лет	20 лет	25 лет	30 лет	35 лет	40 лет	45 лет	50 лет
5 лет	1,000									
10 лет	0,878	1,000								
15 лет	0,749	0,959	1,000							
20 лет	0,629	0,881	0,974	1,000						
25 лет	0,536	0,809	0,932	0,988	1,000					
30 лет	0,453	0,734	0,879	0,959	0,989	1,000				
35 лет	0,402	0,670	0,824	0,921	0,962	0,990	1,000			
40 лет	0,340	0,613	0,776	0,883	0,935	0,974	0,995	1,000		
45 лет	0,274	0,550	0,716	0,831	0,891	0,940	0,970	0,988	1,000	
50 лет	0,233	0,504	0,670	0,789	0,852	0,905	0,941	0,966	0,993	1,000
55 лет	0,196	0,460	0,622	0,744	0,809	0,865	0,906	0,937	0,976	0,994

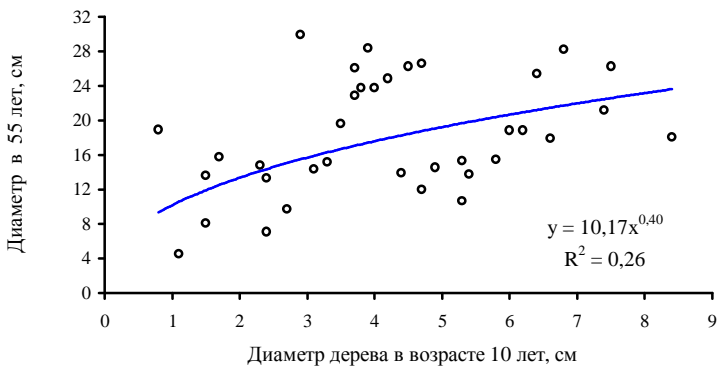


Рис. 5. Характер связи между диаметрами деревьев пихты в возрасте 10 и 55 лет

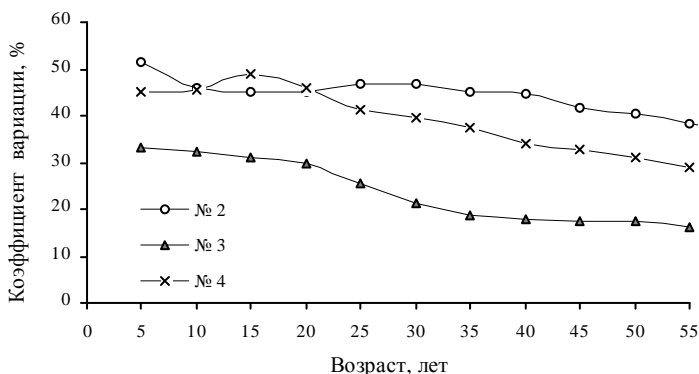


Рис. 6. Динамика вариабельности диаметра деревьев пихты в разных экотопах

На основе данных о возрастных изменениях диаметра деревьев можно вычислить ряд показателей, которые дополняют информацию об условиях развития древостоев. Одним из этих показателей является площадь пяти последних годовичных колец деревьев, представляющая собой зону транзита воды и элементов питания от корней к кроне. Расчеты показали, что в экотопе № 1 (Старожильское лесничество) значения этого показателя у деревьев до 30 лет возрастают, а затем постепенно снижаются (рис. 7). Они, к тому же, до возраста 40-45 лет превосходят по величине значения показателей в других экотопах, где они неуклонно увеличиваются. Наиболее мала площадь водопроводящей зоны у деревьев в экотопе № 4, что свидетельствует о плохих условиях для их роста здесь, однако к возрасту 80 лет ее величина вплотную приближается к отметкам экотопа № 1. Деревья в экотопах № 2 и № 3 по значениям этого показателя, отражающего их физиологическое состояние, после 55-60 лет превосходят деревья в других экотопах.

С диаметром деревьев (D , см) тесно связаны, как показали наши расчеты, выполненные на основе цифрового материала, представленного в монографии В.А. Усольцева [36], масса их хвои и масса корней (M , кг), что аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

$$M_{\text{хвои}} = 16,59 \cdot 10^{-3} \cdot (D + 1)^{2,134}$$

$$M_{\text{корней}} = 8,906 \cdot 10^{-3} \cdot (D + 1)^{2,528}$$

Значения этих параметров, которые несут очень важную информацию об изменениях физиологического состояния деревьев в ценопопуляциях, наиболее велики у них до возраста 80 лет в экотопе, расположенном в Старожильском лесничестве (рис. 8), что свидетельствует о

наличии благоприятных условий для их роста. Наименьшая масса ассимиляционного аппарата и корней отмечается у деревьев пихты, произрастающих под пологом сосняка (экотоп № 4). Деревья в экотопах № 2 и № 3 по данным параметрам незначительно отличаются друг от друга и занимают промежуточное положение, однако в возрасте 80 лет вплотную приближаются к деревьям в экотопе № 1.

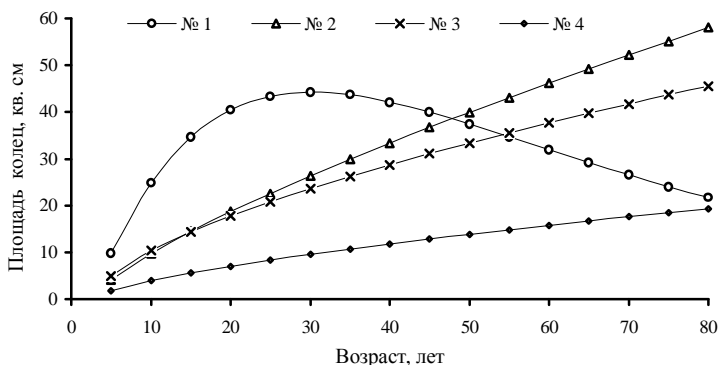


Рис. 7. Возрастные изменения площади пяти последних годовичных колец у средних по размеру деревьев пихты в различных пойменных экотопах

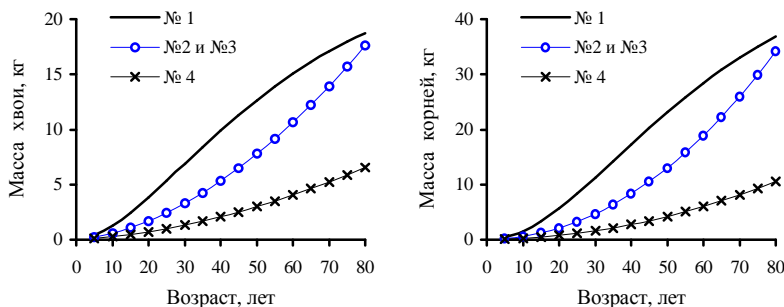


Рис. 8. Динамика массы хвои (слева) и корней у средних по размеру деревьев пихты в различных пойменных экотопах

Еще более информативно не абсолютное значение фитомассы этих органов деревьев, а их отношение друг к другу, отражающее баланс между поступлением воды от корней и ее расходом на транспирацию кроной. Расчеты показали, что величина отношения $M_{\text{хвои}} / M_{\text{корней}}$

у деревьев пихты во всех биотопах с возрастом неуклонно снижается. Представленные на рис. 9 данные свидетельствуют, казалось бы, о том, что в ходе роста деревьев водоснабжение их кроны улучшается. На самом деле все обстоит иначе, поскольку этот процесс обеспечивают не все корни, а только физиологически активные их окончания, которые образуются в течение каждого года. Натурными методами оценить их массу очень сложно, а порой и практически невозможно. Решить эту задачу довольно просто путем математических расчетов, показавших, что водоснабжение кроны деревьев с возрастом ухудшается. Особенно сильно это проявилось в экотопе № 1.

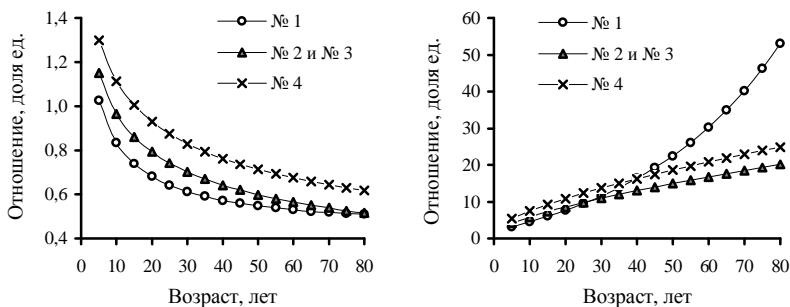


Рис. 9. Возрастные изменения отношения массы хвои к массе корней (слева) и к годичному приросту массы корней у деревьев пихты в различных пойменных экотопах

Диаметр деревьев, масса хвои и корней являются очень инертными показателями их состояния, не позволяющими оценивать текущие изменения условий среды. Для этой цели в дендрохронологии обычно используют годичный прирост деревьев. Анализ полученных данных показал, что величина годичного прироста у деревьев пихты варьирует в пойменных лесах в очень больших пределах (табл. 3), изменяясь по годам в каждом экотопе сугубо специфически, исходя из особенностей в них породной и возрастной структуры древостоев (рис. 10). Приведенные данные свидетельствуют о том, что средний годичный радиальный прирост наиболее высок у деревьев в Старожильском лесничестве, где пихта вместе с другими породами участвует в сложении первого яруса древостоя. Величина стандартного отклонения прироста здесь также наибольшая, что связано с резким снижением ширины годичных колец по мере увеличения возраста деревьев. Меньше всего средний годичный прирост и величина его стандартного отклонения у деревьев в Кортин-

ском лесничестве, где пихта находится во втором ярусе под пологом соснового древостоя.

Таблица 3

Общая изменчивость ширины годичных колец деревьев пихты в разных экотопах

Экотоп	Объем выборки, шт.		Значения статистических показателей			
	деревьев	колец	$M_x \pm m_x$, мм	min, мм	max, мм	S_x , мм
Старожильское л-во	5	332	$2,03 \pm 0,08$	0,15	7,10	1,39
Сосновая роща	41	3378	$1,60 \pm 0,02$	0,05	8,00	1,08
Дубовая роща	12	711	$1,65 \pm 0,03$	0,20	4,70	0,81
Кортинское л-во	13	766	$0,97 \pm 0,02$	0,10	4,10	0,58

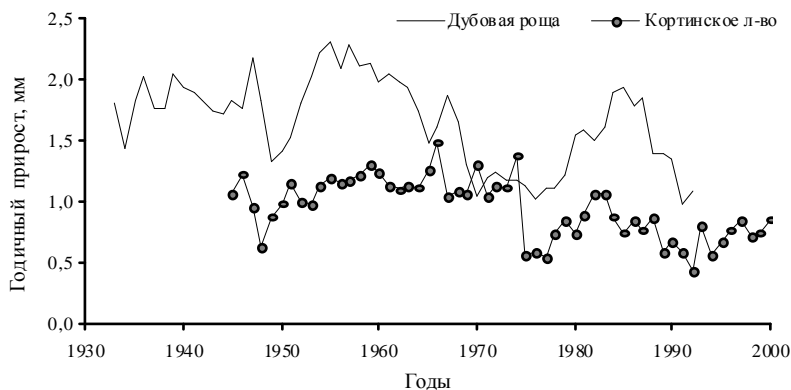
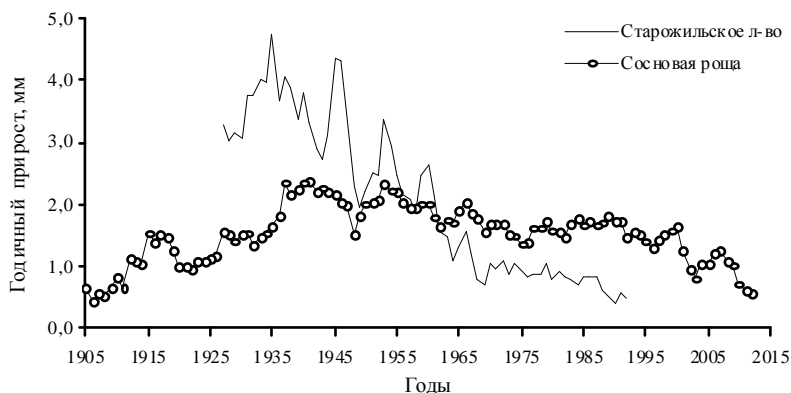


Рис. 10. Динамика годичного прироста деревьев пихты в разных экотопах

Тренд динамики годичного прироста наиболее выражен у деревьев, произрастающих в экотопе № 1 в Старожильском лесничестве, где он приближается к классической форме, описываемой отрицательной экспоненциальной функцией, и в экотопе № 2, где он имеет куполообразную форму, отображаемую параболой. В двух других экотопах, особенно в Кортинском лесничестве, тренд радиального прироста выражен у деревьев менее четко и сильно осложнен годичными флуктуациями.

Деревья в пределах каждого экотопа, как показали расчеты, существенно различаются между собой по характеру динамики годичного прироста, о чем свидетельствует изменчивость коэффициентов корреляции между рядами их значений (табл. 4), а также варьирование величины стандартного отклонения значений анализируемого показателя в разрезе каждого календарного года (рис. 11). Дополнительным свидетельством различия характера ответных реакций деревьев на внешние воздействия является также флуктуация значений коэффициентов корреляции между значениями прироста одних и тех же особей в смежные годы (рис. 12).

Таблица 4

Параметры изменчивости значений коэффициента корреляции между рядами значений радиального годичного прироста деревьев пихты в экотопах

Экотоп	Значения статистических показателей*					
	N_D	N_R	M_x	min	max	S_x
Старожильское л-во	5	10	0,762	0,602	0,903	0,101
Сосновая роща	41	820	0,212	-0,598	0,880	0,354
Дубовая роща	12	66	0,236	-0,220	0,644	0,236
Кортинское л-во	13	78	0,287	-0,406	0,748	0,274

Примечание: N_D – число деревьев в выборке; N_R – оцененное число значений коэффициентов корреляции в ней.



Рис. 11. Динамика стандартного отклонения годичного прироста деревьев пихты

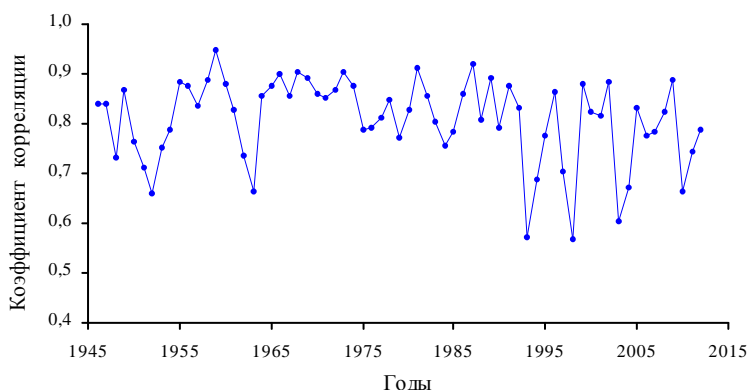


Рис. 12. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами значений годовичного прироста текущего и предыдущего годов у одних и тех же деревьев пихты в лесопарке «Сосновая роща»

О различиях характера роста деревьев свидетельствуют также результаты дисперсионного анализа, показавшего, что в большинстве пойменных экотопов основной вклад в общую дисперсию величины радиального прироста вносят так называемые шумы, обусловленные специфичностью реакций особей на изменения условий среды (табл. 5). Вклад же возраста деревьев и других факторов, в том числе погодных условий, в дисперсию показателя изменяется от 13,6 до 78,1 %.

Таблица 5
Результаты дисперсионного анализа динамики рядов радиального прироста деревьев пихты сибирской в пойменных экотопах

Экотоп	Фактор дисперсии и значения его параметров						
	Энергия роста деревьев			Условия роста в разные годы			Вклад шумов, %
	F _{факт.}	F _{0,05}	Вклад, %	F _{факт.}	F _{0,05}	Вклад, %	
№ 1	3,56	2,41	1,3	15,1	1,38	78,1	20,6
№ 2	51,0	1,43	39,7	10,2	1,32	13,6	46,7
№ 3	11,4	1,85	12,8	4,36	1,36	26,4	60,8
№ 4	42,2	1,77	37,3	6,87	1,39	22,8	39,9

Исследования показали, что деревья пихты в ценопопуляциях, несмотря на разный характер их роста и реакции на условия среды, объединяются между собой в определенные группы-кластеры, взаимодействующие друг с другом в использовании и распределении имеющихся

ресурсов среды. В результате этого ранговое положение некоторых деревьев по величине их радиального годичного прироста в ценозе диаметрально изменяется (рис. 13 и 14). У части же деревьев прирост может быть либо стабильно низким, либо, наоборот, стабильно высоким. Резкая смена рангового положения деревьев разных кластеров (рокировка) в некоторых экотопах, в частности в Дубовой роще, связана с определенными этапами их роста. В других же экотопах эта связь не прослеживается.

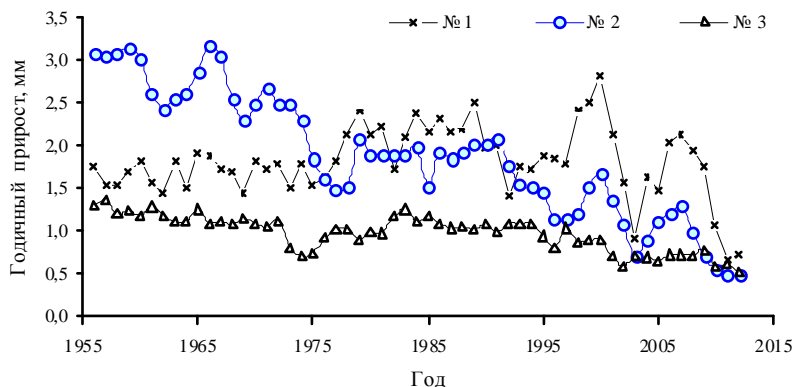


Рис. 13. Динамика прироста деревьев пихты разных кластеров в лесопарке «Сосновая роща»

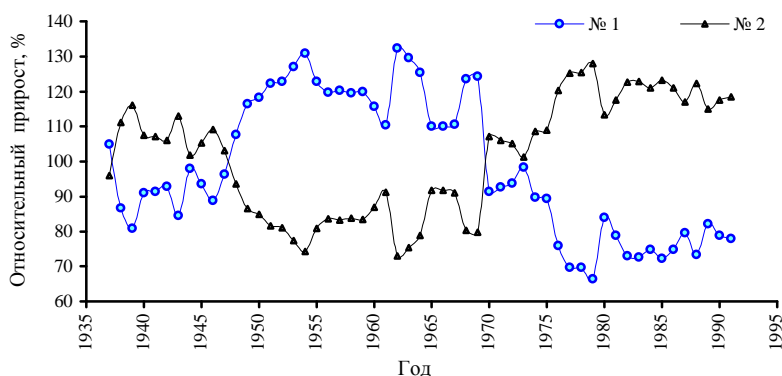


Рис. 14. Динамика прироста деревьев пихты разных кластеров в лесопарке «Дубовая роща»

Для анализа характера ответных реакций деревьев на изменение среды, особенно в разновозрастных древостоях, где чаще всего и развивается пихта, обычно используют не абсолютную величину прироста деревьев, а так называемые индексы, представляющие собой отношение фактических значений ширины годичного кольца к некоторому эталону, за который принимается функция возрастного тренда. Подбирать эту функцию и вычислять значения ее параметров можно либо по усредненным данным всех выборок, в которых календарная хронологическая шкала заменена на возрастную, либо индивидуально по рядам значений прироста каждого дерева.

Расчеты, проведенные на основе обобщенных данных (рис. 15), показали, что линию возрастного тренда среднего годичного прироста деревьев пихты в пойменных экотопах аппроксимирует уравнение

$$Y = 2,50 \cdot \exp(-87,9 \cdot 10^{-3} \cdot t^{0,492}); R^2 = 0,878;$$

$$F_{\text{факт.}} = 777,2 > F_{0,01} = 6,90,$$

где Y – величина радиального годичного прироста, мм; t – возраст дерева, лет; R^2 – коэффициент детерминации; F – критерий Фишера.

Величина индексов годичного прироста, вычисленных на основе этого уравнения, варьирует у деревьев пихты в очень больших пределах (табл. 6), не уступающих по величине другим породам деревьев, что свидетельствует о большой чувствительности пихты к изменению условий среды. Наиболее значительно варьируют значения показателя в Старожильском лесничестве, а меньше всего – в Кортинском, что связано с особенностями пойменных экотопов и развития в них древостоев. Картина же характера динамики индексов прироста по сравнению с абсолютной величиной прироста принципиально не меняется (рис. 16).

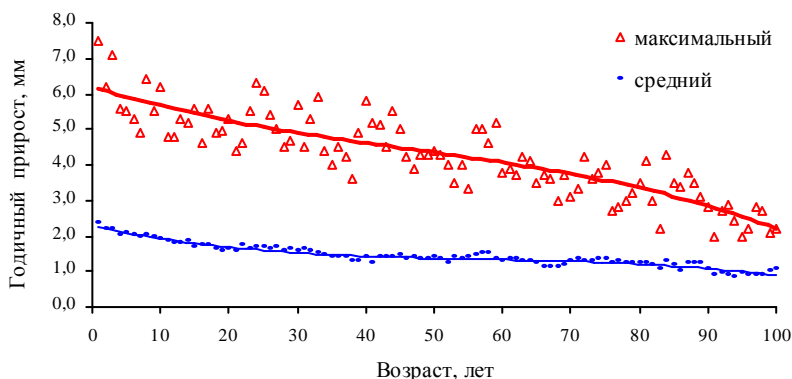


Рис. 15. Динамика годичного прироста деревьев пихты ($N = 71$) в пойменных экотопах Республики Марий Эл по совокупности всех выборок

Таблица 6

Изменчивость индекса годичного прироста деревьев пихты в разных экотопах

Экотоп	Объем выборки, шт.		Значения статистических показателей, %			
	деревьев	колец	$M_x \pm m_x$	min	max	S_x
Старожильское л-во	5	332	$121,7 \pm 3,9$	11,3	330,3	71,2
Сосновая роща	41	3378	$108,0 \pm 1,2$	4,0	545,6	70,5
Дубовая роща	12	711	$101,8 \pm 1,8$	14,3	275,1	47,9
Кортинское л-во	13	766	$59,7 \pm 1,2$	6,6	218,3	32,8

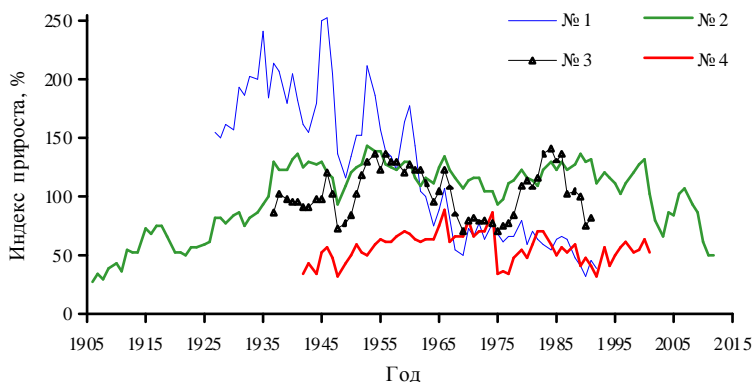


Рис. 16. Динамика индексов прироста древостоев пихты в разных экотопах

Анализ исходного материала показал, что форма и степень выраженности возрастного тренда у каждого дерева сугубо индивидуальна. Так, у 10 деревьев из 12 в выборке из Дубовой рощи прирост с возрастом в целом убывает, однако доля влияния этого фактора очень мала: лишь у двух деревьев она достигает 30,4-43,2 %, не превышая у остальных 22 %. У двух деревьев тренд аппроксимирует полином третьей степени, коэффициент детерминации которого составляет 0,319-0,357. Возрастные изменения величины годичного прироста деревьев, произрастающих в условно разновозрастном древостое Старожильского лесничества, выражены гораздо сильнее: у трех деревьев из пяти тренд описывает функция $Y = K \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$, объясняющая 81-88 % общей дисперсии показателя, а у двух – функция оптимума, отображаемая выпуклой куполообразной кривой, объясняющая 58 % изменчивости показателя. Расчеты значений индексов прироста на основе индивидуальных уравнений возрастного тренда позволили установить, что картина происходящих изменений принципиально не меняется (рис. 17).

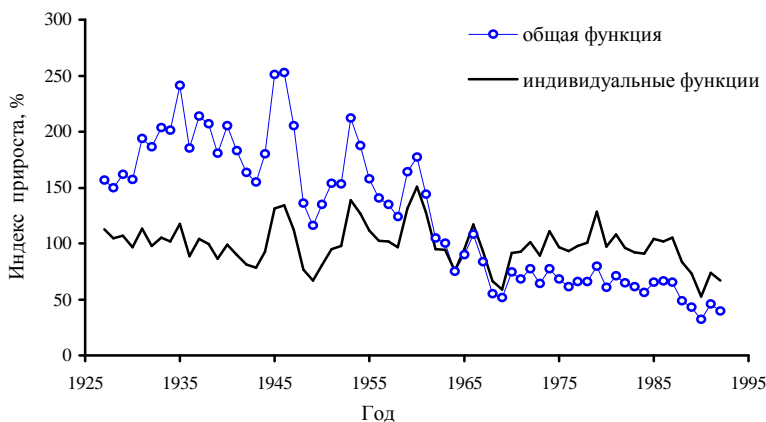


Рис. 17. Динамика индексов прироста деревьев пихты в Старожильском лесничестве, вычисленных на основе разных функций возрастного тренда

Как же реагировали деревья в каждом экотопе на изменение условий среды в процессе своего роста? В лесопарке «Сосновая роща» пики волн индексов прироста пришлись на 1915, 1937, 1940, 1953, 2000 и 2007 годы, а впадины – на 1920-1925, 1948, 1975, 2003 и 2011-2012 годы. Большие периоды депрессии роста, связанные с засухами, отмечались в 1920-1935 и 1970-1981 годах. В лесопарке «Дубовая роща», расположенном чуть выше по течению Малой Кокшаги, периоды волн прироста деревьев пихты более продолжительны. Благоприятные условия для роста деревьев отмечались в 1952-1967 и 1979-1988 годах, а неблагоприятные – в 1948-1950, 1968-1978 и 1990-1995 годах. В экотопе № 4, расположенном чуть ниже по течению этой же реки в Кортинском лесничестве, с 1942 по 1974 годы отмечался подъем значений индексов прироста деревьев, завершившийся резким спадом, связанным с засухой 1972 года. С 1978 года величина прироста флуктуировала вокруг среднего уровня. Пики волн пришлись на 1982, 1993 и 2000 годы. Резкое и необъяснимое снижение прироста произошло в 1992 году. В экотопе № 1, расположенном в Старожильском лесничестве в пойме р. Б. Кокшага, пики волн индексов прироста отмечались в 1946, 1953, 1960 и 1979, а впадины – в 1949, 1969 и 1990 годах. Периоды подъема и спада прироста деревьев в разных экотопах, как следует из изложенного выше, не совпадают между собой, и ряды их значений слабо коррелируют друг с другом (табл. 7). Наиболее схожи между собой ряды динамики индексов прироста деревьев в экотопах № 1 и № 3, № 2 и № 3.

Таблица 7

**Матрица коэффициентов корреляции между рядами значений индексов
годового прироста деревьев пихты в разных экотопах**

Экотоп	Значения коэффициента корреляции между экотопами			
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
1. Старожильское л-во	1,000			
2. Сосновая роща	0,083	1,000		
3. Дубовая роща	0,459	0,456	1,000	
4. Кортинское л-во	0,307	-0,121	0,233	1,000

Рассмотрим реакции деревьев различных пород, произрастающих совместно, на изменение условий среды. Установлено, что деревья пихты и ели имеют схожий возрастной тренд динамики годовичного прироста, который существенно отличается от такового у деревьев сосны (рис. 18). Характер же динамики индексов прироста у этих пород деревьев совершенно разный (рис. 19). Так, в экотопе № 1 корреляция между рядами индексов прироста деревьев пихты и ели очень слабая ($r = -0,12$), а в экотопе № 4 – умеренная ($r = 0,40$). Слабо связан с ними и ряд индексов прироста деревьев сосны (коэффициент корреляции между пихтой и сосной составляет 0,21, а между елью и сосной – 0,35). Это наводит на мысль о том, что деревья слабо реагируют на текущие колебания метеорологических параметров, изменяя величину годовичного прироста таким образом, чтобы рационально использовать имеющиеся ресурсы среды и свести к минимуму напряженность конкуренции. Оценка влияния климатических факторов на величину годовичного прироста деревьев затруднена различиями их отклика на внешние воздействия, что приводит к большой неопределенности полученных результатов (ошибка оценки среднего значения индекса прироста при объеме выборки 35-40 деревьев составляет $\pm 10\%$, а при объеме выборки 10-15 деревьев – 20%) и делает проблематичной саму постановку вопроса.

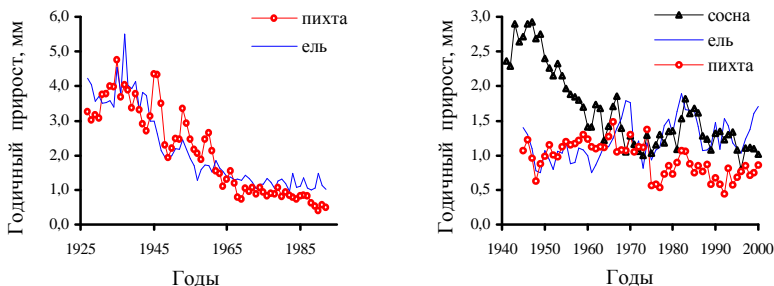


Рис. 18. Динамика годовичного прироста деревьев в экотопах № 1 (слева) и № 4

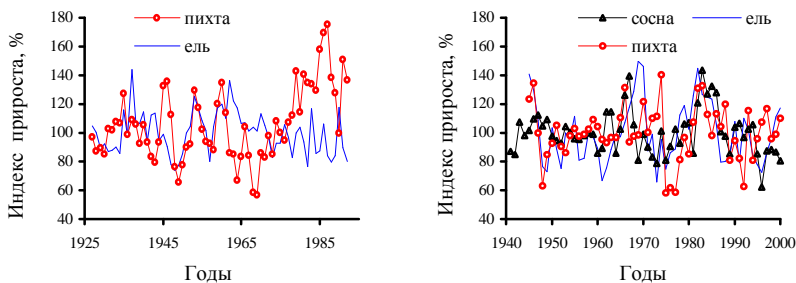


Рис. 19. Динамика индексов годичного прироста деревьев в экотопах № 1 (слева) и № 4

Большую информацию о происходящих в экотопах изменениях сохраняют в своих годичных кольцах деревья-долгожители, прошедшие через горнило всех жизненных испытаний. Расчеты показали, что характер динамики радиального годичного прироста у них во всех экотопах совершенно разный (рис. 20), что еще раз указывает на зависимость его от биоценологических, а не климатических факторов.

Так, в лесопарке «Сосновая роща» самым старым является дерево пихты, имеющее возраст 138 лет и диаметр без коры 41,7 см, появившееся, вероятнее всего, в разрыве полога леса, который начал быстро смыкаться, о чем свидетельствует резкое снижение прироста, упавшего за 14 лет (1875-1894 гг.) с 7,5 до 0,9 мм. Далее, как следует из приведенного графика (см. рис. 20), в развитии дерева произошло несколько этапов, связанных, по нашему мнению, с процессом изреживания древостоя и появлением нового поколения [12]. С 1895 по 1903 годы ширина годичного кольца дерева начала постепенно увеличиваться, что связано с отмиранием деревьев ели и пихты основного полога в результате сильнейших засух, отмечавшихся в то время в пределах средней полосы европейской части России [16]. Далее начался спад величины прироста, продолжавшийся до 1936 года, связанный со смыканием древесного полога и усилением напряженности конкурентных отношений между деревьями за жизненное пространство в биогеоценозе. На фоне этого общего спада выделяются две небольшие волны подъема величины годичного прироста, гребни которых пришлись на 1919 и 1930 годы. Сильная депрессия прироста отмечалась у дерева в 1936-1938 годах, которая была связана, вероятнее всего, с засухой 1935 года. После этого у него вновь последовало увеличение радиального годичного прироста, продолжавшееся до 1946 года и связанное, как и на предыдущем этапе, с отмиранием деревьев основного полога и снижением конкурентных отношений в ценозе. В дальнейшем, вплоть до 1974 года, величина ра-

диального прироста дерева в связи со смыканием древесного полога неуклонно снижалась, сопровождаясь при этом незначительными флуктуациями, связанными как с погодными, так и биоценотическими факторами. Гребни волн пришлись на 1957 и 1969, а впадины – на 1964 и 1974 годы. С 1975 по 1996 год происходил медленный подъем величины годовичного прироста, резко перешедший с 1997 в очень большой. С 2001 года начался резкий его спад, продолжавшийся вплоть до 2012 года, когда были взяты керны.

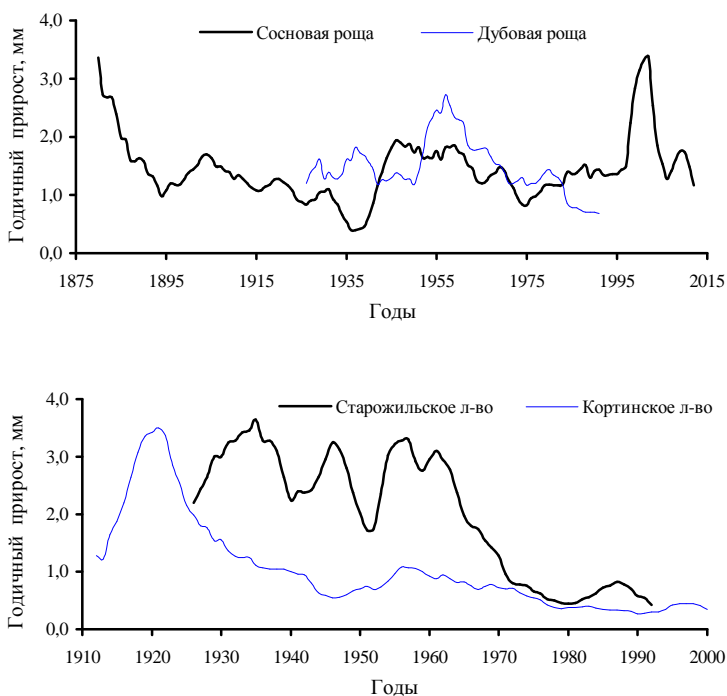


Рис. 20. Динамика усредненной по предшествующим пятилетиям ширины годовичного кольца у наиболее старых деревьев пихты

В лесопарке «Дубовая роща» самое старое дерево пихты появилось, судя по всему, под пологом изреженного дубового древостоя после засухи 1921 года, приведшей к массовому отмиранию старого поколения деревьев ели и пихты. Появление молодого поколения пихты продолжалось вплоть до 1935 года, а затем резко прекратилось в результате смыкания полога леса. Величина годовичного прироста дерева, появивше-

гося в этом экотопе одним из первых, вначале флуктуировала, то поднимаясь, то вновь опускаясь, однако амплитуда колебаний была не очень высокой. Резкое повышение годичного прироста началось в 1949 году, достигнув максимума в 1957. Затем прирост начал неуклонно снижаться, небольшой скачок отмечен лишь в 1979 году.

В экотопе № 4 (Кортинское лесничество) самое старое дерево пихты на момент учета имело возраст 98 лет и диаметр без коры всего лишь 19,1 см, что свидетельствует о плохих для него условиях роста. Появилось оно в 1903 году, вероятнее всего, под пологом изреженного сосняка, из состава которого выпали деревья ели. До 1921 года годичный прирост дерева увеличивался, а затем стал неуклонно снижаться, что связано с постепенным смыканием полога леса. Небольшое увеличение прироста отмечалось в 1946-1957 годах.

В экотопе № 1 (Старожильское лесничество) деревья пихты и ели возникли почти одновременно под пологом изреженного дубового древостоя, из которого после засухи 1921 года выпали старые деревья ели. За период роста дерева, которое на момент учета имело возраст 79 лет и диаметр без коры 29,0 см, отмечались три волны подъема и спада величины годичного прироста. Пики волн пришлось на 1935, 1946 и 1956 годы, а впадины – на 1940, 1951 и 1980. Неуклонное падение прироста, связанное с усилением конкуренции между деревьями за жизненное пространство в лесу, началось с 1961 года. Небольшой подъем величины прироста отмечался с 1981 по 1987 год.

Изменение состояния дерева и его ответных реакций на изменение условий среды более физиологически обоснованно отражает не ширина его годичных колец, а площадь их поперечного сечения, по которой осуществляется транзит воды и элементов питания от корней к кроне. Расчеты показали, что динамика значений этого показателя у деревьев иная, чем у ширины их годичных колец (рис. 21). Так, в лесопарке «Сосновая роща» площадь годичного кольца у наиболее старого дерева пихты в течение всей его жизни была значительно выше, чем у дерева в лесопарке «Дубовая роща». Резко выраженный максимум значения показателя пришелся на 2002 год. До этого же времени в росте дерева отмечались три этапа, первый из которых продолжался с 1875 по 1894, второй – с 1895 по 1937, третий – с 1938 по 1975 год. Каждый из этапов роста связан, на наш взгляд, с процессом распада древостоя. В лесопарке «Дубовая роща» и в пойменном древостое Кортинского лесничества площадь годичного кольца изменялась во времени в гораздо меньших пределах, а этапы роста были значительно короче. В пойменном экотопе Старожильского лесничества на р. Б. Кокшага максимальное значение

площади годичного кольца у анализируемого дерева пришлось на 1961 год. До этого времени на фоне общего увеличения значений показателя выделяются три волны его спада и подъема, гребни которых пришлось на 1937, 1946 и 1957 годы, а впадины – на 1940, 1951 и 1958. С 1961 по 1979 год площадь годичного кольца дерева неуклонно снижалась, с 1980 по 1987 год увеличивалась, а затем опять снижалась. Периоды подъема и спада в динамике площади годичных колец деревьев в разных экотопах, как следует из всего изложенного, не совпадают между собой, и ряды их значений слабо коррелируют друг с другом (табл. 8). Наиболее схожи между собой ряды динамики показателя в экотопах № 2 и № 3. Дерево в экотопе № 4 существенно отличается по характеру роста от деревьев в остальных экотопах.

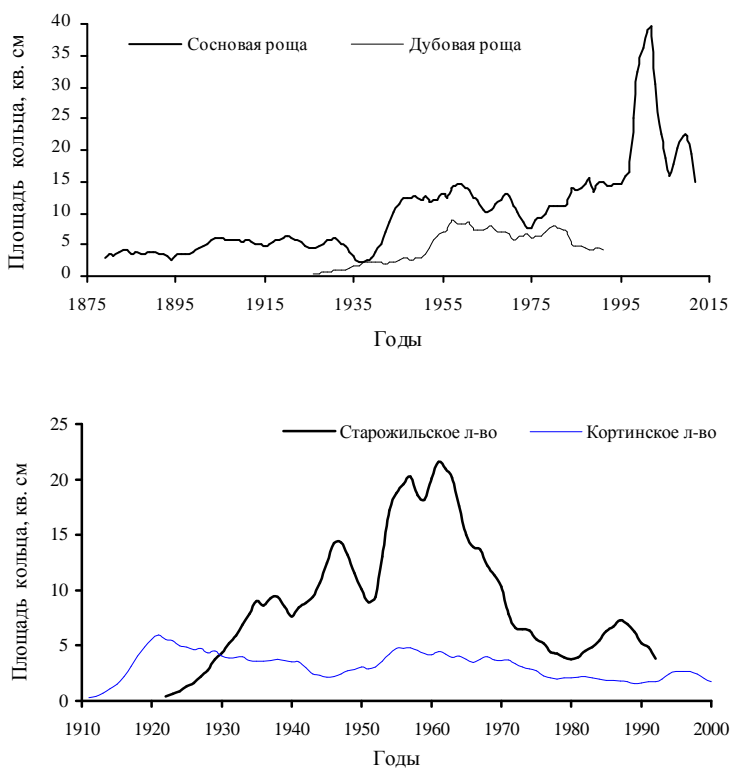


Рис. 21. Динамика усредненной по предшествующим пятилетиям площади годичного кольца у наиболее старых деревьев пихты

Таблица 8

Матрица коэффициентов корреляции между сглаженными рядами значений площади годовых колец наиболее старых деревьев пихты в разных экотопах

Экотоп	Значения коэффициента корреляции между экотопами			
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
1. Старожильское л-во	1,000			
2. Сосновая роща	0,453	1,000		
3. Дубовая роща	0,513	0,639	1,000	
4. Кортинское л-во	0,274	-0,298	-0,011	1,000

Располагая данными о динамике ширины годовых колец деревьев, можно, как было отмечено выше, установить закономерности изменения у них фитомассы хвои и корней. Расчеты показали, что в лесопарке «Сосновая роща» наиболее высокая напряженность в снабжении водой кроны деревьев отмечалась в 1933 – 1941 годах, а в лесопарке «Дубовая роща» – в 1985-1992 годах (рис. 22). В экотопе № 1 (Старожильское лесничество) до 1980 года происходило неуклонное увеличение значений отношения массы хвои к массе прироста корней, потом начался резкий спад, продолжавшийся до 1990 года, а затем вновь подъем. В экотопе № 4 (Кортинское лесничество) неуклонное увеличение значений пропорции продолжалось вплоть до 1990 года, сопровождаясь небольшими подъемами и спадами, а также естественными флуктуациями; потом начался резкий спад, продолжавшийся до 1996 года, а затем вновь подъем. Периоды подъема и спада в динамике показателя, как следует из приведенных данных, не совпадают между собой, что свидетельствует о разном их генезисе, связанном с протеканием биоценотических процессов.

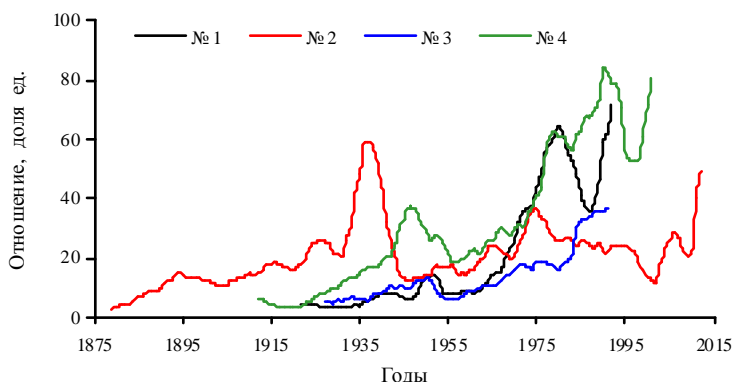


Рис. 22. Динамика усредненного по предшествующим пятилетиям отношения массы хвои к массе прироста корней у наиболее старых деревьев пихты в пойменных экотопах

Результаты проведенного исследования позволяют сделать следующие выводы.

1. Ценопопуляции пихты в пойменных экотопах довольно неоднородны по характеру роста деревьев, в результате чего происходит постоянная перегруппировка их рангового положения. Колебания прироста у разных групп деревьев происходят часто асинхронно, что указывает на наличие в биогеоценозах мощного механизма распределения потоков энергии и вещества.

2. Характер роста деревьев пихты в каждой ценопопуляции сугубо специфичен, что связано с особенностями генезиса древостоев, их породной и возрастной структуры, а также воздействием других факторов, которые в пойменных лесах весьма динамичны и изменяются стохастично. В динамике годичного прироста деревьев часто выделяются аperiodические длинноволновые колебания, обусловленные биоценоотическими процессами, связанными с распадом древостоя после сильных засух.

3. Основной вклад в общую дисперсию величины радиального прироста деревьев пихты вносят биогеоценоотические факторы, связанные с их ближайшим окружением и проявляющиеся в виде шумов. Вклад же погодных условий незначителен.

4. Наиболее благоприятные условия для роста деревьев пихты складываются в тех экотопах, где они появляются одновременно с другими породами и участвуют в сложении первого яруса древостоя. Под пологом же других пород, особенно сосны, рост пихты сильно замедляется в результате сильной конкуренции в ризосфере за элементы питания.

5. В одновозрастных насаждениях деревья пихты уступают по энергии роста другим хвойным породам, особенно сосне.

6. Снижение годичного прироста деревьев происходит в результате ухудшения снабжения их ассимиляционного аппарата водой и элементами питания.

7. Для выявления закономерностей роста деревьев и оценки их реакции на изменение условий среды обитания необходимо использовать комплекс показателей, а не ограничиваться анализом только ширины годичных колец.

8. Для дендрохронологического анализа лучше всего использовать наиболее старые деревья, которые прошли через горнило всех жизненных испытаний и сохранили в своих годичных кольцах большой объем информации о всех событиях, прошедших в биогеоценозе.

Библиографический список

1. Алексеев, В. А. Разработка теоретических основ исследования в лесоводстве / В.А. Алексеев // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов: материалы республ. науч-практ. конф. – Йошкар-Ола: МарПИ, 1989. – Кн. 1. – С. 12-13.
2. Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейнах озера Байкал / С.Г. Андреев, Е.А. Ваганов, М.М. Наурзбаев, А.К. Тулохонов // География и природные ресурсы. – 2001. – № 4. – С. 43-49.
3. Бенькова, А. В. Ширина годичного кольца как показатель гетерогенности естественных и искусственных лесных насаждений / А.В. Бенькова, В.В. Тарасова // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. – Красноярск, 2004. – С. 404-406.
4. Битвинкас, Т. Т. Дендроклиматические исследования / Т.Т. Битвинкас. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 172 с.
5. Битков, Л. М. Основы хронолесоводства / Л.М. Битков. – Калуга: Издательство научной литературы Н.Ф. Бочкаревой, 2007. – 116 с.
6. Битков, Л. М. Хронобиологическая концепция лесоводства по результатам исследований в ельниках / Л.М. Битков // Лесохозяйственная информация. – 2008. – № 5. – С. 23-36.
7. Бузыкин, А. И. Характеристика динамики радиального прироста древостоев / А.И. Бузыкин, И.С. Дашковская, Р.Г. Хлебопос // Лесоведение. – 1986. – № 6. – С. 31-38.
8. Ваганов, Е. А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 245 с.
9. Климатически обусловленная динамика радиального прироста кедра и пихты в горно-таежном поясе природного парка «Ергаки» / О.В. Герасимова, З.Ю. Жарников, А.А. Кнорре, В.С. Мыглан // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2010. – № 3. – С. 18-29.
10. Гортинский, Г. Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги / Г.Б. Гортинский // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. – Л.: Наука, 1969. – С. 33-49.
11. Гортинский, Г. Б. Многолетняя динамика прироста хвойных на европейском Севере / Г.Б. Гортинский, В.Н. Евдокимов, П.А. Феклистов, В.М. Барзут // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 131-134.
12. Демаков, Ю. П. Изреживание леса как циклический процесс / Ю.П. Демаков, И.А. Алексеев // Циклы природы и общества: материалы IV Междунар. конф. Ч. 1. – Ставрополь, 1996. – С. 344-345.
13. Демаков, Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. – 416 с.

14. Демаков, Ю. П. Возможности дендрохронологии в индикации и прогнозе течения природных и антропогенно обусловленных процессов / Ю.П. Демаков // Математические и физические методы в экологии и мониторинге природной среды. – М., 2001. – С. 257-263.
15. Демаков, Ю. П. Использование рядов радиального годичного прироста ствола для оценки условий среды и жизнеспособности деревьев / Ю.П. Демаков, И.А. Козлова, Е.А. Медведкова // Проблемы государственного мониторинга природной среды на территории Республики Марий Эл: материалы первой республиканской науч.-практ. конф., 25-26 июня 2002 г. – Йошкар-Ола, 2002. – С. 105-110.
16. Демаков, Ю. П. Особенности роста деревьев сосны и ели в смешанных естественных древостоях Ботанического сада МарГТУ / Ю.П. Демаков, Е.А. Медведкова // Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные аспекты: материалы междунар. конф. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2009. – С. 156-165.
17. Демитрова, И. П. Влияние гелиофизических, климатических и биологических факторов на радиальный прирост ели в условиях Среднего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.П. Демитрова. – Казань, 2000. – 22 с.
18. Дендроклиматический анализ роста основных лесообразователей в насаждениях сложной группы типов леса на территории Брянской области / В.П. Иванов, И.Н. Глазун, Д.И. Нартов, С.И. Марченко, Н.В. Акименков, Д.А. Шершаков // Международное сотрудничество в лесном секторе: баланс образования, науки и производства: материалы международной конференции. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2009. – С. 23-27.
19. 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: МарГТУ, 2008. – 240 с.
20. Кирдянов, А. В. Разделение климатического сигнала, содержащегося в изменчивости ширины и плотности годичных колец древесины / А.В. Кирдянов, Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 2006. – № 6. – С. 71-75.
21. Комин, Г. Е. Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов / Г.Е. Комин // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 3-11.
22. Комин, Г. Е. Колебания климата и производительность лесов / Г.Е. Комин // Леса Урала и хозяйство в них. – Свердловск, 1968. – Вып. 2. – С. 49-52.
23. Краснобаева, К. В. Динамика прироста по диаметру древостоев пихты сибирской в разных типах леса на юго-западной границе ареала и ее обусловленность климатическими факторами / К.В. Краснобаева // Дендроклиматохронология и радиоуглерод. – Каунас, 1972. – С. 55-61.
24. Краснобаева, К. В. Лесоводственные свойства пихтовых лесов на юго-западном пределе ареала пихты сибирской: автореф. дис.... канд. с.-х. наук / К.В. Краснобаева. – М.: ВНИИЛМ, 1977. – 22 с.
25. Кузьмичев, В. В. Внешние и внутренние факторы процесса прироста древесных растений / В.В. Кузьмичев // Мониторинг лесных экосистем. – Каунас, 1986. – С. 294-295.

26. Ловелиус, Н. В. Изменчивость прироста деревьев (дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий) / Н.В. Ловелиус. – Л.: Наука, 1979. – 230 с.
27. Магда, В. Н. Климатический отклик прироста деревьев в горных лесах Алтае-Саянского региона / В.Н. Магда, Е.А. Ваганов // Известия РАН. Сер. географ. – 2006. – № 5. – С. 92-100.
28. Малоквасов, Д. С. К методике дендроклиматического изучения колебаний радиального прироста в разновозрастных древостоях кедра корейского / Д.С. Малоквасов // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 39-43.
29. Мейен С. В. Нетривиальная биология (заметки о ...) / С.В. Мейен // Журнал общей биологии. – 1990. – Т.51, №1. – С. 4-14.
30. Мельников, Е. С. Пространственная характеристика колебаний прироста в смешанном двухъярусном древостое / Е.С. Мельников // Закономерности роста и производительности древостоев. – Каунас, 1985. – С. 109-111.
31. Розанов, М. И. Кривые роста деревьев как источник информации о некоторых гелиофизических и геофизических процессах / М.И. Розанов // Солнце, электричество, жизнь. – М.: МГУ, 1972. – С. 44-48.
32. Румянцев, Д. Е. Потенциал использования лесоводственной дендрохронологии / Д.Е. Румянцев. – М.: МГУЛ, 2010. – 109 с.
33. Румянцев, Д. Е. Потенциал использования дендрохронологической информации в лесной науке и практике: автореф. дис.... д-ра биол. наук / Д.Е. Румянцев. – М.: МГУЛ, 2011. – 36 с.
34. Сабиров, Р. Н. Дендроклиматический анализ радиального прироста лесобразующих хвойных видов Южного Приморья / Р.Н. Сабиров // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 102-108.
35. Тишин, Д. В. Влияние природно-климатических факторов на радиальный прирост основных видов деревьев Среднего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Д.В. Тишин. – Казань: КГУ, 2006. – 20 с.
36. Усольцев, В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии / В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – 762 с.
37. Феклистов, П. А. К вопросу о влиянии метеорологических факторов на годичный прирост древесины в северной тайге / П.А. Феклистов, В.Н. Евдокимов // Экология и защита леса: межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1981. – Вып. 6. – С. 12-16.
38. Шиятов, С. Г. Дендрохронология, ее принципы и методы / С.Г. Шиятов // Проблемы ботаники на Урале. – Свердловск: УФАН СССР, 1973. С. 53-81.
39. Шиятов, С. Г. Итоги дендрохронологических исследований в восточных районах страны за 1968-1982 гг. и перспективы их развития / С.Г. Шиятов, Г.Е. Комин // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 3-19.
40. Шиятов, С. Г. Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорьях Урала / С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 134-160.

41. Шиятов, С. Г. Дендрохронологический мониторинг южнотаежных лесов Среднего Урала / С.Г. Шиятов, В.М. Горячев // Проблемы заповедного дела: материалы науч. конф. – Екатеринбург, 1996. – С. 24-26.

42. Юкнис, Р. А. Выявление антропогенно обусловленных изменений продуктивности лесных насаждений на основе анализа временных рядов годичного прироста деревьев / Р.А. Юкнис, Д.А. Шипените, А.И. Жилявичус // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеониздат, 1985. – Т. 8. – С. 145-157.

REGULARITIES OF SIBERIAN FIR GROWTH IN FLOODPLAIN ECOTOPES

Yu.P. Demakov, A.V. Isaev

The findings in the search of the peculiarities of Siberian fir (*Abies sibirica* Ldb.) growth in floodplain ecotopes of the Malaya Kokshaga and the Bolshaya Kokshaga were reflected. It was shown that Siberian fir cenopopulation was uneven on the nature of growth of different trees, and holocoenotic factors determined radial growth of trees to a greater extent.

Keywords: *floodplain forest, Siberian fir (Abies sibirica), trees, growth, factors.*

УДК 582.632.2 (470.343)

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО ПО МАССЕ И ФОРМЕ ЕГО ЖЕЛУДЕЙ

А. В. Исаев, Ю. П. Демаков

Приведены данные по изменчивости массы и формы желудей дуба черешчатого в различных экотопах Республики Марий Эл. Сделан вывод о том, что оценке фенотипической структуры ценопопуляций дуба и отбор элитных деревьев в них для получения семенного материала лучше всего проводить не по форме желудей, а по их массе, которая тесно связана с величиной произведения длины плода на квадрат его диаметра.

Ключевые слова: дуб черешчатый, ценопопуляции, фенотипическая неоднородность, желуди, масса, форма.

Введение

Любая ценопопуляция деревьев, как известно, гетерогенна, что проявляется в ее фенотипической структуре, которая в разных биотопах и частях их ареала может из-за воздействия природных и антропогенных факторов значительно видоизменяться и существенно различаться между собой. Изучение этого вопроса является одной из приоритетных задач популяционной экологии. Особенно важно изучение фенотипической структуры ценопопуляций редких видов, нуждающихся в сохранении. В Республике Марий Эл таким видом является дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), занимающий в ее лесах менее 1 % площади.

К настоящему времени выделено несколько фенотипов дуба, различающихся между собой по срокам распускания и опадения листьев, форме коры, листьев и желудей [3]. Одними из важнейших фенотипических признаков дуба черешчатого являются размер и форма его желудей [1]. Эти признаки наиболее полно отражают генотип дерева и слабо изменяются под воздействием факторов среды, чего нельзя сказать о других фенотипических признаках.

Цель нашей работы – выявление закономерностей изменчивости параметров желудей дуба черешчатого и оценка фенотипической структуры его ценопопуляций в различных биотопах Республики Марий Эл.

Результаты исследований и их интерпретация

Материал для анализа собран в 2008 и 2010 годах, когда отмечалось обильное плодоношение дуба черешчатого [2], в различных биотопах заповедника «Большая Кокшага», лесопарке «Дубовая роща», расположенном в пойме реки Малая Кокшага, и в плакорной дубраве возле городской больницы. В 2008 году желуди собирали в биотопах, не

разделяя их по деревьям, а в 2010 году – индивидуально у каждого дерева (по 30 экз.) в разных частях заповедника. Желуди взвешивали на электронных весах с погрешностью $\pm 0,02$ г и измеряли штангенциркулем их длину и диаметр в наиболее широкой части с погрешностью $\pm 0,1$ мм. В общей сложности было измерено 3223 желудя. Математическую обработку материала провели на ПК с использованием стандартных методов математической статистики и пакетов прикладных программ.

Анализ исходного материала показал, что желуди, собранные на территории заповедника «Большая Кокшага», имеют более высокую массу, чем в других биотопах (табл. 1). Они также и более округлы (рис. 1), о чем свидетельствует их коэффициент формы. По величине же длины и диаметра, вариабельность которых гораздо ниже, они практически не различаются от желудей, собранных в окрестностях г. Йошкар-Олы. Ценопопуляция деревьев в лесопарке «Дубовая роща» существенно отличается от других по характеру распределения показателей на

Таблица 1

Параметры желудей дуба черешчатого в различных биотопах

Параметр желудя	Значения статистических показателей*						
	$M_x \pm m$	min	max	S_x	V	A	E
<i>Заповедник «Большая Кокшага», IIII № 1, 2008 год, N = 372</i>							
Длина L, мм	26,7 \pm 0,09	20,0	32,0	1,68	6,3	-0,199	0,635
Диаметр d, мм	15,2 \pm 0,07	10,5	18,9	1,32	8,7	-0,165	0,767
Отношение L / d	1,77 \pm 0,01	1,40	2,19	0,13	7,4	0,167	0,530
Масса, г	4,22 \pm 0,05	1,82	6,89	0,88	20,7	0,130	0,404
<i>Заповедник «Большая Кокшага», 2010 год, N = 2400</i>							
Длина L, мм	27,2 \pm 0,08	12,5	62,1	3,97	14,6	0,499	2,230
Диаметр d, мм	15,4 \pm 0,04	9,5	29,6	2,09	13,6	0,411	0,990
Отношение L / d	1,78 \pm 0,01	1,04	2,76	0,25	14,0	0,687	0,954
Масса, г	4,96 \pm 0,07	1,26	9,57	1,48	29,8	0,071	-0,333
<i>Лесопарк «Дубовая роща», 2008 год, N = 254</i>							
Длина L, мм	26,0 \pm 0,18	19,5	32,9	2,85	11,0	0,286	-0,563
Диаметр d, мм	14,5 \pm 0,15	9,5	20,0	2,31	16,0	-0,276	-0,529
Отношение L / d	1,86 \pm 0,03	1,33	2,94	0,46	24,6	0,942	-0,570
Масса, г	3,62 \pm 0,07	1,34	8,01	1,12	30,9	0,613	0,704
<i>Лесопарк за городской больницей, 2008 год, N = 197</i>							
Длина L, мм	26,8 \pm 0,16	19,7	34,0	2,31	8,6	-0,543	1,351
Диаметр d, мм	14,7 \pm 0,08	11,3	17,0	1,09	7,4	-0,187	-0,024
Отношение L / d	1,84 \pm 0,09	1,41	2,43	0,18	9,5	0,407	1,362
Масса, г	3,62 \pm 0,05	1,76	5,38	0,70	19,3	-0,017	-0,294

Примечание: M_x – среднее значение параметра; m_x – ошибка среднего; min, max – минимальное и максимальное значения показателя в выборке; S_x – среднее квадратическое отклонение; V – коэффициент вариации, %; A – коэффициент асимметрии, E – коэффициент эксцесса.



Рис. 1. Желуди, собранные в пойме р. Б. Кокшага (верхний ряд), в дубраве за городской больницей (средний ряд) и в лесопарке «Дубовая роща» (нижний ряд)

плоскости «масса желудя – отношение L/d »: облако рассеивания их значений более вытянуто и раздвоено (рис. 2), что свидетельствует о ее гетерогенности и присутствии в ней диаметрально противоположных фенотипов дуба.

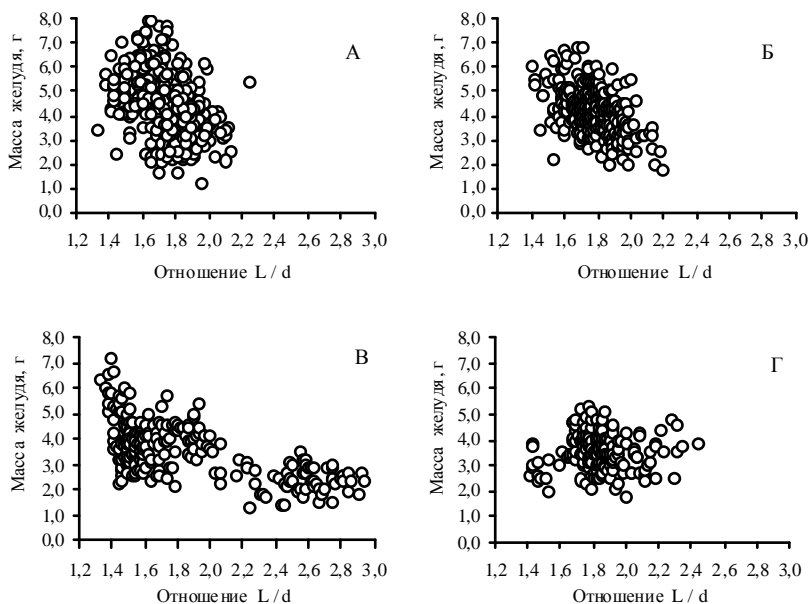


Рис. 2. Соотношение между массой и формой желудей дуба в различных биотопах: А – заповедник, 2008 год; Б – заповедник, 2010 год; В – Дубовая роща, 2008 год; Г – лесопарк за городской больницей, 2008 год

Существенно различаются по параметрам желудей не только биотопы, но и отдельные деревья в них (табл. 2), что свидетельствует о большой гетерогенности фенотипической структуры ценопопуляций дуба и возможности отбора элитных деревьев в них для получения семенного материала с целью сохранения ценного генофонда и создания высокопродуктивных насаждений. Доля таких деревьев в ценопопуляциях невелика и составляет всего около 5 % (рис. 3). При отборе деревьев следует ориентироваться главным образом на массу желудей, которая должна составлять, как показали исследования, не менее 7 г.

Таблица 2
Результаты дисперсионного анализа параметров желудей у различных деревьев дуба

Параметр желудя	Показатели достоверности различия между деревьями и структуры дисперсии		
	Фактическое значение критерия Фишера	Доля межпробной дисперсии, %	Доля внутрипробной дисперсии, %
Длина L	73,84	71,5	28,5
Диаметр d	65,36	69,0	31,0
Отношение L / d	68,14	69,9	30,1
Масса	61,62	68,2	31,8

Примечание: $F_{0,01} = 1,42$.

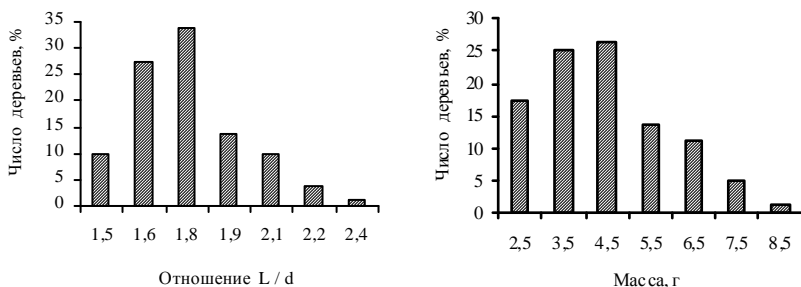


Рис. 3. Характер распределения деревьев дуба черешчатого в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» по коэффициенту формы (слева) и массе их желудей.

Расчеты показали, что масса желудей тесно связана с их шириной и длиной (рис. 4), что наилучшим образом описывает уравнение $M = 0,658 \cdot L \cdot d^2$, объясняющее 95 % дисперсии показателя в обобщенной выборке. Связь же между шириной и длиной желудей практически отсутствует ($r = 0,038$). Использование этой зависимости на практике позволяет быстро и точно оценивать массу желудей по их размерам, что упрощает отбор элитных деревьев.

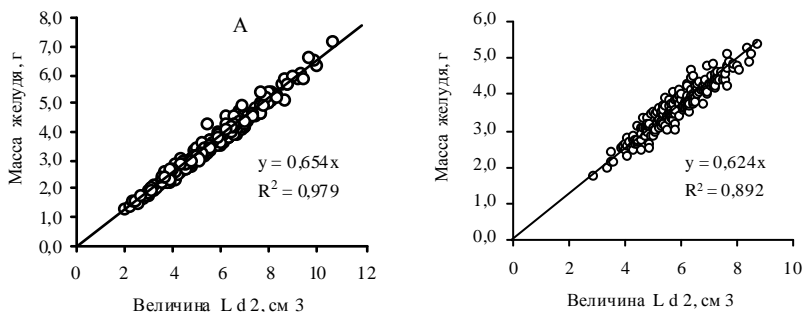


Рис. 4. Соотношение между массой желудей дуба в различных биотопах и величиной L:d2: А – Дубовая роща, 2008 год; Б – лесопарк за городской больницей, 2008 год

Выводы

Исследования показали, что природные ценопопуляции дуба черешчатого в Республике Марий Эл довольно гетерогенны по морфометрическим показателям желудей. Оценка фенотипической структуры ценопопуляций дуба и отбор элитных деревьев для получения семенного материала лучше всего проводить по массе желудей или величине $L \cdot d^2$, так как эти показатели являются наиболее высокоинформативными, отражая индивидуальные особенности особей.

Библиографический список

1. Данилов, М.Д. Формовое разнообразие дуба черешчатого в условиях северо-восточной части его ареала и вопросы организации лесосеменного дела / М.Д. Данилов. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1969. – 119 с.
2. Демаков, Ю.П. Динамика урожайности желудей дуба / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 5. – Йошкар-Ола. 2011. – С. 144-158.
3. Коновалов, Н.А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства / Н.А. Коновалов, Е.А. Пугач. – М.: Лесная промышленность, 1968. – 168 с.

PHENOTYPIC STRUCTURE OF ENGLISH OAK CENOPOPULATION BY WEIGHT AND SHAPE OF ACORNS

A.V. Isaev, Yu.P. Demakov

The data on the variability of weight and shape of English oak acorns in various ecotopes of the Republic of Mari El were given. It was concluded that it was better to assess the phenotypic structure of English oak cenopopulation and select the plus trees to obtain seed material by the weight of acorns, not the shape. The weight of acorns is closely related to the multiplication of acorn length and the square of its diameter, i.e. volume.

Keywords: *English oak (Quercus robur), cenopopulation, phenotypic heterogeneity, acorns, weight, shape.*

УДК 581.524 (470.343)

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОЛОДЫХ ПЕСЧАНЫХ НАНОСОВ ПОЙМЕННОГО УЧАСТКА МЕАНДРА В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ БОЛЬШАЯ КОКШАГА

Г. А. Богданов, Л. Г. Богданова

Приведены данные о структуре растительных сообществ, сформировавшихся на песчаных наносах в пойме реки Большая Кокшага на одном из ее многочисленных меандров. Показано, что структура фитоценозов, в которые часто входят редкие для Марий Эл виды, закономерно изменяется по мере удаления от русла реки к центральной части поймы.

Ключевые слова: *поймы рек, аллювиальные отложения, растительность, структура.*

Введение

Поймы рек представляют собой уникальное природное образование, вызванное эрозионно-аккумулятивной деятельностью потоков воды. Наиболее молодыми участками пойм являются меандры (излучины), где происходят очень динамичные изменения биогеоценозов, которые необходимо всесторонне изучать для выявления закономерностей протекающих здесь процессов [1].

Материалы и методы исследования

Материалы собраны в августе-сентябре 2010 года при обследовании молодых участков поймы реки Б. Кокшага в окрестностях п. Старожильск. На одном из них, расположенном в кв. 32 Старожильского лесничества в левобережье реки, вдоль трансекты, идущей от уреза воды к центральной части поймы, было заложено пять пробных площадей размером 5×5 м и 10×10 м (размер выбирали в зависимости от рельефа местности и однородности фитоценозов), на которых исследовали видовой состав растений и мохообразных. Часть видов идентифицировали на месте визуально, а незнакомые виды – в лаборатории с использованием микроскопа МБС-10 и определителя П.Ф. Маевского [2]. Названия семейств, родов и видов растений указывали по сводке С.К. Черепанова [4]. Выделение эколого-ценотических групп и исторических свит растений проводили по монографии О.В. Смирновой с соавторами [3].

Результаты исследования и их интерпретация

На заложенных нами пробных площадях обнаружено 55 видов высших сосудистых растений (табл. 1), относящихся к 22 семействам и 42 родам. Ведущее место по количеству видов занимают семейства слож-

ноцветных (9 видов) и злаковых (7 видов), что в общем-то характерно для основных луговых сообществ Республики Марий Эл. Наличие семейства ивовые, представленного четырьмя видами, свидетельствует о начальных этапах смены луговых сообществ ивняками, а затем пойменным лесом. Этот процесс более заметен на высоких участках поймы. Тремя видами представлены семейства гвоздичных, розоцветных и маревых. Представители первых двух семейств тоже являются типичными луговыми растениями, а маревые – сорными, которые оказались, скорее всего, занесенными с верховьев реки. Остальные семейства представлены одним-двумя видами.

Таблица 1

Список высших сосудистых растений меандрируемого участка р. Большая Кокшага

Семейство	Латинское название вида	Русское название вида
Ариáceae	<i>Heracleum sibiricum</i> L.	Борщевик сибирский
Зонтичные	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	Бедренец камнеломка
Asteraceae Сложноцветные	<i>Artemisia vulgaris</i> L.	Полынь обыкновенная
	<i>Bidens tripartita</i> L.	Черда трехраздельная
	<i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz	Сушеница топяная
	<i>Galatella rossica</i> Novopokr.	Солонечник русский
	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	Ястребинка зонтичная
	<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Rchb.	Белокопытник ложный
	<i>Piarnica cartilaginea</i> (Ledeb. Ex Rchb.) Ledeb.	Чихотник хрящеватый
	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	Пижда обыкновенная
Boraginaceae Бурачниковые	<i>Tussilago farfara</i> L.	Мать-и-мачеха
	<i>Myosotis caespitosa</i> C. F. Schultz	Незабудка дернистая
Caryophyllaceae Гвоздичные	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	Незабудка болотная
	<i>Psammophiliella muralis</i> (L.) Ikonn.	Песколюбочка постенная
	<i>Sagina procumbens</i> L.	Мшанка лежачая
Chenopodiaceae Маревые	<i>Silene tatarica</i> (L.) Pers.	Смолевка татарская
	<i>Chenopodium album</i> L.	Марь белая
	<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	Марь многосемянная
Cyperaceae Осоковые	<i>Chenopodium rubrum</i> L.	Марь красная
	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	Камыш лесной
Fabaceae Бобовые	<i>Carex acuta</i> L.	Осока острая
	<i>Equisetum palustre</i> L.	Хвощ болотный
Juncaceae Ситниковые	<i>Vicia cracca</i> L.	Горошек мышиный
	<i>Vicia sepium</i> L.	Горошек заборный
Lamiaceae Губоцветные	<i>Juncus bufonius</i> L.	Ситник жабий
	<i>Juncus compressus</i> Jacq.	Ситник сплюснутый
Plantaginaceae Подорожниковые	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	Ситник скученный
	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Будра плющевидная
Poaceae Злаковые	<i>Mentha arvensis</i> L.	Мята полевая
	<i>Plantago major</i> L.	Подорожник большой
	<i>Agrostis canina</i> L.	Полевица собачья
	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	Полевица гигантская
	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Полевица побегоносная

Окончание таблицы 1

Семейство	Латинское название вида	Русское название вида
Роасеае Злаковые	<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub <i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth <i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	Кострец безостый Вейник сероватый Вейник наземный Леерсия рисовидная
Polygonaceae Гречишные	<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach <i>Rumex acetosa</i> L.	Горец перечный Щавель кислый
Primulaceae Первоцветные	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Вербейник обыкновенный
Rhamnaceae Крушинные	<i>Frangula alnus</i> Miller	Крушина ольховидная
Rosaceae Розоцветные	<i>Padus avium</i> Mill. <i>Rosa majalis</i> Herrm. <i>Rubus caesius</i> L.	Черемуха обыкновенная Шиповник майский Ежевика сизая
Rubiaceae Мареновые	<i>Galium mollugo</i> L. <i>Galium rubioides</i> L.	Подмаренник мягкий Подмаренник мареновид- ный
Salicaceae Ивовые	<i>Salix acutifolia</i> Willd. <i>Salix triandra</i> L. <i>Salix caprea</i> L. <i>Salix viminalis</i> L.	Ива остролистная Ива трехтычинковая Ива козья Ива корзиночная
Scrophulariaceae Норичниковые	<i>Veronica longifolia</i> L. <i>Linaria vulgaris</i> Mill.	Вероника длиннолистная Льнянка обыкновенная
Sparganiaceae Ежеголовниковые	<i>Sparganium emersum</i> Rehmann	Ежеголовник всплывающий
Urticaceae Крапивные	<i>Urtica dioica</i> L.	Крапива двудомная
Crassulaceae Толстянковые	<i>Hylotelephium triphyllum</i> (Haw.) Holub	Очитник трехлистный

Видовое богатство растительности и ее состав закономерно изменяются по мере удаления от русла реки. Наиболее близко расположен к кромке воды *аллювиально-разнотравный луг* шириной всего 2-4 метра, который покрыт постоянно увлажненным наилком. Здесь развиваются временные растительные сообщества, исчезающие после весеннего или осеннего половодья. В их состав входит 29 видов, а видовая плотность составляет 9,2 вида на 1 м². Среднее проективное покрытие сосудистыми растениями равно 56 %, в том числе проростками и молодыми экземплярами ив (остролистной, козьей, трехтычинковой, корзиночной) высотой 0,3-0,4 м, которые всегда присутствуют здесь, – 40 %. Наибольшую встречаемость имеют белокопытник ложный, сушеница топяная, подорожник большой и ситник жабий. Только здесь в пределах всей трансекты произрастают горец перечный, ежеголовник всплывающий, леерсия рисовидная, ситник жабий, ситник скученный, ситник

сплюснутый, хвощ болотный, череда трехраздельная и др. Покрытие мохообразными, среди которых наиболее часто встречаются маршанция многообразная, блязия крошечная, бриум Нолтона и серебристый, составляет около 18 %. Здесь обнаружен редкий вид мха, занесенный в Красную книгу Республики Марий Эл, – фискомитриум шаровидный, а также новый для республики вид – поляя выводковая.

Далее расположен *белокопытниковый луг*, занимающий полосу шириной от 2 м по краям меандра и до 10 метров в его середине. В состав этого растительного сообщества входит 19 видов, а видовая плотность его составляет 4,8 вида на 1 м². Среднее проективное покрытие растительностью равно 60 %, в том числе молодыми экземплярами ив – всего 1 %, а мохообразными – 4 %. Основная доля покрытия приходится на белокопытник ложный (46 %) и сушеницу топяную (3,9 %). Только здесь в пределах всей трансекты произрастают горошек заборный, льнянка обыкновенная и осока острая. Видовой состав мохообразных мал, и среди них отсутствуют печеночники.

В третьей зоне трансекты расположен *кострецовый луг*, который занимает полосу шириной от 1,5 м по краям меандра до 6 м в его середине. В состав этого сообщества входит всего 5 видов, а его видовая насыщенность составляет 3,4 вида на 1 м². Доминантом сообщества является кострец безостый (88,4 %). Появляется чихотник хрящеватый, изредка встречаются вероника длиннолистная, пижма обыкновенная и ива трехтычинковая. Моховой покров отсутствует.

В кострецовый луг на уровне середины излучины реки большим пятном диаметром 8 м вклинивается четвертое сообщество – *вейниковый луг*, сложенный всего шестью видами, плотность которых составляет 4 вида на 1 м². Доминантом сообщества является вейник наземный, имеющий проективное покрытие 84 %. Довольно часто встречается здесь смолка татарская. Встречаемость от 40 до 60 % у полыни черной, белокопытника ложного, чихотника хрящеватого, пижмы обыкновенной. Кустарники отсутствуют, а моховой покров очень редкий.

Далее расположен *ивняк кострецовый*, который граничит с *черемушником ежевичным* в центральной части поймы. Травяной покров очень густой, покрывающий 90 % площади поверхности почвы. Доминирует в нем кострец безостый, довольно часто встречаются пижма обыкновенная, солонечник русский и очитник трехлистный, который является кормовым растением для гусениц *парусника апполона*, занесенного в Красную книгу Республики Марий Эл. Кустарниковый ярус В1 имеет проективное покрытие 25 % и состоит из ивы остролистной, ивы корзиночной и черемухи обыкновенной высотой от 4 до 7 м. Кус-

тарничковый ярус, состоящий из крушины ломкой, шиповника майского, ежевики сизой, ивы трехтычинковой высотой от 0,5 до 2 м, имеет проективное покрытие 5 %. В состав сообщества входит 25 видов растений.

В составе растительных сообществ обследованного нами участка поймы преобладают мезофиты (35 видов). Второе место по представительности занимают гигрофиты (15 видов). Мезогигрофиты и гигромезофиты представлены соответственно одним и четырьмя видами (табл. 2).

Таблица 2.

Состав экологических групп растений на меандрируемом участке поймы

Экологическая группа	Количество видов на пробных площадях, %					
	ПП-1	ПП-2	ПП-3	ПП-4	ПП-5	В целом
Мезофиты	44,4	73,3	80,0	66,7	78,6	63,6
Гигрофиты	51,9	26,7	0,0	16,7	7,1	27,3
Гигромезофиты	3,7	0,0	20,0	16,7	10,7	7,3
Мезогигрофиты	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	1,8
В целом	100	100	100	100	100	100

Растения сообществ принадлежат к девяти историческим свитам. Подавляющее большинство видов относится к травянисто-болотной свите (табл. 3). Открытые незадернелые песчаные участки меандра способствуют также развитию представителей аллювиально-травянистой, луговой, березняковой и бореально-ивняковой свит. Наиболее разнообразен спектр исторических свит на молодых участках меандра в прибрежной зоне на *аллювиально-разнотравном* и *белокопытниковом* *лугах*, а также на участке зрелой поймы в *ивняке кострецовом*.

Таблица 3

Состав исторических свит растений на меандрируемом участке поймы

Историческая свита	Количество видов на пробных площадях, %					
	ПП-1	ПП-2	ПП-3	ПП-4	ПП-5	В целом
Травянисто-болотная	50,0	35,7	0,0	0,0	10,7	29,6
Луговая	10,7	7,1	40,0	16,7	21,4	14,8
Аллювиально-травянистая	17,9	14,3	20,0	50,0	7,1	14,8
Березняковая	0,0	14,3	0,0	0,0	17,9	13,0
Бореально-ивняковая	17,9	14,3	40,0	0,0	21,4	13,0
Боровая	3,6	14,3	0,0	33,3	7,1	7,4
Неморальная	0,0	0,0	0,0	0,0	7,1	3,7
Ольшаниковая	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	1,9
Таежная	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	1,9
В целом	100	100	100	100	100	100

По жизненным формам в составе всех растительных сообществ в пределах трансекты преобладают многолетние травы, особенно длиннокорневищные, стержнекорневые и короткокорневищные (табл. 4), которые хорошо закрепляются на субстрате и во время весеннего половодья противостоят напору воды. Однолетние травы больше всего встречаются на *аллювиально-разнотравном* и *белокопытниковом* лугах, а геосильные кустарники – в *ивняке кострецовом*. В этих же биотопах отмечается наибольшее разнообразие жизненных форм растений. На *вейниковом* и *вострецовом* лугах однолетники отсутствуют.

Таблица 4

Состав жизненных форм растений на меандрируемом участке поймы

Жизненная форма	Количество видов на пробных площадях, %					
	ПП-1	ПП-2	ПП-3	ПП-4	ПП-5	В целом
Деревья	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	1,8
Кустарники	14,3	13,3	20,0	0,0	21,4	12,7
Однолетники	25,0	20,0	0,0	0,0	3,6	12,7
Многолетние травы						
Длиннокорневищные	21,4	20,0	40,0	33,3	28,6	29,1
Кистекорневые	3,6	0,0	0,0	0,0	3,6	3,6
Корнеотпрысковые	0,0	6,7	0,0	0,0	10,7	1,8
Короткокорневые	17,9	20,0	40,0	50,0	0,0	10,9
Наземностолонные	3,6	6,7	0,0	0,0	0,0	1,8
Плотнокустовые	7,1	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6
Ползучие	3,6	0,0	0,0	0,0	3,6	3,6
Рыхлокустовые	3,6	0,0	0,0	0,0	3,6	3,6
Стержнекорневые	0,0	13,3	0,0	16,7	17,9	12,7
Суккуленты	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	1,8
В целом	100	100	100	100	100	100

Мохообразные, встреченные в составе только трех из пяти изученных сообществ на меандрируемом участке поймы, представлены 15 видами, из которых три вида являются печеночниками (блазия маленькая, маршанция многообразная, риччия пещеристая). Наибольшее количество видов (13) обнаружено в прибрежной зоне на *аллювиально-разнотравном* лугу, где их плотность составляет 6,8 вида на 1 м², а среднее проективное покрытие – 18,2 %. Высокую встречаемость (80 %) имеют маршанция многообразная, лептобриум грушевидный, фискомитриум широкоустьевой, фискомитрелла отклоненная. Несколько ниже встречаемость (60 %) у бриума Нолтона, бриума серебристого, мниобриума Валенберга. Редко встречаются каллиергон сердцевиднолистный, лептодикциум береговой (оба – болотные виды) и поляя выводковая. На *белокопытниковом* лугу обнаружено шесть видов мохообразных.

Их среднее проективное покрытие составляет 4 %, а плотность – 2,8 вида на 1 м². Наибольшую встречаемость и проективное покрытие имеет бриум Нолтона. Самое меньшее количество мхов (3 вида) обнаружено на *вейниковом лугу*. Среднее проективное покрытие составляет здесь всего 1,4 %. Высокую встречаемость имеют бриум дернистый и поляя поникшая. Хотя видовой состав мохообразных на обследованном участке небогатый, однако среди них обнаружены два новых для республики вида (поляя выводковая и фискомитриум широкоустьевой), один – фискомитрелла отклоненная – является редким видом и занесена в Красную книгу.

Выводы

Меандрируемые участки поймы являются местом распространения уникальных закономерно сменяющих друг друга растительных сообществ, в составе которых встречаются редкие для республики виды.

Библиографический список

1. 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: МарГТУ, 2008. – 240 с.
2. Флора средней полосы европейской части России / П.Ф. Маевский – 10-е изд. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 600 с.
3. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина и др. – М.: Научный мир, 2000. – 196 с.
4. Черепанов, С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.

VEGETATION ON YOUNG SAND DEPOSITS IN THE BOTTOMLAND AREA OF A MEANDER IN THE MIDDLE REACH OF THE BOLSHAYA KOKSHAGA

G. A. Bogdanov, L. G. Bogdanova

The data on the structure of plant communities, formed on the sand deposits in the floodplain of the Bolshaya Kokshaga river on one of its meanders are given. It was shown that the structure of plant communities (rare for the Republic of Mari El species are often included), naturally changes on the way to the central part of the floodplain.

Keywords: *floodplain, alluvial deposits, vegetation, structure.*

УДК 581.524 (470.343)

СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ХОДЕ ЗАРАСТАНИЯ ЛЕСОМ ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЕЛЬ

М. В. Бекмансуров, Г. А. Богданов, А. Ю. Еруханова

Приведены данные по изменению видового состава, биоморфологической и эколого-ценотической структуры растительных сообществ на заброшенных в пределах территории заповедника «Большая Кокшага» землях сельскохозяйственного использования. Показано, что сукцессионные процессы на них сопровождаются увеличением проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса и снижением видового богатства и видовой насыщенности фитоценозов, что связано с вытеснением луговых видов лесными и сокращением числа рудеральных растений..

Ключевые слова: *заброшенные сельскохозяйственные земли, фитоценозы, структура, сукцессии.*

Введение

Познание закономерностей структурной организации и динамики фитоценозов, представляющих собой сложные системы, способные к саморегуляции, необходимо для разработки мероприятий, направленных на охрану и рациональное использование природных ресурсов. При создании заповедников и коренном изменении формы хозяйствования в природных комплексах запускаются естественные механизмы их регуляции, в процессе которых происходит существенная трансформация многих биотопов [4]. В лесной зоне луга и заброшенные пашни часто зарастают древесной растительностью.

Цель исследования заключается в изучении динамики структуры растительного покрова на заброшенных сельскохозяйственных землях, расположенных на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага».

Материалы и методы исследования

Объектами исследования являлись четыре пробные площади, заложенные в 2006 году в окрестностях деревни Шаптунга и в урочище Шаптунгский Конопляник в пределах территории заповедника «Большая Кокшага» на месте бывших сельскохозяйственных угодий. В 2014 году на каждой пробной площади проведено повторное геоботаническое описание, в ходе которого на 20 учетных площадках размером 1×1 м отмечали проективное покрытие каждого яруса растительности и

обилие растений, на основе которых оценивали видовое богатство растительных сообществ, их видовую насыщенность (среднее число видов на учетной площадке) и индекс β -разнообразия Уиттекера [2]. Для сравнения флористического состава исследованных сообществ использовали коэффициент сходства Сьеренсена. Эколого-ценотические группы и исторические свиты растений выделяли по монографии О.В. Смирновой и др. [3]. Обработку цифрового материала проводили на ПК с использованием специализированной программы Ecoscale_Win [1].

Результаты исследования и их интерпретация

Исследования показали, что в состав фитоценозов на пробных площадях в 2006 году входило 117 видов высших сосудистых растений, относящихся к 89 родам и 36 семействам. Наибольшим количеством видов представлены семейства Asteraceae, Poaceae и Rosaceae (по 10 видов). В семейство Lamiaceae входит семь видов, в семействах Fabaceae и Caryophyllaceae – по шесть видов, Scrophulariaceae – четыре вида. В восьми семействах имеется всего по два вида, а в остальных 19 – по одному виду. Сообщество на залежи в урочище Шаптунгский Конопляник отличается меньшим числом представителей семейства Rosaceae, в то же время здесь существенно выше участие видов семейства Lamiaceae, среди которых доминируют сорняки, которые пока еще не вытеснены луговыми видами. К 2014 году произошло снижение таксономического разнообразия: было выявлено уже 89 видов, относящихся к 76 родам и 34 семействам (табл. 1). Исчезли представители девяти семейств: Brassicaceae (4 вида), Chenopodiaceae (2 вида), Amaranthaceae, Apiaceae, Crassulaceae, Fagaceae и Malvaceae (по одному виду), существенно сократилось число видов доминирующего семейства Asteraceae, что обусловлено их светолюбием, но появились семейства Aceraceae, Liliaceae, Lithraceae, Polemoniaceae, Tiliaceae, Umbelliferae и Valerianaceae, каждое из которых представлено лишь одним видом. Число представителей 17 семейств осталось прежним (рис. 1).

Таблица 1

Видовой состав фитоценозов на пробных площадях

№ п/п	Название вида	Обилие вида на пробных площадях в разные годы							
		ПП 1		ПП 2		ПП 3		ПП 4	
		2006	2014	2006	2014	2006	2014	2006	2014
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	<i>Acer platanoides</i> L.		r						
2	<i>Achillea millefolium</i> L.	+		2		2		r	
3	<i>Agrostis canina</i> L.			r		+			
4	<i>Agrostis gigantea</i> Roth			+			1		+
5	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	+	+	1	2	2	2		

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
6	<i>Ajuga reptans</i> L.	r							
7	<i>Alchemilla acutiloba</i> Opiz	r		+	r		r		
8	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.							+	
9	<i>Amoria hybrida</i> L.	r		r			r	r	
10	<i>Amoria repens</i> L.	r		+		r			
11	<i>Androsace filiformis</i> Retz.							+	
12	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	+		1	r	+	+		
13	<i>Anthriscus sylvestris</i> L.								+
14	<i>Arctium tomentosum</i> Mill.							r	
15	<i>Artemisia absinthium</i> L.							r	
16	<i>Artemisia vulgaris</i> L.							2	2
17	<i>Atriplex patula</i> L.							3	
18	<i>Barbarea stricta</i> Andr.			r					
19	<i>Betula pendula</i> Roth	4	5	2	3	1	1		1
20	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	1		2	r		+		
21	<i>Campanula patula</i> L.	r	r	+		+	r		
22	<i>Capsella bursa-pastoris</i> L.							r	
23	<i>Carex lachenalii</i> Schkuhr	r	1	1	+	+	+		
24	<i>Carex pallescens</i> L.	r				1			
25	<i>Carex vulpina</i> L.								+
26	<i>Cerastium holosteoides</i> Fr.			r	r	1			
27	<i>Chamaenerion angustifolium</i> L.						r	r	+
28	<i>Chenopodium album</i> L.								
29	<i>Chenopodium polyspermum</i> L.							r	
30	<i>Cirsium arvense</i> L.							1	+
31	<i>Cirsium vulgare</i> (Sovi) Ten.								
32	<i>Coccyanthe flos-cuculi</i> L..						+		
33	<i>Convallaria majalis</i> L.				+				
34	<i>Convolvulus arvensis</i> L.							2	1
35	<i>Conyza canadensis</i> L.							1	
36	<i>Dactylis glomerata</i> L.	1	2	2	2	2	2	+	1
37	<i>Deschampsia cespitosa</i> L.						+		
38	<i>Dianthus deltoides</i> L.								+
39	<i>Echinochloa crusgalli</i> L.							+	
40	<i>Elatine hydropiper</i> L.	+							
41	<i>Elytrigia repens</i> L.			+		+			2
43	<i>Epilobium ciliatum</i> Rafin.	r		+				+	
44	<i>Epilobium montanum</i> L.		r				r		
45	<i>Equisetum arvense</i> L.	r		+		+			
46	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.				r		+		
47	<i>Erigeron acris</i> L.						+		
48	<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.							1	
49	<i>Fallopia convolvulus</i> L.							+	r
50	<i>Fallopia dumetorum</i> L.							+	
51	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	+		2	+		r		+
52	<i>Filaginella uliginosa</i> L.						+	+	
53	<i>Filipendula ulmaria</i> L.								1
54	<i>Fragaria vesca</i> L.	1	2		+		2		
55	<i>Frangula alnus</i> Mill.	r	1		+		r		
56	<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.							+	

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
57	<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.				r		+		1
58	<i>Galium mollugo</i> L.	r	r		r		2		+
59	<i>Geum rivale</i> L.	+		+					
60	<i>Geum urbanum</i> L.		1		1		1	r	
61	<i>Glechoma hederacea</i> L.							+	1
62	<i>Heracleum sibiricum</i> L.							r	
63	<i>Hieracium caespitosum</i> Dumort.	+		r	r	1	+		
64	<i>Hylotelephium triphyllum</i> Haw.							r	
65	<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	+		1	r	+	+	+	1
66	<i>Hypericum perforatum</i> L.			r		+	+		+
67	<i>Juncus bufonius</i> L.	r		+		+		+	
68	<i>Juncus filiformis</i> L.					+			
69	<i>Lappula squarrosa</i> Retz.							+	
70	<i>Leontodon autumnalis</i> L.			r					
71	<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.								+
72	<i>Lepidothea suaveolens</i> Pursh.							r	
73	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	+		r		r			
74	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.							r	+
75	<i>Luzula luzuloides</i> Lam.						r		
76	<i>Luzula multiflora</i> Ehrh.					r			
77	<i>Luzula pallescens</i> Wahl.			r					
78	<i>Luzula pilosa</i> L.	r							
79	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	+	r	+		+		+	
80	<i>Lythrum virgatum</i> L.								r
81	<i>Malus baccata</i> L.		r						
82	<i>Malus domestica</i> Borkh.						r		
83	<i>Malva pusilla</i> Smith							r	
84	<i>Melandrium album</i> Mill.							+	
85	<i>Mentha arvensis</i> L.								r
86	<i>Mentha longifolia</i> L.								+
87	<i>Moehringia trinervia</i> L.		r						
88	<i>Myosotis arvensis</i> L.					r		r	
89	<i>Myosotis micrantha</i> Pall. ex Lehm.						r		r
90	<i>Myosotis sparsiflora</i> Pohl							r	
91	<i>Myosoton aquaticum</i> L.							+	
92	<i>Omalothea sylvatica</i> L.					+		r	
93	<i>Phleum pratense</i> L.	+		1		1	1		1
94	<i>Picea X fennica</i> Regel.	+	1	r	+	+	+		
95	<i>Picris hieracioides</i> L.						1		
96	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	+	1	1	3	3		
97	<i>Plantago lanceolata</i> L.	r		1	+	1			
98	<i>Plantago major</i> L.	r		+				+	
99	<i>Plantago media</i> L.			r					
100	<i>Platanthera bifolia</i> L..			r	r				
101	<i>Poa nemoralis</i> L.		1		2				
102	<i>Poa pratensis</i> L.							r	
103	<i>Poa trivialis</i> L.								1
104	<i>Polemonium coeruleum</i> L.								r
105	<i>Polygonum aviculare</i> L.							1	
106	<i>Populus tremula</i> L.	+		+	+	r			

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
107	<i>Potentilla anserina</i> L.							r	
108	<i>Potentilla argentea</i> L.	+		+		+			
109	<i>Potentilla intermedia</i> L.	+	r	r		+	+		
110	<i>Potentilla norvegica</i> L.							+	
111	<i>Prunella vulgaris</i> L.	1	+	2	1	1	+		
112	<i>Parmica vulgaris</i> Hill.		r		r		2		
113	<i>Quercus robur</i> L.		r				r	r	
114	<i>Ranunculus acris</i> L.	+		1		+	1		
115	<i>Ranunculus auricomus</i> L.		r		+				
116	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.					r			
117	<i>Rorippa palustris</i> L.							+	
118	<i>Rubus idaeus</i> L.	+	3				1		
119	<i>Rubus saxatilis</i> L.		r						
120	<i>Rumex acetosa</i> L.			r			r		
121	<i>Rumex acetosella</i> L.	r		r		1		r	
122	<i>Sagina procumbens</i> L.			+		r		r	
123	<i>Salix caprea</i> L.	2	+	1	+		r		
124	<i>Salix cinerea</i> L.		+		+				
125	<i>Scutellaria galericulata</i> L.	r							
126	<i>Setaria viridis</i> L.							+	
127	<i>Solidago virgaurea</i> L.	+	+		+	+	r		
128	<i>Sonchus arvensis</i> L.							+	
129	<i>Sorbus aucuparia</i> L.		+		+	r	r		
130	<i>Stachys palustris</i> L.	r	r	+	r	r			r
131	<i>Stachys sylvatica</i> L.							1	
132	<i>Stellaria alsine</i> Grimm								
133	<i>Stellaria graminea</i> L.	r		+		+	r		
134	<i>Stellaria media</i> L.							2	
135	<i>Stellaria nemorum</i> L.							r	
136	<i>Steris viscaria</i> L.						+		r
137	<i>Tanacetum vulgare</i> L.							+	2
138	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	r	+	+	r	r			
139	<i>Tilia cordata</i> Mill.				+				
140	<i>Trifolium pratense</i> L.				r		r		
141	<i>Ulmus laevis</i> Pall.							r	
142	<i>Urtica dioica</i> L.							+	3
143	<i>Valeriana officinalis</i> L.		r						
144	<i>Verbascum thapsus</i> L.							+	
145	<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.							r	
146	<i>Veronica arvensis</i> L.							r	
147	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+	+	1	1	1	2	r	+
148	<i>Veronica longifolia</i> L.							r	1
149	<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	r		+	r	r			
150	<i>Viburnum opulus</i> L.			1	+				
151	<i>Vicia cracca</i> L.						r		
152	<i>Vicia sepium</i> L.	r	r						
153	<i>Vicia tenuifolia</i> Roth	r							
154	<i>Vicia tetrasperma</i> L.				r				
155	<i>Viola arvensis</i> Murray			r					

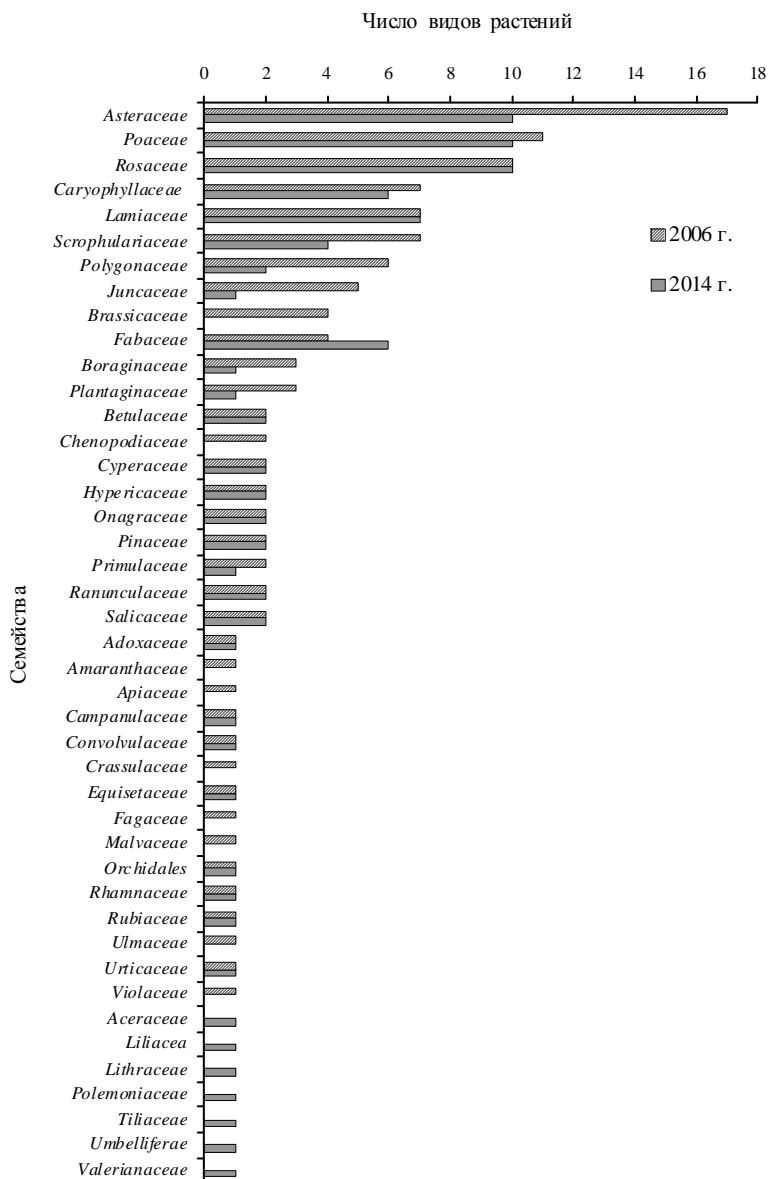


Рис. 1. Изменение спектра семейств растений в фитоценозах залежей

Видовой состав сообществ на каждой из пробных площадей сугубо специфичен. В 2006 году значение коэффициента сходства по Сьеренсену между ПП-1 и ПП-2 составило 74 %, ПП-1 и ПП-3 – 73 %, ПП-2 и ПП-3 – 68 %. В 2014 году степень сходства существенно снизилась и составила соответственно 58, 52 и 57 %.

В составе луговых сообществ произрастают виды, относящиеся к 12 эколого-ценотическим группам (ЭЦГ), среди которых преобладает группа видов свежих лугов (табл. 2). Наиболее редкими в исследованных сообществах являются травяно-болотные, адвентивные, аллювиальные, сухолуговые виды и представители бореально-опушечного высокотравья. В ряду ПП-1 и ПП-3 просматривается слабо различимая тенденция смены луговых видов древесными, которых по мере приближения к лесному массиву становится больше, а луговых, соответственно, меньше. Сравнительно более высокое содержание нитрофильных видов на ПП-4 свидетельствует о богатстве почв азотом. Достаточно большое содержание на ней околотовных видов объясняется ее близостью к пойме р. Б. Кокшаги. Адвентивными видами на ПП-1 и ПП-3 являются яблоня домашняя *Malus domestica* Borkh. и яблоня ягодная *Malus baccata* (L.) Borkh., которые обосновались здесь благодаря человеку.

Таблица 2

Изменение спектра эколого-ценотических групп растений на пробных площадях

ЭЦГ*	Число видов на разных пробных площадях по годам учета							
	ПП-1		ПП-2		ПП-3		ПП-4	
	2006 г.	2014 г.	2006 г.	2014 г.	2006 г.	2014 г.	2006 г.	2014 г.
Br	5	6	3	5	3	6		1
BrH	2	2		1	1	3	1	1
Nm	3	6	3	8	1	5	3	
Nt	3	1	4	1	1	1	9	4
Pn	2	1	2	1	3	3	3	1
MDr	3	1	3	2	3	2	8	1
MFr	24	12	31	18	23	22	25	17
ExEd	1		1		2	2	2	2
TrBl	1	1	1	1	1	1		
Wt	4	2	2	2	4	2	4	5
Ad		1				1	1	
Al	1		1		1		4	2
Kov							1	

*Эколого-ценотические группы сосудистых растений: Br – бореальная; BrH – бореально-опушечное высокотравье; Nm – неморальная; Nt – нитрофильная; Pn – боровая; MDr – сухолуговая; MFr – свежих лугов; ExEd – опушечная; TrBl – травяно-болотная; Wt – околотовная; Al – аллювиальная; Ad – адвентивная, Kov – сухих степей.

Исследования показали, что за период с 2006 по 2014 годы значительно изменились все параметры структурной организации растительных сообществ (табл. 3). Так, на ПП-1 проективное покрытие увеличилось с 13 до 60 %, что связано с изреживанием древостоя. Это, в свою очередь, привело к снижению видового богатства и видовой насыщенности фитоценоза, а также к возрастанию его мозаичности, о чем свидетельствует увеличение индекса β -разнообразия Уиттекера. На ПП-2, где зарастание древесными видами началось позже, чем на ПП-1, так как она расположена от кромки леса на 50 м дальше, наблюдается как снижение проективного покрытия травяно-кустарничковым ярусом, так и уровня видового разнообразия. Это связано с хорошим развитием здесь древесно-кустарничкового яруса, общее покрытие которым возросло с 17,5 до 70 %. На ПП-3 и ПП-4 проективное покрытие почвы травяно-кустарничковым ярусом изменилось за истекшие восемь лет незначительно, особенно на первой из них. Видовое же богатство фитоценозов на ПП-3 немного возросло, а на ПП-4 значительно снизилось. Видовая насыщенность обеих сообществ снизилась, а индекс β -разнообразия Уиттекера повысился. Степень сходства видového состава сообществ в 2006 и 2014 годах, оцененная через коэффициент Сьеренсена, на ПП-1 составила 49 %, ПП-2 – 51 %, ПП-3 – 42 % и ПП-4 – всего 29 %.

Таблица 3

Динамика параметров структурной организации растительных сообществ

Параметр разнообразия	Значение параметра на пробных площадях			
	ПП-1	ПП-2	ПП-3	ПП-4
<i>2006 год</i>				
Проективное покрытие, %	13	55	63	75
Видовое богатство	49	51	42	63
Видовая насыщенность на 1 м ²	10,05	15,95	12,20	19,80
Индекс β -разнообразия Уиттекера	3,88	2,20	2,44	2,18
<i>2014 год</i>				
Проективное покрытие, %	60	35	70	95
Видовое богатство	33	39	48	34
Видовая насыщенность на 1 м ²	5,85	6,50	10,75	9,70
Индекс β -разнообразия Уиттекера	4,64	5,00	3,47	2,51

Выводы

В ходе демуляции растительных сообществ на заброшенных сельскохозяйственных землях различного целевого использования за истекшие восемь лет произошли существенные изменения, которые пока не закончились и будут продолжаться еще в течение длительного времени.

Библиографический список

1. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoscaleWin: учебное пособие / Е.В. Зубкова, Л.Г. Ханина, Т.И. Грохлина, Ю.А. Дорохов. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. – 96 с.
2. Миркин, Б. М. Толковый словарь современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1983. – 134 с.
3. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина и др. – М.: Научный мир, 2000. – 196 с.
4. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой и Е.С. Шапошниковой. – СПб.: РБО, 1999. – 549 с.

PLANT COMMUNITIES SUCCESSION WHEN FOREST COLONIZATION ON THE ABANDONED AGRICULTURE LANDS

M.V. Bekmansurov, G.A. Bogdanov, A.Yu. Erukhanova

The data on the changes in species composition, biomorphological and eco-coenotic structures of plant communities on the abandoned agriculture lands of the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve were offered. It was shown that successional processes were accompanied by the increase of projecting cover of grass and fruticulose layer and decrease of species wealth and richness in species of plant community. It is explained by substitution of meadow plants by forest plants and the decrease in the number of ruderal plants.

Keywords: *abandoned agriculture lands, phytocoenosis, structure, succession.*

УДК 582.29 (470.343)

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИШАЙНИКОВ ЗАПОВЕДНИКА

Г. А. Богданов

Подведены итоги инвентаризации флоры лишайников Государственного природного заповедника «Большая Кокшага», проводившейся в течение 20 лет. Установлено, что на его территории обитает 335 видов, из которых 332 являются представителями отдела Ascomycota и всего три вида – отдела Basidiomycota. Оценена встречаемость различных видов лишайников, отмечены сопутствующие друг другу виды, дана характеристика их местообитаний, указаны виды, занесенные в Красную книгу Республики Марий Эл.

Ключевые слова: лишайники, видовой состав, встречаемость, экотопы.

Введение

Систематика, принятая в работе, изложена в книге: Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. Kirk P. M. et al. (eds.). CABI Publishing. Wallingford, 2001. 655 p.

В представленном ниже списке для каждого вида указываются субстрат, местообитание, встречаемость (встречен 1 раз – единичная находка, 2-4 раза – редко, 5-12 раз – изредка, более 12 раз – часто, более 20 раз практически во всех местообитаниях – повсеместно). Обозначение + – Нелихенизированный гриб.

ОТДЕЛ ASCOMYCOTA КЛАСС ASCOMYCETES

Подкласс ARTHONIOMYCETIDAE

Порядок **Arthoniales** Henssen ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)

Сем. **Arthoniaceae** Reichenb. ex Reichenb. (1841)

1. *Arthonia apatetica* (A. Massal.) Th. Fr. (Артония апатетика) – на гладкой коре молодых осин по опушкам смешанных лесов, зарастающим вырубкам, на коре ив в прирусловой пойме. Изредка.

2. *Arthonia byssacea* (Weigel) Almq. (Артония плесневая) – на коре широколиственных пород, ольхи черной в старовозрастных широколиственных и смешанных лесах, черноольшаниках. Встречается в сообществе с *Cresponea chloroconia* и *Opegrapha vulgate*. Изредка.

3. *Arthonia cinereoprunosa* Schaer. (Артония пепельноприсыпанная) – на коре пихты в хвойно-широколиственном лесу и на старовозрастных

деревьях дуба в пойменных лесах. Изредка.

4. *Arthonia dispuncta* Nyl. (Артония точечная) – на коре вяза гладкого и рябины в пойменном широколиственном лесу и в долинном осиннике еловом (кв. 75,76). Редко.

5. *Arthonia exilis* (Flörke) Anzi (Артония тонкая) – на ветках осины среди кроны в старовозрастных елово-осиновых лесах и на молодых осинах по зарастающим вырубкам и опушкам. Изредка.

6. *Arthonia mediella* Nyl. (Артония средняя) – на стволах у основания клена, рябины по опушкам и зарастающим вырубкам. Изредка.

7. *Arthonia patellulata* Nyl. (Артония блюдечковидная) – на гладкой коре осины, рябины по опушкам смешанных лесов, на зарастающих лугах и вырубках. Часто.

8. *Arthonia punctiformis* Ach. (Артония точковидная) – на гладкой коре липы, рябины, реже вяза и дуба в широколиственных и смешанных лесах. Часто.

9. *Arthonia radiata* (Pers.) Ach. (Артония лучистая) – на гладкой коре ольхи черной, рябины, липы, клена, дуба, реже пихты в основании стволов в пойменных лесах по р. Б. Кокшага и ее притоков. Часто.

10. *Arthotia ruana* A. Massal. (Артония руанская) – на гладкой коре при основании ствола липы, на коре ствола и веток молодой пихты в хвойно-широколиственных лесах. Изредка.

11. *Arthonia spadicea* Leight. (Артония каштановая) – на коре у основания стволов липы, клена в старовозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах в пойме р. Большая Кокшага и ее крупных притоков. Изредка.

12. *Arthonia zwackhii* Sandst. (Артония Цвака) – на коре клена в низине елово-липового леса близ ЛЭП-110 кВ (охранная зона, кв. 5 Старожильского лесничества, 29.03.2002). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

Сем. **Roccellaceae** Chevall. (1826)

13. *Bactrospora dryina* (Ach.) A. Massal. (Бактроспора дубовая) – на грубой коре (по трещинкам) дуба во влажных пойменных, старовозрастных широколиственных, хвойно-широколиственных, чаще в страусниковых лесах. Встречается на более освещенной стороне ствола, выше уровня максимального затопления (вероятно, не переносит затопления). Места произрастания зачищены от прямого попадания дождя и обычно находятся на нижней части наклоненного ствола. Растет без присутствия эпифитных мхов, часто в непосредственной близости или в одном

сообществе с *Calicium viride* Pers. и *Arthonia* cf. *cinereoprunosa* Schaer., которые имеют такой же просто устроенный, тонкомучнистый или мелкозернистый таллом, без корового слоя. Изредка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

14. *Cresponea chloroconia* (Tuck.) Egea et Torrente (Креспонеза зеленоконусная) – на коре липы в умеренно затененных и влажных липовых и липово-еловых лесах. Растет в одном сообществе с *Calicium viride* Pers. и видами рода *Opegrapha*. Изредка.

15. *Opegrapha niveoatra* (Borrer) J. R. Laundon (Опеграфа снежно-черная) – на коре липы и пихты в осиннике снытевом и костяничном (кв. 76). Редко.

16. *Opegrapha rufescens* Pers. (Опеграфа рыжеватая) – на коре липы, дуба, берез, черемухи в пойменных и долинных липняках, дубово-липовых древостоях. Изредка.

17. *Opegrapha varia* Pers. (Опеграфа разнообразная) – на гладкой коре при основании стволов широколиственных пород, рябины, пихты в умеренно влажных, старовозрастных широколиственных и смешанных лесах. Часто.

18. *Opegrapha vulgata* Ach. (Опеграфа обыкновенная) – на отшелушивающей коре вяза гладкого, гладкой коре старовозрастных деревьев липы, дуба, пихты в широколиственных и смешанных лесах в пойме р. Большая Кокшага и их притоков. Изредка.

19. *Schismatomma pericleum* (Ach.) Branth et Rostr. (Схизматомма пихтовая) – на стволах липы, пихты в пойменном липняке еловом хвощево-страусниковом и липняке широкотравном с елью и пихтой (кв. 63, 76). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

Подкласс **DOTHIDEOMYCETIDAE**

Порядок **Pleosporales** Luttrell ex M. E. Barr (1987)

Сем. **Arthopyreniaceae** W. R. Watson (1929)

20. *Arthopyrenia analepta* (Ach.) A. Massal. (Артопирения буроватая) – на коре липы, вяза гладкого, пихты, ели в осинниках и пойменных липняках (кв. 74-76, 90). Изредка.

21. + *Mycomicrothelia wallrothii* (Hepp) D. Hawksw. (Микомикротелия Вальльрота) – на коре берез в сосновых и смешанных лесах. Изредка.

Сем. **Dacampiaceae** Körb. (1855)

22. *Eopyrenula leucoplaca* (Wallr.) R.C. Harris (Эупиренула белопятнистая) – на коре вяза гладкого, клена, дуба в широколиственных лесах

и березняках. Изредка.

Сем. **Naetrocymbaceae** Höhn. ex R. C. Harris (1995)

23.+ *Leptorhaphis atomaria* (Ach.) Szatala (Лепторафис неделимый) – на гладкой коре ольхи черной в березово-ольховом лесу в пойме р. Б. Кокшага и на коре осин на зарастающих полях и вырубках. Редко.

24.+ *Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr. (Лепторафис эпидермальный) – на гладкой коре берез на зарастающих березняком опушках, полях и вырубках. Часто.

25.+ *Naetrocymbe punctiformis* (Pers.) R. C. Harris (Нетроцимбе точковидная) – на гладкой коре лиственных (липа, вяз гладкий, дуб), реже хвойных (пихта, ель) пород в широколиственных и смешанных лесах. Чаще встречается на молодых ветках среди крон деревьев. Часто.

Сем. **Pleomassariaceae** M. E. Barr (1979)

26.+ *Peridiothelia fuliguncta* (Norman) D. Hawksw. (Перидиотелия фулигункта) – на коре берез в сосновых и в пойменных широколиственных и смешанных лесах. Изредка.

Порядок **Pyrenulales** Fink ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)

Сем. **Monoblastiaceae** W. R. Watson (1929)

27. *Acrocordia gemmata* (Ach.) A. Massal. (Акрокордия кровавая) – на коре осины, дуба, вяза гладкого, реже липы в старовозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных, лесах и осинниках. Изредка.

28. *Anisomeridium biforme* (Borrer) R. C. Harris (Анизомеридиум двуформенный) – на коре широколиственных пород и осины в широколиственных лесах, осинниках, реже в сосняках. Часто.

Семейства с неясным положением в п/кл **Dothideomycetidae**
(Dothideomycetidae: Families of uncertain positions):

Сем. **Strigulaceae** Zahlbr. (1898)

29. *Strigula stigmatella* (Ach.) R. C. Harris (Стригула глазковая) – на коре молодых кленов, реже рябины в широколиственных лесах и зарастающих вырубках. Изредка.

Подкласс **LECANOROMYCETIDAE**

Порядок **Aggyriales** Clem. & Shear (1931)

Сем. **Aggyriaceae** Corda (1838)

30. *Anzina carneonivea* (Anzi) Scheid. in Vězda (Анзина телесно-белоснежная) – на отмерших мхах *Polytrichum juniperinum* Hedw., упавших веточках и шишках сосны в сосняке лишайниково-зеленомошном вокруг Шаптунгского болота (кв. 85). Единичная находка.

31. *Placynthiella dasaea* (Stirt.) Tønsberg (Плацинтиелла пушистая) – на древесине валежа сосны в елово-осиновом лесу (просека кв.88/89). Единичная находка.

32. *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins et P. James (Плацинтиелла некрасивая) – на торфяной и песчаной почвах, растительных остатках, древесине, при основании деревьев с кислой средой, на валеже дуба в пойменных лесах. Часто.

33. *Placynthiella oligotrophophila* (J. R. Laundon) Coppins et P. James (Плацинтиелла олиготрофная) – на торфяной почве, растительных остатках, гнилых пнях, выворотах на верховых болотах и в сосняках. Предпочитает освещенные местообитания. Часто.

34. *Placynthiella uliginosa* (Schrader) Coppins et P. James (Плацинтиелла болотная) – на растительных остатках, гнилой древесине, торфяной и песчаной почвах на болотах и сосняках. Изредка.

35. *Sarea difformis* (Fr.) Fr. (Зареа двуформенная) – на застывшей смоле сосны и ели в хвойных и смешанных лесах. Изредка.

36. *Trapeliopsis flexuosa* (Fr.) Coppins et P. James (Трапелиопсис извилистый) – на обгорелой, гнилой и обработанной древесине в сосновых и смешанных лесах и населенных пунктах. Часто.

37. *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch (Трапелиопсис зернистый) – на песчаной и торфянистой почвах, растительных остатках, отмерших мхах, на древесине и у основания хвойных деревьев в сосновых лесах и на болотах. Часто.

38. *Trapeliopsis viridescens* (Schrader) Coppins et P. James (Трапелиопсис зеленоватый) – на гнилой древесине в березняке сфагновом вместе с *Micarea melaena* (кв. 75). Единичная находка.

Порядок **Gyalectales** Henssen ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)

Сем. **Gyalectaceae** (A. Massal.) Stizenb. (1862)

39. *Dimerella lutea* (Dicks.) Trevis. (Димерелла желтая) – на коре липы в осиннике черничниковом (кв. 76). Сборы Г. Урбанавичюса. Единичная находка.

40. *Dimerella pineti* (Schrader ex Ach.) Vězda (Димерелла сосновая) – на коре липы, березы белой, валеже и гнилой древесине, в хвойных и смешанных, широколиственных лесах и осинниках. Произрастает в сообществе с *Lepraria incana* (L.) Ach. и мхами *Neckera pennata* Hedw., *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske, *Platygyrium repens* (Brid.) B.S.G. и печеночниками *Ptilidium pulcherrimum* (G.Web.) Vain., *Radula complanata* (L.) Dum. Изредка.

41. *Gyalecta truncigena* (Ach.) Hepp (Гиалекта ствольная) – на коре вяза гладкого, осины в пойменных широколиственных лесах и осинниках. Редко.

42. *Pachyphiale fagicola* (Hepp) Zwackh (Пахифиале буковая) – на коре осины, дуба и рябины в хвойных (сосновых), хвойно-широколиственных, широколиственных, осиновых лесах. Изредка.

Порядок **Lecanorales** Nannf. (1932)

Сем. **Acarosporaceae** Zahlbr. (1906)

43. *Acarospora heppii* (Nägeli ex Hepp) Nägeli (Акароспора Геппа) – на известковом щебне, насыпи железной дороги, железнодорожная станция Шаптунга (17.05.2002). Единичная находка.

44. *Sarcogyne regularis* Körb. (Саркогина правильная) – на бетоне перрона бывшей железнодорожной станции Шаптунга (17.05.2002). Единичная находка.

45. *Strangospora moriformis* (Ach.) Stein (Странгоспора трутиковая) – на обработанной древесине (заборы, столбы, доски) в населенных пунктах, кордонах. Изредка.

Сем. **Bacidiaceae** W. R. Watson (1929)

46. *Bacidia arceutina* (Ach.) Arnold (Бацидия еловая) – на коре осины и ели в старовозрастных елово-осиновых долинных лесах (кв. 74, 75), на коре черемухи в дубово-липовом лесу центральной поймы (кв. 91). Редко.

47. *Bacidia beckhausii* Körb. (Бацидия Бекгауза) – на древесине сухой сосны в молодом березняке сосновом пушицево-осоково-сфагновом, восточный берег оз. Кошер (кв. 66), на коре осины и поверх мхов рода *Sanionia* в сосняке молиниевосфагновом (кв. 75), на коре пихты в хвойно-широколиственном лесу (просека кв. 88/87). Редко.

48. *Bacidia circumspecta* (Nyl. ex Vain.) Malme (Бацидия центрическая) – на коре осины, вяза гладкого, липы в осиновых, осиново-липовых, липово-еловых лесах. Изредка.

49. *Bacidia igniarii* (Nyl.) Oхner (Бацидия трутиковая) – на коре осины в старовозрастных пойменных осиновых (кв. 77), дубово-липовых (кв. 91) лесах, в водораздельных сосняках вейниково-зеленомошных (кв. 97). Изредка.

50. *Bacidia laurocerasi* (Delise ex Duby) Zahlbr. (Бацидия лауроцераза) – на коре липы и ели в осиновых, елово-липовых долинных и березово-черноольховых пойменных лесах. Изредка.

51. *Bacidia polychroa* (Th. Fr.) Körb. (Бацидия многоцветная) – на коре осины и липы в осиновых, осиново-еловых, липовых, березовых, березово-еловых лесах. Изредка.

52. *Bacidia rubella* (Hoffm.) A. Massal. (Бацидия красноватая) – на коре старовозрастных деревьев широколиственных пород и осины в пойменных и долинных осиновых, хвойно-широколиственных, широколиственных лесах. Растет и на поверхности эпифитных мхов. Однажды собран на коре лиственницы в искусственных посадках в д. Шаптунга. Часто.

53. *Bacidia subincompta* (Nyl.) Arnold (Бацидия разлохмаченная) – на коре пихты в пойменном елово-липовом лесу (кв. 90), на коре осины в березняке осоковом (кв. 75). Редко.

54. *Bacidina assulata* (Körb.) S. Ekman (Бацидина уподобившаяся) – на коре молодых деревьев лиственных пород (дуб, липа, вяз гладкий, ольха черная) и кустарников (ива трехтычинковая, ива пепельная, крушина ломкая, смородина черная) в пойменных широколиственных, хвойно-широколиственных, березово-черноольховых лесах и ивниках. Часто.

55. *Bacidina delicata* (Larbal. ex Leight.) V. Wirth et Vězda (Бацидина нежная) – на коре черемухи в пойменном черноольшанике березовом хвошево-осоковом (кв. 91). Редко.

56. *Bacidina inundata* (Fr.) Vězda (Бацидина затопляемая) – на валеже деревьев и поверхности бетонных и железных труб, лежащих в воде ручьев (Ин энер и Шастолень энер). Переносит длительное затопление в течение 2-3 лет. Изредка.

57. *Bacidina phacodes* (Körb.) Vězda (Бацидина беловатая) – на коре осины в еловых, елово-липовых, елово-осиновых, березовых лесах (кв. 74-76). Изредка.

58. *Biatora albohyalina* (Nyl.) Bagl. et Caresta (Биатора белобесцветная) – на коре липы, дуба, клена, осины, рябины, черемухи в пойменных широколиственных, долинных хвойно-широколиственных, осиновых, осиново-еловых лесах. Изредка.

59. *Biatora efflorescens* (Hedl.) Räsänen (Биатора цветущая) – на коре липы, дуба, вяза гладкого, осины, черемухи, березы белой в пойменных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Часто.

60. *Biatora globulosa* (Flörke) Fr. (Биатора шаровидная) – на коре липы, дуба, вяза гладкого, осины в пойменных широколиственных лесах. Изредка.

61. *Biatora helvola* Körb. Ex Hellb. (Биатора бледно-розовая) – на коре березы белой, липы в елово-сосновых и пихтово-елово-липовых долинных лесах (кв. 88, 89). Редко.

62. *Biatora meiocarpa* (Nyl.) Arnold (Биатора мелкоплодная) – на коре молодой ольхи черной у комля в пушистоберезняке таволговом притерасной поймы (кв. 91). Единичная находка.

63. *Biatora oceliformis* (Nul.) Arnold (Биатора глазковидная) – на коре лиственных пород в пойменных и долинных широколиственных, мелколиственных, хвойных и хвойно-широколиственных лесах. Предпочитает стволы молодых деревьев, поэтому чаще встречается на вырубках и опушках. Часто.

64. *Biatora vernalis* (L.) Fr. (Биатора весенняя) – на коре пихты в хвойно-широколиственном лесу (просека кв. 87/88). Единичная находка.

65. *Catinaria atropurpurea* (Schaer.) Vězda et Poelt (Катинария черно-багровая) – на коре липы в пойменном липняке еловом крапивно-страусниковом, близ железно-дорожного моста (кв. 63), на древесине сухостойной сосны в молодом березняке сосновом пушицево-осоково-сфагновом по восточному берегу оз. Кошер (кв. 66), на осине в пойменном дубово-липовом сочевичниково-хвощевом древостое (кв. 91). Редко.

66. *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr. (Лекания кривенькая) – на коре молодых лиственных пород деревьев и кустарников близ основания в долинных лиственных и смешанных лесах. Часто.

67. *Lecania cyrtellina* (Nyl.) Sandst. (Лекания кривеньковатая) – на коре лиственных деревьев в лиственных и смешанных лесах. Изредка.

68. *Lecania dubitans* (Nyl.) A. L. Sm. (Лекания сомнительная) – на коре дуба, вяза гладкого, черемухи, крушины, ивы трехтычинковой в пойменных широколиственных лесах и прирусловых ивняках (кв. 76, ур. Березовый Криуль). Изредка.

69. *Lecania naegelii* (Hepp) Diederich. et Van den Boom (Лекания Негеля) – на коре осины, клена, вяза гладкого в пойменных широколиственных и долинных мелколиственных лесах. Часто.

Сем. **Caliciaceae** Chevall. (1826)

70. *Calicium abietinum* Pers. (Калициум пихтовый) – на коре и древесине сосны, на древесине березы белой в сосновых и березовых лесах, в верховых и переходных болотах. Часто.

71. *Calicium denigratum* (Vain.) Tibell (Калициум почерневший) – на древесине ели в ельнике кислицево-зеленомошном с сосной (кв. 76). Единичная находка.

72. *Calicium glaucellum* Ach. (Калициум сизоклеточный) – на древесине и пнях сосны, ели, на древесине березы белой в хвойных лесах, в верховых и переходных болотах. Часто.

73. *Calicium salicinum* Pers. (Калициум ивовый) – на коре лиственных деревьев близ основания, на пнях и древесине лиственных и хвойных деревьев в долинных лесах и по поймам малых рек. Изредка.

74. *Calicium trabinellum* (Ach.) Ach. (Калициум балочный) – на пнях и сухостое сосны в сосновых лесах и болотах. Часто.

75. *Calicium viride* Pers. (Калициум зеленый) – на коре дуба, липы, реже ели в пойменных и долинных широколиственных, хвойно-широколиственных лесах и осинниках. Изредка.

76. *Cyphelium notarisii* (Tul.) Blomb. et Forssell (Цифелиум Нотариза) – на древесине изгородей и старых деревянных построек в населенных пунктах и кордонах. Однажды обнаружен на коре лиственницы в искусственных посадках (д. Шаптунга). Изредка.

77. *Thelomma ocellatum* (Körb.) Tibell (Теломма глазковая) – на древесине изгородей и старых деревянных построек в населенных пунктах и кордонах. Изредка.

Сем. **Candelariaceae** Nakul. (1954)

78. *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. (Канделяриелла золотистенькая) – на бетоне и известковом щебне перрона бывшей железнодорожной станции Шаптунга (17.05.2002), на коре и древесине на открытых местах и населенных пунктах. Изредка.

79. *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. (Канделяриелла желточно-желтая) – на бетоне, кирпиче, известковом щебне, на коре лиственных деревьев, на обработанной и обнаженной древесине. Повсеместно.

80. *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau (Канделяриелла желтоглазиковая) – на коре и древесине деревьев, на искусственных субстратах в населенных пунктах, на одиночных хорошо освещенных старовозрастных деревьях в лесу и по опушкам. Часто.

Сем. **Catillariaceae** Hafellner (1984)

81. *Arthrosporum populorum* A. Massal. (Артроспорум тополевый) – на коре ствола молодых деревьев осины, тополя бальзамического, ив или на скелетных ветках среди крон старовозрастных деревьев этих же пород в пойменных и долинных лиственных и смешанных лесах. Изредка

82. *Catillaria nigroclavata* (Nyl.) Schuler (Катилярия чернобулавовидная) – на коре липы, дуба, осины в пойменных широколиственных и в долинных мелколиственных лесах. Изредка

Сем. **Cladoniaceae** Zenker (1827)

83. *Cladonia arbuscula* (Wall.) Flot. ssp. *arbuscula* (Кладония лесная) – на почве, растительных остатках, гнилом валеже в сосновых, смешанных, лиственных лесах, на болотах, по обочинам дорог, противопожарным канавам, насыпи заброшенной железной дороги. Часто.

ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss (Кладония мягкая) – на почве, растительных остатках, гнилом валеже в сосновых, смешанных, лиственных лесах, на болотах, по обочинам дорог, противопожарным канавам, насыпи заброшенной железной дороги. В пойме иногда встречается на незаливаемых стволах упавших деревьев. Чаше, чем предыдущий подвид.

84. *Cladonia botrytes* (K. G. Hagen) Willd. (Кладония гроздевидная) – на гнилой валежине, горизонтальной поверхности пней в хвойных и смешанных лесах, на обработанной древесине изгородей и хозяйственных построек в населенных пунктах и на кордонах. Часто.

85. *Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng. (Кладония трухлявая) – на почве, растительных остатках по обочинам, насыпи дорог, железнодорожной насыпи, на пустошах вокруг населенных пунктов. Изредка.

86. *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer. (Кладония пустоватая) – на почве, валеже, пнях, растительных остатках при основаниях стволов деревьев в хвойных и смешанных лесах, на верховых и переходных болотах. Часто.

87. *Cladonia cervicormis* (Ach.) Flot. ssp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti (syn. *Cladonia verticillata* Hoffm.) (Кладония мутовчатая) – на почве, валеже, растительных остатках в сосновых и смешанных лесах. Чаше по обочинам дорог, противопожарным канавам, посадочным бороздам, опушкам лесов. Изредка.

88. *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. (Кладония темно-зеленая) – на песчаной почве, растительных остатках, пнях, наклоненных стволах хвойных и лиственных пород среди мхов в хвойных, смешанных, широколиственных долинных и пойменных лесах. Часто.

89. *Cladonia coccifera* (L.) Willd. (Кладония шариконосная) – на песчаной и торфянистой почве в сосновых лесах вокруг Кундышского и Шаптунгского болот. Редко.

90. *Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng. (Кладония порошистая) – на основании стволов деревьев, пней, древесине в сосновых и смешанных лесах. Часто.

91. *Cladonia cornuta* (L.) Hoffm. (Кладония рогатая) – на почве, валеже, при основании деревьев в сосновых и смешанных лесах, пустошах вокруг населенных пунктов (д. Шаптунга и Шушер), среди щебня насыпи бывшей железной дороги. Часто.

92. *Cladonia crispata* (Ach.) Flot. (Кладония курчавая) – на почве, реже гнилой валежине в сосновых и смешанных с сосной лишайниковых, зеленомошных, брусничных лесах. Часто.

93. *Cladonia deformis* (L.) Hoffm. (Кладония бесформенная) – при основании деревьев, на гнилых пнях и валежине, растительных остатках, почве по обочинам дорог и противопожарным канавам и посадочным бороздам в хвойных и смешанных долинных лесах. Часто.

94. *Cladonia digitata* (L.) Hoffm. (Кладония пальчатая) – при основании деревьев хвойных пород и березы, на гнилых пнях и валежине в хвойных и смешанных долинных лесах. Изредка.

95. *Cladonia fimbriata* (L.) Fr. (Кладония бахромчатая) – на почве, валеже, при основании деревьев в сосновых и смешанных лесах, на пустошах вокруг населенных пунктов (д. Шаптунга и Шушер), среди щебня насыпи бывшей железной дороги. Часто.

96. *Cladonia floerkeana* (Fr.) Flörke (Кладония Флерке) – на песчаной и торфянистой почве, валеже, сухостое в сосновых лесах и болотах. В населенных пунктах встречается на обработанной древесине изгородей, крыш хозяйственных построек. Часто.

97. *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. (Кладония вильчатая) – на почве, реже гнилой валежине в сосновых и смешанных с сосной лишайниковых, зеленомошных, брусничных лесах. Часто.

98. *Cladonia gracilis* (L.) Willd. (Кладония стройная) – на обнаженной почве вдоль дорог и противопожарных канав, на гнилой валежине в сосновых и смешанных с сосной лишайниковых, зеленомошных, брусничных лесах. Часто.

99. *Cladonia macilenta* Hoffm. (Кладония тощая) – на стволах, часто наклоненных старовозрастных деревьев с грубой корой, покрытых мхами, на гнилой древесине или среди замшелых оснований деревьев листовенных пород в широколиственных и смешанных долинных или пойменных лесах. Часто.

100. *Cladonia ochrochlora* Flörke (Кладония желто-зеленая) – на почве, основаниях стволов деревьев и пней в сосновых и смешанных лесах. Редко.

101. *Cladonia phyllophora* Hoffm. (Кладония листоносная) – на песчаной почве по обочинам и откосам дорог, реже на пнях и гнилой древесине в сосновых лесах. Изредка.

102. *Cladonia pleurota* (Flörke) Schar. (Кладония бокоплодная) – на песчаной почве, при основании сосны, ели в сосняке зеленомошно-черничном (кв. 76). Редко.

103. *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. (Кладония крыночковидная) – на почве вдоль дорог и лесных тропинок, гнилом валеже, основании деревьев, пнях, по откосам противопожарных рвов и посадочных борозд в сосновых и смешанных с сосной лесах. Изредка.

104. *Cladonia ramulosa* (With.) J. R. Laundon (Кладония рамулеза) – при основании деревьев и на наклоненных стволах среди мхов в хвойных и смешанных долинных и широколиственных пойменных лесах. Изредка.

105. *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (Кладония оленья) – на почве, растительных остатках, гнилом валеже в сосновых, смешанных, лиственных лесах, на болотах, по обочинам дорог, противопожарным канавам, насыпи заброшенной железной дороги, пустышам вокруг населенных пунктов. В пойме иногда встречается на незаливаемых стволах упавших деревьев. Повсеместно.

106. *Cladonia rei* Schaer. (Кладония Рея) – на почве вдоль лесных дорог, звериных троп, противопожарных рвов в сосновых лесах, на насыпи заброшенной железной дороги, среди пустошей вокруг населенных пунктов. Изредка.

107. *Cladonia squamosa* Hoffm. (Кладония чешуйчатая) – на гнилом валеже, при основании деревьев (чаще березы) и на пнях в смешанных с сосной лесах. Редко.

108. *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda (Кладония звездчатая) – на почве и растительных остатках в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных, чаще по суходолам вокруг болот.

109. *Cladonia subulata* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (Кладония шиловидная) – на почве и по посадочным бороздам в молодых сосново-березовых лесах, по противопожарным бороздам, на валеже и гнилых пнях в сосновых лесах. Изредка.

110. *Cladonia turgida* Hoffm. (Кладония вздутая) – по обочине дороги в сосняке брусничнике (охранная зона, 5 кв. Старожильского лесничества), в разреженном сосняке лишайниково-зеленомошном (кв. 83). Редко.

111. *Cladonia uncialis* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (Кладония дюймовая) – на песчаной почве в сосновых лесах. Чаше вдоль дорог и звериных троп и на суходолах вокруг верховых болот. Часто.

Сем. **Collemtaceae** Zenker (1827)

112. *Collema cf. fasciculare* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (Коллема пучковатая) – на незаливаемой части коры ивы белой в пойменном ветлянике, среди эпифитных мхов (охранная зона, кв. 6 Старожильского лесничества, 26.04.2001 г.). Определение Г. Урбанавичюса. Единичная находка.

113. *Collema flacidum* (Ach.) Ach. (Коллема вялая) – на незаливаемых участках основания стволов старовозрастных деревьев липы и дуба в пойменных широколиственных лесах (кв. 90,91). Предпочитает открытые освещенные местообитания. Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

114. *Collema furfuraceum* (Arnold) Du Rietz. (Коллема чешуйчатая) – на хорошо освещенной коре ствола старовозрастной осины, среди эпифитных мхов и печеночников в пойменном елово-липовом лесу (кв. 91, 1.04. 2002 г.). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

115. *Collema ligerinum* (Ny) Harm. (Коллема лигерийская) – на коре старовозрастных деревьев осины в пойменных осинниках, дубово-липовых (кв. 77, ур. Прямик) и осиново-еловых лесах. Предпочитает открытые освещенные местообитания. Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

116. *Collema limosum* (Ach.) Ach. (Коллема топяная) – на глинистой обнаженной почве насыпи железной дороги, среди мелкого гравия (кв. 74). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

117. *Leptogium cyanescens* (Rabenh.) Körb. (Лептогиум синеватый) – при основании ствола и выступающих корнях липы, дуба, ольхи черной, осины, вяза гладкого в пойменных, реже долинных широколиственных лесах, черноольшаниках, осинниках. Произрастает в смеси с зелеными мхами и печеночниками. Изредка встречается высоко на наклоненных стволах, гнилых пнях и упавших замшелых стволах деревьев. Часто.

118. *Leptogium rivulare* (Ach.) Mont. (Лептогиум приручейный) – на выступающих корнях осины, реже ольхи черной, дуба, березы белой, липы по краям стариц, ручьев, в понижениях в пойменных широколиственных лесах, осинниках, реже черноольшаниках. Изредка. Переносит длительное затопление, на более высоких участках поймы замещается

предыдущим видом. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

119. *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl. (Лептогиум насыщенный) – на коре осины в старовозрастных долинных, реже пойменных осиновых и осиново-еловых лесах. Изредка.

120. *Leptogium subtile* (Schrad.) Torss (Лептогиум тонкий) – на коре осины в осиннике в условиях высокой поймы (кв. 76). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

121. *Leptogium tenuissimum* (Dicks.) Körb. (Лептогиум наитончайший) – на коре, пнях, валеже дуба, реже липы, ольхи черной, вяза гладкого в пойменных лесах. Изредка. Однажды обнаружен вместе с *Bacidia igniarii* на коре старовозрастной осины в долинном сосняке зеленомошно-вейниковом (кв. 97). Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

122. *Leptogium teretiusculum* (Wallr.) Arnold (Лептогиум вальковатый) – на коре широколиственных пород деревьев в пойменных широколиственных лесах (кв. 76, 90, 91). Предпочитает освещенные участки поймы вдоль русла и стариц р. Большая Кокшага, опушки некогда косимых полей. Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

Сем. **Hymeneliaceae** Körb. (1855)

123. *Aspicilia moenium* (Vain.) G. Thor et Timdal (Аспицилия стенная) – на известковых камнях и искусственных каменистых субстратах (шифер, бетон, кирпич) в населенных пунктах, вдоль линии электропередач, насыпи железной дороги. Часто.

Сем. **Lecanoraceae** Körb. (1855)

124. *Lecanora albella* (Pers.) Ach. (Леканора беловатая) – на коре липы в дубово-липовом хвощево-страусниковом древостое (кв. 33, 17.08.2004 г.). Единичная находка.

125. *Lecanora albellula* (Nyl.) Th. Fr. (*Lecanora piniperda* Körb.) (Леканора беловатенькая) – на коре и древесине сосны, реже березы бородавчатой в сосновых, березово-сосновых лесах. Изредка.

126. *Lecanora allophana* Nyl. (Леканора разнообразная) – на коре осины и других лиственных пород в лиственных, смешанных долинных и пойменных лесах. Часто.

127. *Lecanora argentata* (Ach.) Malme (Леканора серебристая) – на коре лиственных пород в лиственных и смешанных долинных и пойменных лесах. Изредка.

128. *Lecanora carpinea* (L.) Vain. (Леканора грабовая) – на коре дуба, реже липы в пойменных широколиственных лесах и долинных березняках. Изредка.

129. *Lecanora chlarotera* Nyl. (Леканора нежноватая) – на коре осины в осиннике елово-черничниковом (просека кв. 88/89, 4.05.2004 г.). Единичная находка.

130. *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb. (Леканора пылеватенькая) – на древесине, коре хвойных и лиственных пород в пойменных и долинных лесах. Предпочитает субстрат с кислой средой. Повсеместно.

131. *Lecanora crenulata* Hook. (Леканора мелкогородчатая) – на кирпичном здании, перроне бывшей железнодорожной станции Шаптунга, на бетонных столбах ЛЭП и сооружениях железобетонного моста через реку Большая Кокшага. Изредка.

132. *Lecanora dispersa* (Pers.) Sommerf. (Леканора рассеянная) – на искусственных каменных субстратах (шифер, бетон, кирпич) в населенных пунктах, вдоль линии электропередач, насыпи железной дороги. Изредка.

133. *Lecanora expallens* Ach. (Леканора бледнеющая) – на коре лиственных пород в пойменных лесах и на коре сосны и березы в молодом березняке пушицево-осоково-сфагновом с сосной (кв. 66, берег оз. Кошер). Часто.

134. *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach. (Леканора Хагена) – на шифере, бетоне, кирпиче, ржавом железе, костях, древесине и коре деревьев в антропогенных ландшафтах населенных пунктов, кордонов, бывших пристаней. Часто.

135. *Lecanora impudens* Degel. (Леканора бесстыдная) – на коре осины, других лиственных, реже хвойных пород в долинных и пойменных лесах. Часто.

136. *Lecanora intumescens* (Rebent.) Rabenh. (Леканора вздувающаяся) – на коре лиственных пород деревьев (чаще на осине) в пойменных и долинных лесах. Часто.

137. *Lecanora populicola* (DC) Dudy (Леканора тополевая) – на коре осины (чаще среди кроны) в пойменных и долинных лесах. Часто.

138. *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach. (Леканора блошья) – на коре, древесине лиственных деревьев и кустарников в лиственных и смешанных, реже хвойных долинных и пойменных лесах. Часто.

139. *Lecanora rugosella* Zahlbr. (Леканора мелкоморщинистая) – на коре дуба, осины ольхи в лиственных и смешанных пойменных и долинных лесах. Изредка.

140. *Lecanora saligna* (Schrad.) Zahlbr. (Леканора ивовая) – на обработанной древесине в населенных пунктах, сухостое сосны в хвойных лесах и на верховых болотах. Изредка.

141. *Lecanora subrugosa* Nyl. (Леканора морщинистоватая) – на коре липы в березняке черничниковом (кв. 73, 10.08. 2001 г.). Единичная находка.

142. *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. (Леканора смешанная) – на сухой и обработанной древесине, коре лиственных, хвойных деревьев и кустарников в пойменных и долинных лесах. Повсеместно.

143. *Lecanora thysanophora* R. C. Harris (Леканора тизанофора) – на коре лиственных пород деревьев в старовозрастных, влажных широколиственных лесах, осинниках и черноольшаниках. Часто.

144. *Lecanora varia* (Hoffm.) Ach. (Леканора изменчивая) – на обработанной и сухой древесине, отдельно стоящих деревьях в населенных пунктах и кордонах, на грубой коре берез в пойменных и долинных лесах. Часто.

145. *Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy (Лециделла оливковая) – на гладкой коре лиственных пород деревьев в долинных лиственных и смешанных лесах. Часто.

146. *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel in Hawskw. (Лециделла эуфоровая) – на гладкой коре лиственных пород деревьев (часто на осине) в долинных, реже пойменных лиственных и смешанных лесах. Часто.

147. *Pycnora sorophora* (Vain.) Hafellner (Пикнора кучконосная) – на обработанной древесине в населенных пунктах, на обгорелой древесине, сухостое деревьев в освещенных местах хвойных лесов и болот. Часто.

148. *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda (Сколициоспорум зеленокосточковый) – на коре хвойных и лиственных деревьев, древесине в пойменных и долинных лесах, в населенных пунктах. Часто.

149. *Scoliciosporum umbrinum* (Ach.) Arnold (Сколициоспорум умб्रोцветный) – на коре молодого дуба в сосняке (кв. 76), на вязе гладком в пойменном дубняке (кв. 74). Редко.

Сем. **Lecideaceae** Chevall. (1826)

150. *Hypocenomys anthracophila* (Nyl.) P. James et Gotth. Schneid. (Гипоценомице углелюбивый) – на горелой древесине сосны в сосняке кустарничково-сфагновом (кв.73, 8.08.2001 г.). Единичная находка.

151. *Hypocenomysc friesii* (Ach. in Lilj.) P. James et Gotth. Schneid. (Гипоценомице Фриза) – на горелой и обработанной древесине в населенных пунктах, в сосновых лесах и болотах. Изредка.

152. *Hypocenomysc scalaris* (Ach.) M. Choisy (Гипоценомице ступенчатый) – на древесине и коре (чаще обгорелой) сосны, березы бородавчатой и ели в хвойных и смешанных долинных лесах, реже на коре старых дубов в пойменных лесах на месте бывших пристаней. Часто.

153. *Lecidea erythrophaea* Flörke ex Sommerf. (Лецидея темно-красная) – на гладкой коре лиственных деревьев (клен, липа, осина) в лиственных и смешанных долинных лесах. Изредка.

154. *Lecidea plebeja* Nyl. (Лецидея плебейская) – на древесине пня сосны в березняке сфагновом (кв. 76) и сосняке черничнико-молиниевом (кв. 73). Редко.

155. *Lecidea sphaerella* Hedl. (Лецидея шариковая) – на коре липы в ельнике шитовниково-кисличном (кв. 74), ельнике липовом (кв. 88) и осиннике липовом (охранная зона, кв. 5 Старожильского л-ва). Редко.

Сем. **Loxosporaceae** Kalb et Staiger (1995)

156. *Loxospora cismonica* (Beltr.) Hafellner. (Локсоспора сизмонская) – на коре пихты в ельнике пролесниковом с пихтой (охранная зона, просека кв. 5/6 Старожильского лесничества, 29.09.2001 г.), в ельнике липовом (кв. 75). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

157. *Loxospora elatina* (Ach.) A. Massal. (Локсоспора еловая) – на коре хвойных пород (ель, пихта, можжевельник) в хвойных и смешанных долинных лесах. Изредка.

Сем. **Micareaaceae** Vězda ex Hafellner (1984)

158. *Micarea denigrata* (Fr.) Hedl. (Микарея почерневшая) – на гнилой древесине пней, сухостое сосны в старовозрастных сосновых и смешанных лесах. Изредка

159. *Micarea elachista* (Körb.) Coppins et R. Sant. (Микарея крошечная) – на древесине пня сосны в березняке сфагновом (кв. 76). Единичная находка.

160. *Micarea erratica* (Körb.) Hertel, Rambold et Pietschm. (Микарея эрратика) – на силикатных валунах, насыпи железнодорожного полотна (кв. 74, 17.05.2002 г.). Единичная находка.

161. *Micarea melaena* (Nyl.) Hedl. (Микарея черная) – на старой древесине, сухостое сосны в средне- и старовозрастных сосновых лесах. Часто.

162. *Micarea misella* (Nyl.) Hedl. (Микарея несчастная) – на валеже, гнилой и сухой древесине сосны в сосновых и смешанных долинных лесах. Часто.

163. *Micarea nitschkeana* (J. Lahm ex Rabenh.) Harm. (Микарея Нитшке) – на бересте березы, в сосняке кустарниково-сфагновом, (кв. 73, 7.08.2001 г.). Единичная находка.

164. *Micarea prasina* Fr. (Микарея светло-зеленая) – на древесине и коре сосны, растительных остатках, реже на почве в сосновых лесах. Часто.

165. *Micarea tuberculata* (Sommerf.) R.A. Anderson (Микарея бугорчатая) – на известковом щебне, насыпи железной дороги, станция Шаптунга (17.05.2002 г.). Единичная находка.

166. *Psilolechia lucida* (Ach.) M. Choisy (ПсилOLEхия светлая) – на почве, кирпичах, вывороченных и выступающих корнях, коре и древесине сосны, реже других пород в сосновых и смешанных долинных лесах и на болотах, в населенных пунктах. Часто.

Сем. **Mycoblastaceae** Hafellner (1884)

167. *Mycoblastus affinis* (Schaer.) T. Schauer. (Микобластус родственный) – на коре березы белой в березняке сфагновом (кв. 75, обнаружен 22.08.2001 г.). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

168. *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norman (Микобластус кроваво-красный) – на коре, реже древесине сосны, можжевельника, березы белой в сосновых и смешанных долинных лесах и на болотах. Изредка.

Сем. **Parmeliaceae** Zenker (1827)

169. *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория волосовидная) – на стволах и ветвях липы, дуба, ели и пихты в широколиственных, смешанных и еловых лесах. Изредка.

170. *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория мелко-вильчатая) – на стволах, ветвях, древесине сосны, реже березы бородавчатой в освещенных местах сосновых лесов и на болотах. Часто.

171. *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория буроватая) – на ветвях, стволах деревьев, реже сухой древесине в еловых, сосновых, смешанных и широколиственных лесах, реже на болотах. Один из самых распространенных видов бриорий с коричневатым таллом. Часто.

172. *Bryoria implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория переплетенная) – на стволе, среди крон липы и дуба в пойменных, реже долинных широколиственных лесах. Изредка.

173. *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория Надворника) – на древесине, стволах липы, дуба, ольхи черной, березы белой, реже бородавчатой, ольхи черной в пойменных и долинных широколиственных и смешанных, хвойных лесах. Один из самых распространенных видов бриорий со светлым талломом. Часто.

174. *Bryoria osteola* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория пепельная) – на стволах липы, реже дуба на освещенных участках поймы в широколиственных лесах (охранная зона, кв. 6, 7 Старожильского лесничества). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

175. *Bryoria subcana* (Nyl. ex Stizenb.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория сивоватая) – на стволе липы, реже дуба, ольхи черной, ели в пойменных широколиственных, хвойно-широколиственных лесах и черноольшаниках, на сухих ветках ели, коре березы бородавчатой и сосны в сосняке зеленомошниково-черничном (кв. 76). Изредка.

176. *Bryoria trichodes* (Michx.) Brodo et D. Hawksw. (Бриория волосистая) – на стволах липы, реже пихты и ели в пойменных широколиственных и смешанных лесах (ур. Долгая Старица). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

177. *Cetraria ericetorum* Opiz (Цетрария вересковая) – на слегка утоптанной почве в осещенных местах сосновых лесов по суходолам вокруг Кундышского и Шаптунгского болот. Редко.

178. *Cetraria islandica* (L.) Ach. (Цетрария исландская) – вдоль лесных дорог и звериных троп, по просекам, опушкам вокруг населенных пунктов, сосновым суходолам вокруг болот в южной части заповедника. Изредка.

179. *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach. (Цетрария заборная) – на обработанной древесине в населенных пунктах, веточках березы бородавчатой, кустарников в сосновых и смешанных разреженных лесах и на болотах. Часто.

180. *Cetrelia cetrarioides* (Del. ex Duby) W. Culb. et C. Culb. (Цетрелия цетрариевидная) – на коре ольхи черной в заболоченном черноольшанике (кв. 77, 6.04.1999 г.), на коре молодого дуба в елово-смешанном лесу вдоль лесного ручья (охранная зона, кв. 6 Старожильского лесничества). Редко.

181. *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W. Culb. et C. Culb. (Цетрелия оливковая) – на стволах липы, реже ольхи черной, в старовозрастных широколиственных и смешанных лесах, черноольшаниках. Предпочитает уча-

стки старовозрастных лесов с высокой влажностью воздуха. Изредка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

182. *Evernia divaricata* (L.) Ach. (Еверния растопыренная) – на стволе и ветках липы, ольхи черной, березы бородавчатой и белой, ели, пихты, реже сосны в широколиственных, хвойно-широколиственных, хвойных пойменных, реже долинных лесах. Изредка.

183. *Evernia mesomorpha* Nyl. (Еверния мезоморфная) – на древесине, стволах и ветках деревьев и кустарниках в хвойных, лиственных и смешанных лесах, на болотах. Повсеместно.

184. *Evernia prunastri* (L.) Ach. (Еверния сливовая) – на стволах и ветках липы, дуба, реже других лиственных пород деревьев и кустарников в пойменных и долинных широколиственных и смешанных лесах, реже на коре березы в долинных сосняках. Часто.

185. *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale (Флавопармелия козлиная) – на коре липы, дуба, ольхи черной, березы белой в пойменных широколиственных и смешанных лесах и в черноольшаниках по долинам малых рек. Часто.

186. *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (Гипогимния вздутая) – на сухой, гнилой и обработанной древесине, растительных остатках, бетонных изделиях, ветках, стволах деревьев и кустарников во всех лесах и болотах заповедника. Повсеместно.

187. *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Nav. (Гипогимния трубчатая) – на коре березы бородавчатой, сосны, осины, реже липы, дуба, ольхи черной в хвойных, смешанных широколиственных долинных, реже пойменных лесах. Изредка.

188. *Hypogymnia vittata* (Ach.) Parr. (Гипогимния ленточная) – на коре ольхи черной, березы белой в лесах по долинам малых рек и заболоченных пойменных лесах. Иногда произрастает на коре сосны и березы белой в долинных сосняках зеленомошно-черничных (кв. 76). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

189. *Imshaugia aleurites* (Ach.) S. L. F. Meyer (Имшаугия мучнистая) – на стволах сосен и елей, древесине, валеже, редко на березе бородавчатой в сосновых и смешанных долинных лесах, на верховых болотах.

190. *Melanelixia fuliginosa* (Fr. ex Duby) O. Blanco et al. (Меланеликсия буро-черная) – на коре липы, дуба, ольхи черной в долинных и пойменных широколиственных и смешанных лесах и черноольшаниках. Изредка.

191. *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco et al. (Меланеликсия серебристоносовая) – на коре осины, дуба, реже липы в пойменных и широколиственных, смешанных лесах и осинниках. Часто.

192. *Melanelixia subaurifera* (Nyl.) O. Blanco et al. (Меланеликсия золотоносная) – на коре лиственных пород деревьев в широколиственных пойменных, реже долинных лесах. Часто.

193. *Melanohalea exasperata* (De Not.) O. Blanco et al. (Меланохалеа шерховатая) – на коре осины по опушкам лесов, разреженным соснякам сложным, зарастающим вырубкам, просекам. Изредка.

194. *Melanohalea exasperatula* (Nyl.) O. Blanco et al. (Меланохалеа шерховатистая) – на коре лиственных пород, обработанной древесине в населенных пунктах, на местах пристаней в пойменных лесах. Предпочитает антропогенные местообитания.

195. *Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco et al. (Меланохалеа оливковая) – на коре и ветках лиственных, реже хвойных деревьев и сухой и обработанной древесине в пойменных и долинных лесах, населенных пунктах. Повсеместно.

196. *Melanohalea septentrionalis* (Lynge) O. Blanco et al. (Меланохалеа северная) – на коре и ветках лиственных пород (чаще береза белая, ольха черная, реже дуб и др.) в пойменных и долинных лиственных и смешанных лесах. Изредка.

197. *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal. (Менегация пробуравленная) – на коре липы, березы белой, ольхи черной в старовозрастных, влажных широколиственных, елово-осиновых, черноольховых долинных, реже пойменных лесах. Редко. Вид занесен в Красную книгу России и Республики Марий Эл.

198. *Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok. (*Tuckneraria laureri* (Kremp.) Randle et Thell) (Нефромопсис или тукнерария Лаурера) – на нижних ветках ели в приручьевом ельнике по ручью Лор. Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу России и Республики Марий Эл.

199. *Parmelia sulcata* Taylor (Пармелия бороздчатая) – на сухой, гнилой и обработанной древесине, ветках, стволах деревьев и кустарников во всех лесах и болотах заповедника. Повсеместно.

200. *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale (Пармелина липовая) – на коре лиственных пород в населенных пунктах и в пойме на месте бывших пристаней. Редко. Вид предпочитает антропогенные ландшафты.

201. *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. (Пармелиопсис сомнительный) – на коре и древесине сосны, ели, можжевельника, березы бородавчатой и кустарников, на валеже и древесине в сосновых и смешанных лесах, на болотах. Часто.

202. *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Arnold. (Пармелиопсис темный) – на древесине и валежине в сосновых лесах. Изредка.

203. *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. et C. Culb. (Платизмация сизая) – на коре березы бородавчатой, можжевельника, нижних ветках ели, реже сосны в сосновых и еловых лесах, заболоченных черноольшаниках по долинам ручьев. Изредка.

204. *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf (Псевдеверния зернистая) – на коре и древесине хвойных, березы бородавчатой, очень редко липы и других лиственных пород в хвойных и смешанных лесах, на болотах. Часто.

205. *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale (Тукерманопсис хлорофилловый) – на стволах и ветвях хвойных, реже лиственных пород в долинных, реже пойменных хвойных и смешанных лесах. Часто.

206. *Usnea dasipoga* (Ach.) Nyl. (*Usnea filipendula* Stirt.) (Уснея густобородая) – на стволах лиственных и хвойных пород, на древесине и сухих ветках ели пихты, можжевельника в хвойных, смешанных, широколиственных лесах и черноольшаниках. Часто. Один из самых распространенных представителей рода. Часто.

207. *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (Уснея цветущая) – на стволе липы, дуба, реже сосны, ели, березы бородавчатой, ольхи черной, осины в пойменных широколиственных, в долинных хвойных, смешанных, широколиственных лесах и черноольшаниках. Изредка. Вид занесен в Красную книгу России и Республики Марий Эл.

208. *Usnea fragilescens* Nav. ex Lynge v. *mollis* (Vain.) Clerc (Уснея ломающаяся) – на коре осины в осиннике бруснично-черничном с сосной и березой к северу от дороги Шаптунга-Конопляник (кв.75, 05.2004 г.), на коре и древесине дуба в пойменном дубняке (кв. 63 и охранный зона, кв. 7 Старожильского лесничества) и осиннике черничном с березой (кв. 7 Старожильского лесничества). Изредка.

209. *Usnea fulvoregens* (Räs.) Räs. (Уснея рыжеющая) – на ольхе черной по берегу Долгой Старицы (кв. 38, 1.04.1999 г.), на стволе, наклоненной над рекой липы (кв. 90, 31.03.1999 г.). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

210. *Usnea glabrata* (Ach.) Vain. (Уснея оголенная) – на коре ольхи черной в заболоченном черноольшанике (охранная зона, кв. 6. Старожильского лесничества). Единственная находка.

211. *Usnea glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain. (Уснея оголяющаяся) – на стволе липы по берегам лесных речек (Ин энер и Шам, кв. 87, 63), на освещенных местах; на коре березы бородавчатой и сосны в сосняках вдоль лесных дорог, на открытых участках в пойменном дубняке и осиннике (ур. Конопляник и Осинная Красная Горка). Изредка.

212. *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (Уснея жесткая) – на древесине, коре хвойных и лиственных пород в хвойных, смешанных, широколиственных лесах и на болотах. Повсеместно.

213. *Usnea lapponica* Räs. (Уснея лапландская) – на стволе липы и дуба в широколиственных лесах по берегам рек (кв. 63, 87), на стволе березы бородавчатой вдоль лесных дорог в сосняках (кв. 9, 67). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

214. *Usnea intermedia* (A. Massal.) Jatta (*Usnea rigida* (Ach.) Motyka) (Уснея промежуточная) – на стволе липы, среди кроны в березняке липовом (охранная зона, 5 кв. Старожильского лесничества). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

215. *Usnea subfloridana* Stirt. (Уснея почти цветущая) – на стволах лиственных, реже хвойных пород деревьев в сосновых, широколиственных и хвойно-широколиственных лесах и черноольшаниках. Часто.

216. *Usnocetraria oakesiana* (Tuck.) M.J. Lai et J. C. Wei (Усноцетрария Океза) – на коре липы, ольхи черной, березы белой, ели, древесине пня сосны в долинных широколиственных, еловых, елово-липовых, елово-осиновых лесах и черноольшаниках. Изредка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

217. *Vulpicida pinastri* (Scop.) J. -E. Mattsson et M. J. Lai (Вульпицида сосновая) – на валежине, сухой древесине, стволах древесных и кустарниковых пород (чаще на сосне, ели и на березе бородавчатой) в хвойных и смешанных долинных, очень редко пойменных лесах. Часто.

Сем. **Phlyctidaceae** Poelt & Vězda ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)

218. *Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot. (Фликтис агелae) – на коре осины в осиннике черничном с березой (кв. 76). Единичная находка. Сборы Г. Урбанавичюса.

219. *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. (Фликтис серебристый) – на коре лиственных пород деревьев и кустарников, реже на хвойных породах в долинных и пойменных широколиственных, смешанных лесах и черноольшаниках. Часто.

Сем. **Physciaceae** Zahlbr. (1898)

220. *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid. (Амандинея точечная) – на стволах и ветвях лиственных пород деревьев и кустарников (чаще на открытых освещенных местах), реже на древесине в смешанных и лиственных лесах и населенных пунктах.

221. *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb. (Анаптихия реснитчатая) – на коре осины в сосняках сложных, разреженных осинниках, реке дуба, липы, вяза гладкого и по берегам рек в широколиственных лесах. Часто.

222. *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd (Буэллия дисковидная) – на стволах лиственных пород (чаще липы, осины, ольхи черной) в пойменных и долинных широколиственных, смешанных лесах и черноольшаниках. Часто.

223. *Buellia griseovirens* (Turher et Borrer ex Sm.) Almb. (Буэллия серо-зеленоватая) – на бересте березы, древесине сосны на верховых и переходных болотах, на коре можжевельника в сосняке долгомошнике. Редко.

224. *Buellia schaererii* De Not. (Буэллия Шерера) – на коре дуба, липы, ольхи черной в пойменных разреженных дубняках, липняках и черноольшаниках на месте бывших пристаней. Изредка.

225. *Heterodermia speciosa* (Wulfen in Jacq.) Trevis. (Гетеродермия видная) – на коре осины в осиннике медунично-кисличном (кв. 76), реке липы в елово-липовом лесу (охранная зона, кв. 6 Старожильского лесничества). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

226. *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg (Феофисция реснитчатая) – на стволах осин в осиновых и смешанных с осинкой пойменных и долинных лесах. Изредка

227. *Phaeophyscia kairamoi* (Vain.) Moberg (Феофисция Кайрамо) – на коре старовозрастных осин, вяза гладкого, ольхи черной в пойменных осинниках, липняках и черноольшаниках. Изредка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

228. *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg (Феофисция темнеющая) – на коре лиственных пород деревьев в пойменных осинниках, липняках, вязовниках и черноольшаниках. Предпочитает освещенные местообитания вдоль стариц и русла реки. С большим обилием произрастает близ старых пристаней. Часто.

229. *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg (Феофисция округлая) – на коре широколиственных пород деревьев и ольхе черной в пойменных осинниках, липняках, дубняках, вязовниках и черноольшаниках. Предпочитает освещенные местообитания вдоль стариц и русла реки. С большим обилием произрастает близ старых пристаней совместно с предыдущим видом. Часто.

230. *Phaeophyscia pusilloides* (Zahlbr.) Essl. (Феофисция мелкоцветная) – на коре осины в осиново-липовом лесу (кв. 75), на коре тополя бальзамического и лиственницы в д. Шаптунга. Редко.

231. *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier (Фисция восходящая) – на коре лиственных пород деревьев и кустарников в пойменных и долинных лиственных и смешанных лесах, на обработанной древесине, бетонных столбах, шифере, кирпичач в населенных пунктах и на кордонах. Повсеместно.

232. *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. (Фисция серо-голубая) – на стволах осины, ив в осинниках, смешанных с осинной лесах, прирусловых ивняках, в населенных пунктах на бетонных столбах и тополе бальзамическом.

233. *Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr. (Фисция сизая) – на кирпичач в д. Шушер. Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

234. *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau (Фисция сомнительная) – на коре одиночного дуба у комля в д. Шаптунга. Единичная находка.

235. *Physcia stellaris* (L.) Nyl. (Фисция звездчатая) – на коре осины и ив в прирусловых пойменных и долинных лесах, на коре плодовых и декоративных деревьев и кустарников в населенных пунктах. Часто.

236. *Physcia tenella* (Scop.) DC. in Lam. et DC. (Фисция нежная) – на стволах осины, ивы, яблони в лиственных лесах и населенных пунктах. Редко.

237. *Physconia detera* (Nyl.) Poelt (Фискония стертая) – на коре широколиственных пород, осины, рябины, ивы пятитычинковой в смешанных и лиственных лесах. Часто.

238. *Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon (Фискония закрученная) – на стволах осин, дубов, лип в старовозрастных смешанных и лиственных лесах. Часто.

239. *Physconia enteroxantha* (Nyl.) Poelt (Фискония кишечно-желтая) – на коре вяза гладкого, ольхи черной, осины, липы и дуба в пойменных широколиственных лесах и черноольшаниках, на коре лиственницы в д. Шаптунга. Часто

240. *Physconia peresidiosa* (Erichsen) Moberg (Фискония изидиозная) – на коре дуба, осины в пойменных дубняках, осинниках (кв. 63, 76, 90, 91). Изредка.

241. *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold (Ринодина древняя) – на деревянных изгородях и коре плодовых деревьев в населенных пунктах. Редко.

242. *Rinodina degeliana* Coppins (Ринодина Дегелиуса) – на коре липы и рябины в осиннике щитовниково-черничном (кв. 75, 21.08.2001г.). Редко.

243. *Rinodina efflorescens* Malme (Ринодина цветущая) – на гладкой коре лиственных деревьев и кустарников в пойменных лесах, прирусловых ивняках. Часто.

244. *Rinodina exigua* (Ach.) Gray (Ринодина скудная) – на коре липы в елово-липовом лесу (охранная зона, кв. 5 Старожильского лесничества, 29.03.2002 г.). Единичная находка.

245. *Rinodina purina* (Ach.) Arnold (Ринодина грушевая) – на гладкой коре стволов и веток деревьев и кустов в широколиственных и смешанных пойменных лесах, ивняках, на обработанной древесине, плодовых и декоративных деревьях и кустарниках в населенных пунктах. Часто.

Сем. **Porpidiaceae** Hertel & Hafellner (1984)

246. *Mycobilimbia* cf. *berengeriana* (A.Massal.) Hafellner et V.Wirth (Микобилимбия Беренгера) – на замшелом основании лип в липняке еловом папоротниково-пролесниковом и липняке снытевом (просека кв. 87/88, охранная зона, кв. 6 Старожильского лесничества). Редко.

247. *Mycobilimbia epixanthoides* (Nyl.) Vitik., Ahti, Kuusinen, Lommi et T. Ulvinen (Микобилимбия желтоватая) – на замшелых основаниях лиственных деревьев, пней в лиственных и смешанных долинных, реже пойменных лесах. Часто.

248. *Mycobilimbia carnealbida* (Mull. Arg.) Printzen (Микобилимбия телесно-беловатая) – на замшелых основаниях осины в долинных осинниках и смешанных с осинкой лесах. Изредка.

249. *Mycobilimbia hypnorum* (Lib.) Kalb et Hafellner (Микобилимбия гипновая) – на замшелом основании липы в липняке еловом папоротниково-ясенниковом (кв. 87, 30.05.2002 г.) Единичная находка.

250. *Mycobilimbia tetramera* (De Not.) Vitik., Ahti, Kuusinen, Lommi et T. Ulvinen (Микобилимбия четырехчленная) – на замшелых основаниях липы в осинниках, липняках елово-пихтовых и ельниках липовых. Изредка.

251. *Mycobilimbia microcarpa* (Th.Fr.) Hafellner (Микобилимбия мелкоплодная) – на комле осины, поверх мхов в осиннике щитовниково-кисличном (кв. 75, 22.08.2001 г.). Единичная находка.

252. *Mycobilimbia sabuletorum* (Schreb.) Hafellner (Микобилимбия песчаная) – на коре старой осины в ельнике черничнике с осинкой (охранная зона, 6 кв. Старожильского лесничества, 28.09.2001). Единичная находка.

253. *Porpidia crustulata* (Ach.) Hertel et Knoph (Порпидия корковидная) – на силикатных, реже известковых камнях насыпи железной дороги (кв. 68, 08.2001 г.). Редко.

Сем. **Ramalinaceae** C. Agardh (1821)

254. *Ramalina dilacerata* (Hoffm.) Hoffm (Рамалина разорванная) – на стволе тополя черного в прирусловой пойме (кв. 90), на стволах осин в сложных сосняках (охранная зона, кв. 11 Старожильского лесничества). Изредка.

255. *Ramalina farinacea* (L.) Ach. (Рамалина мучнистая) – на стволах деревьев широколиственных пород, ольхи черной, осины в смешанных и широколиственных старовозрастных пойменных, реже долинных лесах и черноольшаниках. Часто.

256. *Ramalina obtusata* (Arnold) Bitter. (Рамалина притупленная) – на коре старовозрастных деревьев липы и дуба в широколиственных пойменных и долинных лесах (кв. 87, 76, охранная зона кв. 11 Старожильского лесничества). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

257. *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach. (Рамалина пыльцеватая) – на стволах деревьев широколиственных пород, ольхи черной, осины в смешанных и широколиственных старовозрастных пойменных, реже долинных лесах и черноольшаниках. Часто.

258. *Ramalina roesleri* (Hchst. ex Schaer.) Hue (Рамалина Реслера) – на коре березы белой, близ основания в заболоченном березняке (кв. 89, по р. Ин энер), на стволе одиночных дубов в пойме реки (кв. 76, ур. Конопляник). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

259. *Ramalina sinensis* Jatta. (Рамалина глубоковыемчатая или китайская) – на стволе тополя черного в прирусловой пойме (кв. 90), на стволах осин в сложных сосняках (охранная зона кв. 11 Старожильского л-ва). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

260. *Ramalina thrausta* (Ach.) Nyl. (Рамалина ниточная) – на коре широколиственных пород деревьев, осины, березы, ольхи черной в пойменных, реже долинных широколиственных, смешанных лесах и черноольшаниках. Изредка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

Сем. **Stereocaulaceae** Chevall. (1826)

261. *Stereocaulon tomentosum* Fr. (Стереокаулон войлочный) – на песчаной почве и на мелком силикатном гравии в молодом сосняке вдоль насыпи железной дороги (кв. 73). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

Сем. **Vezdaeaceae** Poelt & Vězda ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)

262. *Vezdaea aestivalis* (Ohlert) Tscherm.- Woess et Poelt (Вездеа летняя) – на гладкой коре молодой черемухи у основания ствола в черноольшанике по берегу ручья (охранная зона, кв. 6 Старожильского лесничества). Единичная находка.

Роды с неясным положением в порядке **Lecanorales**
(Lecanorales: Genera of uncertain positions – No family)

263. *Biatoridium monasteriense* J. Lahm ex Körb. (Биаторидиум монастырский) – на коре ольхи черной в заболоченном черноольшанике по ручью Лор (кв. 93, 22.02.2001 г.). Единичная находка.

264. *Lepraria incana* (L.) Ach. (Лепрария седая) – на пнях, коре листовенных пород деревьев (чаще дуба и липы), реже хвойных пород в пойменных и долинных лесах. Часто.

265. *Lepraria jackii* Tønsberg (Лепрария Джека) – на гнилой древесине, пнях, коре сосны и ели, березы бородавчатой и белой, ольхи черной в хвойных и смешанных лесах. Часто.

Порядок Peltigerales W. Watson (1929)

Сем. **Lobariaceae** Chevall. (1826)

266. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Лобария легочная) – на стволе широколиственных пород, ольхи черной, осины, реже ивы белой в пойменных, реже долинных широколиственных, хвойно-широколиственных лесах, осинниках, черноольшаниках. Часто. Вид занесен в Красную книгу России и Республики Марий Эл.

Сем. **Nephromataceae** Wetmore ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)

267. *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck. (Нефрома красивая) – на стволе (часто наклоненном), у основания липы, клена в широколиственных, хвойно-широколиственных лесах и заболоченных березняках еловых (кв. 87-90). Изредка.

268. *Nephroma parile* (Ach.) Ach. (Нефрома одинаковая) – на наклоненном стволе липы, у основания березы белой среди мхов в широколиственных, хвойно-широколиственных долинных, редко пойменных лесах (кв. 88, 89, 90 заповедника; охранная зона, кв. 5 Старожильского лесничества). Изредка.

Сем. **Peltigeraceae** Dumort. (1822)

269. *Peltigera aphtosa* (L.) Willd. (Пельтигера пупырчатая) – на замшелых пнях и валеже, при основаниях деревьев, среди мохового покрова в старовозрастных сосновых, еловых и хвойно-широколиственных долинных лесах (кв. 64, 79, 89). Изредка.

270. *Peltigera canina* (L.) Willd. (Пельтигера собачья) – на почве, валеже и основании стволов осины в сосновых зеленомошных и смешанных лесах, их опушках, на суходольных лугах. Часто.

271. *Peltigera didactyla* (With.) J. R. Laundon (Пельтигера двупалая) – по обочинам и зарастающим колеям лесных дорог, по речным и старичным обрывам, на валеже в пойменных и долинных лесах. Часто.

272. *Peltigera horizontalis* (Huds.) Baumg. (Пельтигера горизонтальная) – на замшелом основании осины в осиннике черничном (кв. 26, 7.05.2000 г.). Единичная находка.

273. *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. (Пельтигера беложилковая) – на кобле замшелого пня в пойменном пушистоберезняке осоково-таволговом, на гнилой валежине в сосняке еловом кустарничково-зеленомошном припойменной террасы (кв. 91, 7.10.2004 и 27.07.2004 г.). Редко.

274. *Peltigera malacea* (Ach.) Funck (Пельтигера мягкая) – на песчаной почве и лесной подстилке вдоль обочин лесных дорог в сосновых и смешанных с сосной лесах, по лесным опушкам на границе с полем. Часто.

275. *Peltigera neckeri* Nepp ex Müll. Arg. (Пельтигера Неккера) – на валеже в дубняке липовом крапивно-таволговом и крапивно-будровом центральной поймы (кв. 63, 90). Редко.

276. *Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm. (Пельтигера многопалая) – на гнилой валежине, на замшелых основаниях лиственных деревьев в долинных и пойменных лесах и вдоль русла лесных рек. Часто.

277. *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf (Пельтигера окаймленная) – на замшелых основаниях стволов деревьев лиственных деревьев, их валеже и гнилых пнях в смешанных, широколиственных и хвойно-широколиственных долинных, реже пойменных лесах. Один из самых распространенных видов рода *Peltigera* на территории заповедника. Часто.

278. *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb. (Пельтигера рыжеватая) – на сухой песчаной почве вдоль лесных дорог, противопожарных рвов, насыпи железной дороги, по опушкам и лесным полянам в сосновых лесах. Изредка.

Порядок **Pertusariales** M. Choisy ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)
Сем. **Pertusariaceae** Körb. ex Körb. (1885)

279. *Ochrolechia pallescens* (L.) A. Massal. (Охролехия бледноватая) – на коре дуба, осины, березы бородавчатой в пойменных дубняках, реже в сосняках по окраинам болот. Изредка.

280. *Pertusaria albescens* (Huds.) M. Choisy et Werner in Werner (Пертузария белеющая) – на коре лиственных пород деревьев (чаще на осине) в пойменных широколиственных и смешанных лесах. Часто.

281. *Pertusaria alpina* Nepp ex H. E. Ahles (Пертузария альпийская) – на коре рябины и клена в ельнике черничном с осинкой и липняке медунично-снытевом с осинкой (кв. 88, охранная зона, кв. 6 Старожильского лесничества). Редко.

282. *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl. (Пертузария горькая) – на коре липы, дуба, осины (реже на вязе гладком, ольхе черной, пихте, нижних сухих ветках ели, можжевельника, пихты) в хвойных, широколиственных, смешанных лесах. Часто.

283. *Pertusaria coccodes* (Ach.) Nyl. (Пертузария краснеющая) – на коре липы и дуба в пойменных широколиственных лесах; на коре березы белой в сосняке чернично-сфагновом, на коре и сухих ветках пихты и ели в ельнике щитовниковом. Изредка.

284. *Pertusaria coronata* (Ach.) Th. Fr. (Пертузария увенчанная) – на коре пихты в елово-пихтовом лесу (охранная зона кв. 6 Старожильского лесничества). Единичная находка.

285. *Pertusaria hemisphaerica* (Flörke) Erichsen (Пертузария полушаровидная) – на осине в пойменном дубово-липовом хвощево-страусниково-бударовом древостое, у железнодорожного моста (кв. 63, 17.08.2004 г.), на коре средневозрастной липы в липняке медунично-снытевом с осинкой (кв. 88, 4.05.2004 г.). Редко.

286. *Pertusaria leioplaca* DC. in Lam. et DC. (Пертузария гладкослоевидная) – на стволе молодого клена в липово-осиново-кленовый лесу (кв. 74, 05.2004 г.), на коре липы в осиннике снытевом (кв. 76, 23.08.2001 г.), на коре осины в осиннике черничниковом с елью (просека кв. 88/89, 4.05.2004 г.). Редко.

287. *Pertusaria ophthalmiza* (Nyl.) Nyl. (Пертузария глазастая) – на коре липы, дуба, осины, сухих ветках ели в долинных ельниках и осинниках щитовниково-кисличных и черничных (кв. 73-75, 88,89), на закрученной бересте березы белой в приручевом елово-березовом лесу по р. Лор (кв. 83). Изредка.

Порядок **Teloschistales** D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)

Сем. **Fuscideaceae** Hafellner (1984)

288. *Fuscidea arboricila* Coppins et Tønberg (Фусцидея деревообитающая) – на гладкой коре ольхи черной, черемухи в пойменных широколиственных лесах и черноольшаниках. Редко.

289. *Ropalospora viridis* (Tønberg) Tønberg (Ропалоспора зеленая) – на липе, в осиннике щитовниково-черничном (кв. 75, 21.08. 2001 г.), на березе белой в осиннике бруснично-черничном с сосной и березой, к северу от дороги Шаптунга-Конопляник (кв. 75, 05. 2004 г.). Редко.

Сем. **Teloschistaceae** Zahlbr. (1898)

290. *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. (Калоплака восковая) – на обработанной древесине в населенных пунктах, на коре осины, ивы и редко других лиственных пород в осиновых широколиственных лесах, мелколиственных молодняках и ивняках. Часто.

291. *Caloplaca cerinelloides* (Flichsen) Poelt (Калоплака воскообразная) – на стволе молодого дуба в пойменном черноольшанике таволгово-крапивном (кв. 91, 6.07.2004 г.); на коре старовозрастной осины в сосняке зеленомошно-вейниковом (кв. 97, 27.04.2006 г.). Редко.

292. *Caloplaca chrysophthalma* Degel. (Калоплака золотистоглазая) – на коре старовозрастных осин в пойменных, редко долинных осиновых и смешанных с осинкой лесах (кв. 76, 77, 90, 91). Изредка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

293. *Caloplaca holocarpa* (Hoffm. Ex Ach.) A. E. Wade (Калоплака голоплодная) – на древесине, коре осин и других лиственных пород деревьев в населенных пунктах, в пойменных и долинных лиственных и смешанных лесах и ивняках. Часто.

294. *Caloplaca obscurella* (J. Lachm. et Körb.) Th. Fr. (Калоплака темноватая) – на стволе близ основания лиственных пород деревьев в пойменных лесах. Часто.

295. *Caloplaca pyracea* (Ach.) Th. Fr. (Калоплака огненная) – на обработанной древесине и искусственных субстратах в населенных пунктах и в пойменных лесах близ старых пристаней и кордонов. Изредка.

296. *Caloplaca ulcerosa* Coppins et P. James (Калоплака вогнутая) – на коре старовозрастной осины в пойменном осиновом лесу совместно с нитрофильным лишайником *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg и эпифитным мхом *Myrinia pulvinata* (Wahlenb.) Schimp. (кв. 77, ур. Прямик, 10.03.2004 г.). Единичная находка.

297. *Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold (*Oxneria fallax* (Hepp) S. Kond. et Kärnefelt) (Ксантория обманчивая) – на стволе тополя бальзамического и лиственницы в населенных пунктах (д. Шаптунга). Изредка.

298. *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (Ксантория настенная) – на стволах и ветвях осины и ив в смешанных и осиновых лесах, на других породах вдоль лесных дорог, в населенных пунктах и близ кордонов и бывших пристаней, на шифере, обработанной древесине, листовом железе, железобетонных столбах ЛЭП. Повсеместно.

299. *Xanthoria polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber (Ксантория многоплодная) – на стволе и ветвях лиственных деревьев и кустарников в населенных пунктах. Изредка

300. *Xanthoria ulophyllodes* Räsänen (*Oxneria ulophyllodes* (Räsänen) S. Kond. et Kärnefelt) (Ксантория курчаволистоватая) – на стволе осины, вяза гладкого в пойменных широколиственных и осиновых лесах (кв. 76, 77, 90, 91). Изредка.

Семейства с неясным положением в п/кл. **Lecanoromycetidae**
(Lecanoromycetidae: Families of uncertain positions).

Сем. **Baeomycetaceae** Dumort. (1829)

301. *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebert. (Беомицес рыжий) – на песчаных почвенных обнажениях вдоль лесных дорог и по откосам противопожарных рвов (кв. 51, 66, 89). Изредка.

Сем. **Coniocybaceae** Reichenb. (1837)

302. *Chaenotheca brachypoda* (Ach.) Tibell (Хенотека коротконожковая) – на древесине ели и пихты в еловых, елово-осиновых, елово-широколиственных лесах. Часто.

303. *Chaenotheca brunneola* (Ach.) Müll. Arg. (Хенотека коричневая) – на древесине, реже коре мелколиственных и хвойных пород деревьев в долинных смешанных лесах. Изредка.

304. *Chaenotheca chlorella* (Ach.) Müll. Arg. (Хенотека зеленая) – на обнаженной древесине старовозрастных деревьев осины в елово-осиновых и осиновых лесах (кв. 87-90). Изредка.

305. *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr. (Хенотека золотистоголовая) – на старой коре и древесине дуба, липы, сосны, ели и пихты в смешанных хвойных и хвойно-широколиственных долинных и пойменных лесах. Часто.

306. *Chaenotheca ferruginea* (Turner ex Sm.) Mig. (Хенотека ржавая) – на коре и древесине хвойных пород, реже на березе бородавчатой в долинных хвойных и смешанных лесах. Часто.

307. *Chaenotheca furfuracea* (L.) Tibell (Хенотека зернистая) – на корнях старых выворотов, глинистых обрывах, реже по трещинам коры при основании деревьев в еловых и смешанных лесах, черноольшаниках. Часто.

308. *Chaenotheca gracillima* (Vain.) Tibell. (Хенотека грациознейшая) – на древесине сухостойной пихты в старовозрастном ельнике зелено-мошно-сфагновом в долине р. Ин энер (кв. 75, 6.05.2003 г.). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

309. *Chaenotheca hispidula* (Ach.) Zahlbr. (Хенотека щетинистая) – на коре старовозрастного дуба в пойменном дубняке (охранная зона, кв. 6 Старожильского лесничества, 14.03.2003 г.). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

310. *Chaenotheca laevigata* Nadv. (Хенотека гладкая) – на коре, реже древесине липы, пихты, дуба и осины в широколиственных, хвойно-широколиственных лесах, березняках липовых, сосняках, осинниках липовых. Изредка.

311. *Chaenotheca phaeocephala* (Turner) Th. Fr. (Хенотека темноголовая) – на коре старовозрастного дуба в пойменном дубняке (кв. 91, ур. Прямик, 10.03.2004 г.); на древесине высокого пня сосны в сосняке чернично-брусничном (охранная зона, кв. 9 Старожильского лесничества, 24.04.2003 г.). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

312. *Chaenotheca stemonea* (Ach.) Müll. Arg. (Хенотека порошистая) – на коре ели, пихты, реже сосны, дуба и липы в хвойных и смешанных лесах. Часто.

313. *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr. (Хенотека волосовидная) – по трещинам коры хвойных (ель, пихта, реже сосна) и широколиственных деревьев, реже на древесине. Часто.

314. *Chaenotheca xyloxena* Nadv. (Хенотека древесинная) – на древесине сосны, реже ели и пихты в еловых и сосновых, реже смешанных лесах. Изредка.

315. *Sclerophora coniophaea* (Norman) J.-E. Mattsson et Middelb. (Склерофора темноконусная) – на коре старого дуба в хвойно-широколиственном лесу вдоль Долгой Старицы (кв. 50, 16.05.2004 г.); на коре дуба в липняке ландышево-хвощевом, (кв. 75, 31.07.2005 г.). Редко. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

316. *Sclerophora pallida* (Pers.) Y. J. Jao et Spooner. (Склерофора бледная) – на коре вяза гладкого в дубняке липово-страусниковом, по берегу ручья Лор, (кв. 91, 3.06.2004 г.). Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

Подкласс SORDARIOMYCETIDAE

Порядки с неясным положением в кл. **Ascomycetes**
(Ascomycetes: Orders of uncertain positions):

Порядок **Mycocaliciales** Tibell & Wedin (2000)
Сем. **Mycocaliciaceae** A. F. W. Schmidt (1970)

317. +*Chaenothecopsis fennica* (Laurila) Tibell. (Хенотекопсис финский) – на древесине наклоненной сосны в сосняке сфагновом (кв.75, 14.09.2004 г.). Единичная находка.

318. +*Chaenothecopsis pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt (Хенотекопсис крохотный) – на древесине лиственных и хвойных деревьев в хвойных и смешанных лесах и на болотах. Часто.

319. +*Chaenothecopsis pusiola* (Ach.) Vain. (Хенотекопсис маленький) – на древесине сосны в ельнике кислицево-зеленомошном с сосной, (кв.75, 31.05.2003 г.) Единичная находка.

320. +*Mycocalicium subtile* (Pers.) Szat. (Миокалициум нежный) – на сухой и обработанной древесине на освещенных участках лесов, в болотах и населенных пунктах. Часто.

321. +*Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein (Стеноцибе темноватая) – на ветках ольхи черной и серой, реже ив в ольшаниках и пойменных ивняках. Часто.

Порядок **Ostropales** Nannf. (1932)
Сем. **Graphidaceae** Dumort. (1822)

322. *Graphis scripta* (L.) Ach. – (Графис письменный) – на гладкой коре деревьев широколиственных, реже других пород и кустарников (чаще рябины) в широколиственных, смешанных пойменных и долинных лесах, ольшаниках и березняках. Повсеместно.

Сем. **Stictidaceae** Fr. (1849)

323. *Absoconditella lignicola* Vězda et Pišut. (Абскондителла древесинная) – на валеже сосны в сосновых лесах (кв. 76, 90). Редко.

324. *Absoconditella sphagnum* Vězda et Poelt (Абскондителла сфагновая) – на отмерших мхах *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens.,

S. fuscum (Schimp.) Klinggr., *S. rubellum* Wils. и печеночниках *Gymnocola inflata* (Huds.) Dumort., *Mylia anomala* (Hook.) Gray на ринхоспоро-сфагновой сплаvine оз. Кошер (кв. 66, 12.09.2002 г). Местообитание отличается высокой освещенностью, повышенной влажностью, всегда увлажнено (уровень воды на 10 см ниже поверхности мохового ковра). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

Сем. **Thelotremataceae** (Nyl.) Stizenb. (1862)

325. *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. in Hawksw. (Диплосхистес моховой) – на коре березы белой, липы, на горизонтальном талломе кладоний в пойменном заболоченном березняке и дубово-липовом древостое (кв. 92, охранный зона, кв. 6 Старожильского лесничества). Редко.

Порядок **Trichotheliales** Hafellner & Kalb (1995)

Сем. **Trichotheliaceae** (Müll. Arg.) Bitter & F. Schill. (1927)

326. *Porina aenea* (Wallr.) Zahlbr. (Порина бронзовая) – на гладкой коре осины и пихты в осинниках и хвойно-широколиственных лесах (кв. 75, 88, 89). Изредка.

Порядок **Verrucariales** Mattick ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)

Сем. **Verrucariaceae** Zenker (1827)

327. *Agonimia allobata* (Stizenb.) P. James (Агонимия лопастная) – на выступающих корнях и при основании липы и валеже дуба в пойменных дубняках и липняках, а также на пнях и валеже сосны в сосняках. Произрастает совместно с мелкими мхами *Serpoleskea subtilis* (Hedw.) Loeske, *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen и более крупным мхом *Brachythecium salebrosum* (F. Weber et D. Mohr) B.S.G. Изредка.

328. *Verrucaria muralis* Ach. (Веррукария стенная) – на бетоне перрона бывшей железнодорожной станции Шаптунга и на известняковом щебне насыпи железной дороги. Изредка.

Семейства с неясным положением в кл. **Ascomycetes**

(Ascomycetes: Families of uncertain positions):

Сем. **Icmadophilaceae** Triebel (1993)

329. *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr. (Икмадофила пустошная) – на гнилом пне ели у д. Шаптунга (собр. Васильков Б. П. 6.08.1932). Единичная находка.

Сем. **Microcaliciaceae** Tibell (1984)

330. *Microcalicium disseminatum* (Ach.) Vain. (Микрокалициум рассеянный) – на коре и древесине хвойных деревьев и на талломе лишайников рода *Chaenotheca* в старовозрастных сосновых, еловых, елово-широколиственных лесах, заболоченных березняках и черноольшаниках (кв. 89, 90, 93, охранный зона кв. 6 Старожильского лесничества). Изредка.

Сем. **Thelenellaceae** H. Mayrhofer (1986)

331. *Julella fallaciosa* (Stizenb. ex Arnold) R. Harris (Юлелла обманчивая) – на коре березы в смешанных сосново-березовых лесах, чаще освещенных местообитаниях. Редко.

Сем. **Thrombiaceae** Poelt ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)

332. *Thrombium epigaeum* (Pers.) Wallr. (Тромбиум наземный) – на уплотненной супесчаной почве по лесным дорогам, противопожарным рвам и их откосам. Изредка.

ОТДЕЛ BASIDIOMYCOTA
КЛАСС BASIDIOMYCETES

Подкласс **AGARICOMYCETIDAE**
Порядок **Agaricales** Clem. (1909)
Сем. **Clavariaceae** Chevall. (1826)

333. *Multiclavula corynoides* (Peck.) R. H. Petersen (Мультиклавула булавовидная) – на влажной обнаженной супесчаной почве, образованной после расчистки просеки ЛЭП -110 кВ от травы и древостоя совместно с пионерными видами мхов атрихумом нежным и политрихумом можжевельниковидным (охранная зона, граница кв. 8/19 Старожильского лесничества. 9.06.2008 г.). Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

334. *Multiclavula mucida* (Pers.) R.H. Petersen (Мультиклавула слизистая) – на гнилой древесине сосны, лежащей через ручей Шастолень эзер в черноольшанике таволгово-кочедыжниковом. Единичная находка. Вид занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.

335. *Multiclavula vernalis* (Schwein.) R. H. Petersen. (Мультиклавула весенняя) – на влажных песчаных и супесчаных обнажениях вдоль просеки ЛЭП -110 кВ по южной границе охранной зоны совместно с мхами – *политрихумом обыкновенным* и *сфагнумом волосколистным* (май-начало июня 2010 года). Часто.

Таксономическая структура лишайников заповедника

Таксон	Количество видов
ОТДЕЛ ASCOMYCOTA	
КЛАСС ASCOMYCETES	
Подкласс Arthoniomycetidae	
Порядок Arthoniales Henssen ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)	
Сем. Arthoniaceae Reichenb. ex Reichenb. (1841)	12
Сем. Roccellaceae Chevall. (1826)	7
Подкласс Dothideomycetidae	
Порядок Pleosporales Luttrell ex M. E. Barr (1987)	
Сем. Arthopyreniaceae W. R. Watson (1929)	2
Сем. Dacampiaceae Körb. (1855)	1
Сем. Naetrocymbaceae Höhn. ex R. C. Harris (1995)	3
Сем. Pleomassariaceae M. E. Barr (1979)	1
Порядок Pyrenulales Fink ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)	
Сем. Monoblastiaceae W. R. Watson (1929)	2
Сем. Strigulaceae Zahlbr. (1898)	1
Подкласс Lecanoromycetidae	
Порядок Agyriales Clem. & Shear (1931)	
Сем. Agyriaceae Corda (1838)	9
Порядок Gyalectales Henssen ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)	
Сем. Gyalectaceae (A. Massal.) Stizenb. (1862)	4
Порядок Lecanorales Nannf. (1932)	
Сем. Acarosporaceae Zahlbr. (1906)	3
Сем. Bacidiaceae W. R. Watson (1929)	24
Сем. Caliciaceae Chevall. (1826)	8
Сем. Candelariaceae Hakul. (1954)	3
Сем. Catillariaceae Hafellner (1984)	2
Сем. Cladoniaceae Zenker (1827)	29
Сем. Collemataceae Zenker (1827)	11
Сем. Hymeneliaceae Körb. (1855)	1
Сем. Lecanoraceae Körb. (1855)	26
Сем. Lecideaceae Chevall. (1826)	6
Сем. Loxosporaceae Kalb et Staiger (1995)	2
Сем. Micareaeae Vězda ex Hafellner (1984)	9
Сем. Mycoblastaceae Hafellner (1884)	2
Сем. Parmeliaceae Zenker (1827)	49
Сем. Phlyctidaceae Poelt & Vězda ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)	2
Сем. Physciaceae Zahlbr. (1898)	26
Сем. Porpidiaceae Hertel & Hafellner (1984)	8
Сем. Ramalinaceae C. Agardh (1821)	7
Сем. Stereocaulaceae Chevall. (1826)	1
Сем. Vezdaeaceae Poelt & Vězda ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)	4

Таксон	Количество видов
Порядок Peltigerales W. Watson (1929)	
Сем. Lobariaceae Chevall. (1826)	1
Сем. Nephromataceae Wetmore ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)	2
Сем. Peltigeraceae Dumort. (1822)	10
Порядок Pertusariales M. Choisy ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)	
Сем. Pertusariaceae Körb. ex Körb. (1885)	9
Порядок Teloschistales D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)	
Сем. Fuscideaceae Hafellner (1984)	2
Сем. Teloschistaceae Zahlbr. (1898)	11
Сем. Baecomycetaceae Dumort. (1829)	1
Сем. Coniocybaceae Reichenb. (1837)	15
Подкласс Sordariomycetidae	
Порядок Mycocaliciales Tibell & Wedin (2000)	
Сем. Mycocaliciaceae A. F. W. Schmidt (1970)	5
Порядок Ostropales Nannf. (1932)	
Сем. Graphidaceae Dumort. (1822)	1
Сем. Stictidaceae Fr. (1849)	2
Сем. Thelotremaaceae (Nyl.) Stizenb. (1862)	1
Порядок Trichotheliales Hafellner & Kalb (1995)	
Сем. Trichotheliaceae (Müll. Arg.) Bitter & F. Schill. (1927)	1
Порядок Verrucariales Mattick ex D. Hawksw. & O. E. Erikss. (1986)	
Сем. Verrucariaceae Zenker (1827)	2
Сем. Icmadophilaceae Triebel (1993)	1
Сем. Microcaliciaceae Tibell (1984)	1
Сем. Thelenellaceae H. Mayrhofer (1986)	1
Сем. Thrombiaceae Poelt ex J. C. David & D. Hawksw. (1991)	1
ОТДЕЛ BASIDIOMYCOTA	
КЛАСС BASIDIOMYCETES	
Подкласс Agaricomycetidae	
Порядок Agaricales Clem. (1909)	
Сем. Clavariaceae Chevall. (1826)	3
Всего 335 видов, из них 4 вида занесено в Красную книгу РФ и 42 вида – в Красную книгу РМЭ.	

A LIST OF LICHENS FOR THE «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

G.A. Bogdanov

The results of the lichen flora inventory in the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve are given (The inventory was carrying out during the last 20 years). Three hundred and thirty five species of lichens (332 – Ascomycota, 3 – Basidiomycota) were found to grow on the territory of the nature reserve. Occurrence of different lichen species was assessed, the accompanying species were mentioned, characteristics of their habitat was offered; the species, listed in Red Book of the Republic of Mari El, were specified.

Keywords: *lichens, species composition, occurrence, ecotopes.*

УДК 582.26/.27 (470.343)

СПИСОК ВОДОРΟΣЛЕЙ ЗАПОВЕДНИКА

Л. В. Рыжова

Подведены итоги инвентаризации водорослей заповедника, проведенной в течение 20 лет различными исследователями и показавшей, что на его территории обитает 249 их видов, относящихся к 9 отделам.

Ключевые слова: водоросли, видовой состав, таксономическая принадлежность.

THALLOBIONTA НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ ОТДЕЛ ЦАНОРНУТА СИНЕ-ЗЕЛЕНЬЕ

1. *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997).
2. *Anabaena spiroides f. talschensis* (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
3. *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
4. *Aphanothaece clathrata* Wet G.S.West (Летопись природы, 1997; Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
5. *Dactylococcopsis irregularis* G.M.Smith. (Мингазова и др., 2009)
6. *Dactylococcopsis raphidioide* Hansg. (Летопись природы, 1997).
7. *Gloeocapsa limnetica* (Lemn.) Hollerb. (Оценка, 1999б).
8. *Gloeocapsa magma* (Breb.) Kutz.emend.Hollerb. (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
9. *Gloeocapsa minor* (Kutz) Hollerb.ampl. (Мингазова и др., 2009)
10. *Gloeocapsa vacuolata* (Skuja) Hollerb. (Летопись природы, 1997).
11. *Gomphosphaeria aponina* Kutz (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997) .
12. *Gomphosphaeria lacustris* Chod. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997).
13. *Gomphosphaeria lacustris f. compacta* (Lemn.) Elenk. (Мингазова и др., 2009)
14. *Holopedia geminate* Lagerh. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
15. *Lyngbya contorta* Lemm. (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 2009).

16. *Lyngbya limnetica* Lemm. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
17. *Merismopedia elegans* A.Br. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
18. *Merismopedia minima* G.Beck (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
19. *Merismopedia tenuissima* Lemm. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
20. *Microcystis aeruginosa* Kutz. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
21. *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
22. *Oscillatoria limnetica* Lemm (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
23. *Oscillatoria setigera* Aptek. (Мингазова и др., 2009)

ОТДЕЛ CHLOROPHYTA ЗЕЛЕННЫЕ

1. *Actinastrum hantzschii* Lagerh. var. *hantzschii* (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
2. *Ancistrodesmus arcuatus* Korsch. (Летопись природы, 1997).
3. *Ancistrodesmus bibraianus* (Reinsch) Korsch. (Летопись природы, 1997).
4. *Characium sieboldii* A.Br. var. *sieboldii* (Оценка..., 1999).
5. *Chlamidomonas* sp. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
6. *Chlorangium* sp. (Оценка..., 1999).
7. *Chlorella vulgaris* Beijer 1890 (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
8. *Closteriopsis longissima* (Lemm) (Летопись природы, 1997).
9. *Closterium* sp. (Летопись природы, 1997).
10. *Closterium* sp. (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
11. *Coelastrum microporum* Nageli 1885 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
12. *Coenococcus polycoccus* (Korsch.) Hind 1977 (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
13. *Cosmarium* sp. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
14. *Cosmarium contractum* Kirchn. (Оценка..., 1999).

15. *Crucigenia rectangularis* (Nag) Komarek 1974 (Летопись природы, 1997; Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
16. *Crucigenia tetrapedia* (Kirchn.) W.et.G.S.West G.M.Stmth (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999).
17. *Crucigeniella apiculata* (Lemm.) Komarek (Оценка..., 1999).
18. *Dictyosphaerium pulchellum* Wood 1872 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
19. *Didymocystis intermis* (Fott) Fott (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
20. *Elakatothis gloeocystiformes* Korschik (Оценка..., 1999).
21. *Franceia tenuispina* Korsch (Летопись природы, 1997).
22. *Golenkinia radiata* Chod. (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
23. *Golenkiniopsis solitaria* (Korsch.) Korschikoff, 1953 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
24. *Granulocystisz pseudocoronata* (Korsch.) Hindar 1977 (Летопись природы, 1997).
25. *Hydrianum pyrenoidiferum* Mssjuk (Оценка..., 1999).
26. *Kirchneriella contorta* (Schmidle) Bohl (Летопись природы, 1997).
27. *Kirchneriella lunaris* (Kirchn.) Mubius, 1894 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
28. *Koliella longiseta* (Vischer) Hindak, 1963 (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
29. *Lagerheimia genevensis* (Chod.) Chodat 1895 (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
30. *Lochmium piluliferum* Printz (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 2009).
31. *Micractinum pusillum* Fres. (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
32. *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
33. *Monoraphidium contortum* (Thur.) (Мингазова и др., 1997; Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
34. *Monoraphidium minutum* (Nag.) Kom.-Legn. (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
35. *Oocystis lacustris* Chodat 1897 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
36. *Oocystis parva* W.et.G.S. West 1898 (Летопись природы, 1997).
37. *Oocystis submarina* Lagerh. 1886 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

38. *Pandorina morum* (Mull.) Bory 1902 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

39. *Pediastrum boryanum var boryanum* (Turp.) Menegh. (Летопись природы, 1997).

40. *Pediastrum boryanum var cornutum* (Racib.) Sulek 1969 (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

41. *Pediastrum boryanum var longicorne* Reinsch, 1867 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

42. *Pediastrum duplex* Meyen 1829 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

43. *Pediastrum tetras* (Ehrenb.) Ralfs (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

44. *Pediastrum tetras var. tetrahedron* (Corda) Rabehn (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

45. *Planctosphaeria gelatinosa* (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

46. *Polytoma spicatum* Krass. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

47. *Pteromonas angulosa* Lemm. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).

48. *Raphidocelis danubiana* (Hind.) marv. et al. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).

49. *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod (Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

50. *Scenedesmus bernardii* G.M.Smith (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).

51. *Scenedesmus bicaudata* Deduss (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

52. *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kutz. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

53. *Scenedesmus denticulatus var australis* Playfair (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

54. *Scenedesmus falcatus* Chodat, 1926 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

55. *Scenedesmus gutwinskii* Chod. var. *gutwinskii* (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).

56. *Scenedesmus obtusus* Meyen, 1829 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

57. *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Brebison 1835 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).

58. *Scenedesmus spinosus* Chodot 1926 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
59. *Scenedesmus sublongipes* (Оценка, 1999б).
60. *Scenedesmus subspicatus* Chod. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
61. *Scenedesmus verrucosus* Roll 1925 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 2009).
62. *Schroederia nitzschoides* (G.S.West) Korschikoff, 1953 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
63. *Schroederia setigera* (Schrod.) Lemm. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
64. *Selenastrum bibrainus* Reinsch. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
65. *Sphaerocystis planctonica* (Korsch) Borg., 1896 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
66. *Staurastrum micron* West (Летопись природы, 1997).
67. *Staurastrum sublongipes* G.M Smith (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 2009).
68. *Staurodesmus sp.* (Летопись природы, 1997).
69. *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg. (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997). (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
70. *Tetraedron incus* (Feiling) G.M.Smith (Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
71. *Tetraedron minimum* (A.Br.) Hansg. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
72. *Tetraedron minutissimum* Korschik., 1953 (Мингазова и др., 1997).
73. *Tetraedron triangulare* Korschikoff 1953 (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
74. *Tetrastrum glabrum* (Roll.) (Оценка..., 1999).
75. *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schrod) Lemmermann 1990 (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 2009).
76. *Treubaria eurycantha* (Schmidl) (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
77. *Treubaria triapendiculata* Bern, 1908 (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
78. *Westella botryoides* (W.West) De 1897 (Летопись природы, 1997).

ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA ДИАТОМОВЫЕ

1. *Achnantes lanceolata* (Breb) Grun (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
2. *Amphora ovalis* Kutz. (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
3. *Asterionella formosa* Hass. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
4. *Atteya Zachariassii* Brun (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
5. *Aulocosira granulata* (Ehr.) Sim. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997).
6. *Aulocosira granulata* var. *angustissima* (O. Mull.) Hust. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
7. *Aulocoseira islandica* (O.Mull.) Sim. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
8. *Aulocosira italica* (Ehr.) Kutz. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
9. *Aulocosira subarctica* (O. Mill.) Haworth (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
10. *Chaetoceros Muelleri* Lemm (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 2009).
11. *Cocconeis placentula* Ehr. (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997).
12. *Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl. (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
13. *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Hust (Мингазова и др., 2009)
14. *Cyclotella bodanica* Eulens. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
15. *Cyclotella comta* var. *glabriuscula* Grun. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
16. *Cyclotella meneghiniana* Kutz. (Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
17. *Cyclotella* sp. (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
18. *Cymbella affinis* Rutz. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
19. *Cymbella amphicephala* Nag. (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
20. *Cymbella lanceolata* (Ehr.) V.H. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).

21. *Cymbella turgida* (C. mesiana) (Greg.) Cl. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
22. *Cymbella ventricosa* Kutz (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
23. *Diatoma anceps* (Ehr.) Kirchn. (Оценка..., 1999б).
24. *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. (Оценка..., 1999б).
25. *Epithemia argus* Kutz. (Оценка..., 1999б).
26. *Epithemia muelleri* Fricke (Оценка..., 1999б).
27. *Epithemia zebra* (Ehr.) Kutz. (Оценка..., 1999).
28. *Eunotia* sp. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
29. *Eunotia septentrionalis* Ostr. (Оценка, 1999б).
30. *Eunotia tenella* (Grun.) Hust. (Оценка..., 1999).
31. *Fragillaria crotonensis* Kitt (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997). (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
32. *Gomphonema acuminatum* Ehr. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
33. *Gomphonema constrictum* Ehr. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
34. *Gomphonema constrictum* var. *capitatum* (Ehr.) Cl. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
35. *Gomphonema truncatum* Ehr. (Оценка..., 1999б).
36. *Gyrosigma* sp. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
37. *Gyrosigma acuminatum* var. *gallicum* Grun. (Оценка, 1999б).
38. *Melosira italica* (Ehr.) Kutz. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997).
39. *Meridion circulare* Ag. (Оценка..., 1999б).
40. *Meridion circulare* var. *gallicum* Ag. (Оценка..., 1999б).
41. *Navicula bacillum* Ehr. (Оценка..., 1999б).
42. *Navicula bicapitellata* Hust (Летопись природы, 1997).
43. *Navicula cryptocephala* Kutz (Оценка, 1999б).
44. *Navicula hungarica* var. *capitata* Cl. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
45. *Navicula radiosa* Kutz. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
46. *Navicula* sp. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
47. *Nitzschia acicularis* W.Sm. (Мингазова и др., 2009).
48. *Nitzschia palea* var. *debilis* (Kutz.) Grun. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
49. *Nitzschia subacicularis* Hust (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
50. *Nitzschia sublinearis* Hust. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).

51. *Nitzschia thermalis* var. *minor* Hilse (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
52. *Pinnularia* sp. (Оценка..., 1999).
53. *Pinnularia gibba* var. *mesogongyla* f. *inferrupta* Cl. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
54. *Pinnularia legumen* Ehr. (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
55. *Rhizosolenia longiseta* Zacharias (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
56. *Rhoicosphaeria curvata* (Kutz) Grun (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999б).
57. *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O.Mull. (Оценка..., 1999б).
58. *Stauroneis* sp. (Оценка..., 1999).
59. *Stauroneis anceps* Ehr. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
60. *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
61. *Stephanodiscus dibius* (Fricke) Hust. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999).
62. *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
63. *Stephanodiscus* sp. (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
64. *Surirella delicatissima* Lewis (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
65. *Surirella didyma* Kutz (Оценка..., 1999б).
66. *Surirella linearis* var. *Helvetica* (Brun) Meist (Оценка..., 1999б).
67. *Synedra acus* Kutz. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
68. *Synedra beroliensis* Lemm. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
69. *Synedra tabulata* (Ag.) Kutz. (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
70. *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
71. *Synedra* sp. (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
72. *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kutz. (Оценка..., 1999; Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
73. *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kutz. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
74. *Tabellaria* sp. (Оценка..., 1997; Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).

ОТДЕЛ CHRYSOPHYTA ЗОЛОТИСТЫЕ

1. *Chrysococcus biporus* Skuja (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
2. *Chrysococcus heverlensis* Congr. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
3. *Chrysococcus punctiformis* Pasch. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
4. *Chrysococcus rufescens* Klebs (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997). (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
5. *Derepuxis amphora* Stokes (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
6. *Dinobryon bavaricum* Imh. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
7. *Dinobryon divergens* Imh. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
8. *Dinobryon divergens* var. *angulatum* (Sel.) Brunth. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
9. *Dinobryon divergens* var. *shauinslandii* (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
10. *Dinobryon sertularia* Ehr. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
11. *Dinobryon suecium* var. *longispinum* Lemm. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
12. *Kephirion doliolum* Congr. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
13. *Kephirion mastigoforum* Schmid (Мингазова и др., 1997).
14. *Kephirion mosquence* Gus. (Оценка..., 1999).
15. *Kephirion rubri-claustri* Congr. (Оценка..., 1999).
16. *Kephirion spirale* (Lack.) Congr. (Оценка..., 1999).
17. *Malomonas acaroids* Petry (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
18. *Malomonas caudata* Iwanoff em. Krieg. (Мингазова и др., 1997).
19. *Malomonas fusiformis* Werm. (Оценка..., 1999).
20. *Malomonas tansurata* Teil (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997).
21. *Microglena elliptica* Congr. (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
22. *Ochromonas* sp. (Мингазова и др., 2009)
23. *Pseudokephyron conicum* (Schiller) Schmidt (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
24. *Pseudokephyron depressum* Schmid (Оценка..., 1999).

25. *Pseudokephyrion obtusum* Schmid (Оценка..., 1999).
26. *Pseudokephyrion ovum* (Pasch. et Ruttn.) Schmid (Оценка..., 1999).
27. *Stenokalyx cylindrica* Schmid. (Мингазова и др., 1997).
28. *Stenokalyx (Pseudokephyrion) densata* Schmid. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
29. *Stenokalyx (Pseudokephyrion) monilifera* Schmid (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA ЭВГЛЕНОВЫЕ

1. *Cyclidiopsis acus* Korsch. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
2. *Euglena acus* Ehr. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
3. *Euglena geniculata* Duj. emend. Schmitz. (Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).
4. *Euglena pascheri* Swir. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
5. *Euglena viridis* Ehr. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
6. *Lepocinclis fusiformis* (Мингазова и др., 1997; Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
7. *Monomorphina pyrum* var. *pseudonordstedtii* (Pochm.) Popova (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
8. *Petalomonas irregularis* (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
9. *Phacus alatus* Klebs. var. *alatus* (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
10. *Phacus caudatus* Hubner (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
11. *Phacus longicauda* (Ehr.) Duj. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
12. *Phacus monilatus* Stokes var. *monilatus* (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
13. *Phacus parvulus* Klebs var. *parvulus* (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
14. *Phacus pleueronectes* (Ehr.) Duj (Оценка..., 1999б).
15. *Phacus pleueronectes* (Ehr.) Duj var. *hamelii* (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
16. *Phacus pleueronectes* (Ehr.) Duj var. *hyalinus* (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
17. *Strombomonas acuminata* (Schmarda) Defl. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).

18. *Strombomonas schauinslandii* (Lemm.) Defl. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
19. *Trachelomonas abrupta* var *abrupta* Snir (Летопись природы, 1997).
20. *Trachelomonas cervicula* Stokes emend. Swir. (Оценка..., 1999б; Мингазова и др., 2009).
21. *Trachelomonas curta* Da Cunha (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
22. *Trachelomonas cylindrica* Ehr. (Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
23. *Trachelomonas hexangulata* (Оценка..., 1999б).
24. *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein (Летопись природы, 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
25. *Trachelomonas horrida* Palmer (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
26. *Trachelomonas oblonga* Lemm. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 2009).
27. *Trachelomonas obovata* Stokes emend. Defl. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999; Мингазова и др., 2009).
28. *Trachelomonas ornata* (Swir.) Skv. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997).
29. *Trachelomonas planctonica* Swir. f. *planctonica* (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
30. *Trachelomonas volvochina* Ehr. (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997).
31. *Urceolus sabulosus* (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).

ОТДЕЛ ХАНТОРНЫТА ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ

1. *Aulacochloris areolata* Pasch (Оценка..., 1999б).
2. *Ellipsoiden simplex* Pasch (Летопись природы, 1997; Оценка..., 1999б).
3. *Ophiocytium capitatum* Wolle (Оценка..., 1997; Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
4. *Pseudostaurastrum hastatum* (Reimsch) Chod (Летопись природы, 1997).
5. *Vaucheria sessilis* (Vauch.) (Мингазова и др., 1997; Оценка, 1999б; Мингазова и др., 2009).

ОТДЕЛ DYNORHYTA ПИРОФИТОВЫЕ (ДИНОФИТОВЫЕ)

1. *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
2. *Glenodinium* sp. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
3. *Gymnodinium* sp. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
4. *Peridinium* sp. (Мингазова и др., 1997; Мингазова и др., 2009).
5. *Peridinium bipes* tab. *travectum* f. *tabulatum* (Her.) Lef. (Мингазова и др., 2009)
6. *Peridinium aciculiferum* Lemm. (Оценка..., 1999б).

ОТДЕЛ СРУПТОРНУТА КРИПТОФИТОВЫЕ

1. *Cryptomonas* sp. (Мингазова и др., 2009)

ОТДЕЛ RHODORHYTA КРАСНЫЕ

1. Батрахоспермум слизистый, или четковидный *Batrachospermum gelatinosum* (L.) DC. [*B. Moniliforme* Roth] (Красная книга, 2013). Занесен в Красную книгу Республики Марий Эл.
2. *Lemanea nodosa* Kutz. (Мингазова и др., 1997).

Таксономическая структура водорослей заповедника

THALLOBIONTA НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Таксон	Число видов
ОТДЕЛ CYANORHYTA СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ	23
ОТДЕЛ CHLORORHYTA ЗЕЛЕННЫЕ	78
ОТДЕЛ BACILLARIORHYTA ДИАТОМОВЫЕ	74
ОТДЕЛ CHRYSORHYTA ЗОЛОТИСТЫЕ	29
ОТДЕЛ EUGLENORHYTA ЭВГЛЕНОВЫЕ	31
ОТДЕЛ ХАНТОРНУТА ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ	5
ОТДЕЛ DINORHYTA ПИРОФИТОВЫЕ	6
ОТДЕЛ СРУПТОРНУТА КРИПТОФИТОВЫЕ	1
ОТДЕЛ RHODORHYTA КРАСНЫЕ	2

Итого 249 видов, из них один занесен в Красную книгу Республики Марий Эл

Библиографический список

1. Красная книга Республики Марий Эл. Т. Растения. Грибы. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – 324 с.
2. Летопись природы. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса. Кн. 3. 1996 год. – Йошкар-Ола: Гос. природный заповедник «Большая Кокшага», 1997. – 135 с.
3. Мингазова, Н.М. Оценка состояния водных объектов заповедника «Большая Кокшага» (по результатам изучения за 1997 г.) / Н.М. Мингазова, О.В. Палагушкина, О.Ю. Деревенская и др. – Казань: Казанский гос. ун-т, 1997.
4. Мингазова, Н.М. Гидробиологические исследования водных объектов заповедника «Большая Кокшага» / Н.М. Мингазова, Л.Р. Павлова, О.В. Палагушкина, О.Ю. Деревенская, В.И. Стрюков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2009. – С. 213-246.
5. Оценка состояния водных объектов заповедника «Большая Кокшага» (по результатам изучения за 1996 г.) / Мингазова Н.М., Палагушкина О.В., Деревенская О.Ю. и др. – Казань: Казанский гос. ун-т, 1997. – 115 с.
6. Оценка состояния водных объектов в ГПЗ «Большая Кокшага» (по результатам изучения за 1999 г.) / Мингазова Н.М., Палагушкина О.В., Деревенская О.Ю. и др. – Казань: Казанский гос. ун-т, 1999. – 53 с.
7. Оценка состояния водных объектов заповедника «Большая Кокшага» (по результатам изучения за 1998 г.) / Мингазова Н.М., Палагушкина О.В., Деревенская О.Ю. и др. – Казань: Казанский гос. ун-т, 1999б. – 72 с.

A LIST OF ALGAE FOR THE «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

L.V. Ryzhova

The algae inventory in the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve are summarized (The inventory was carrying out during the last 20 years. Different researchers were working under it). According to the results of the inventory, there are 249 species of algae in the nature reserve.

Keywords: *algae, species composition, taxonomic affiliation.*

УДК 577.4 (470.343)

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЗАЙЦА-БЕЛЯКА И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЕГО ПОВЕДЕНИЯ В ЗАПОВЕДНИКЕ

Ю. П. Демаков, В. А. Корнеев, М. Н. Князев

Приведены данные, характеризующие динамику численности зайца-беляка на территории заповедника «Большая Кокшага» за 22 года наблюдений, полученные на основе зимних маршрутных учетов. Показано, что изменение плотности его популяции представляло собой вспышку размножения с прохождением фаз нарастания численности (1994-2000 гг.), максимума (2001-2003), снижения (2004-2005) и депрессии (2006-2015). Наиболее значимыми факторами динамики численности являлись плотность его популяции в предыдущем году и сумма осадков за апрель-май того же года. В связи с введением заповедного режима на изучаемой территории наблюдалось изменение поведения зверьков: они нередко свободно передвигаются по угодьям днем, стали менее боязливыми и при дневных встречах ближе подпускают к себе.

Ключевые слова: заяц беляк, динамика численности, факторы, поведение.

Введение

Заяц-беляк (*Lepus timidus* L., 1758) является не только одним из популярных объектов спортивной охоты, но и важным элементом лесных биоценозов, играя определенную роль в питании хищных зверей и птиц [1, 4, 9, 12, 16, 23, 25]. Он служит также источником природно-очаговых инфекций человека и животных, оказывает значительное влияние на лесовозобновление.

Несмотря на большое количество исследований, касающихся различных сторон жизнедеятельности зайца-беляка, многие вопросы его биологии и популяционной экологии остаются пока неясными. Это касается прежде всего закономерностей динамики численности данного вида и причин ее цикличности, выявленной рядом авторов. Так, к примеру, по данным учета шкур зверей компанией Гудзонова залива в Канаде за 200-летний период, четко выражены циклы численности зайца-беляка и рыси с периодом 9-10 лет [14, 17, 29, 30]. В средней полосе европейской части России периоды депрессии численности зайца-беляка длятся, по данным исследователей [15, 16], 5-7 лет, а на Севере – 9-11 лет. Колебания его численности в Якутии также происходят циклически, повторяясь через 8-13 лет, и идут асинхронно в различных ее частях [21]. В заповеднике «Столбы» периоды низкой численности беляка длятся от 3 до 9 лет [24], а на территории Зейского заповедника

Амурской области в ее динамике за 16 лет какой-либо ритмики не проявилось [19].

Цель данной работы – анализ динамики численности зайца-беляка за 22-летний период функционирования заповедника и выявление определяющих ее факторов. В данной работе, которая является продолжением наших долговременных исследований в области экологии позвоночных животных [10, 11], сделана также попытка проследить влияние заповедного режима на поведение зверьков.

Состояние вопроса

Популяция каждого живого организма, взаимодействуя с окружающим миром, преследует свою основную жизненную цель, заложенную природой, – сохранять определенный уровень численности, соответствующий имеющимся ресурсам среды. Динамика численности популяций животных, в процессе которой происходят ее постоянные колебания, представляет собой отражение их борьбы за свое существование. Без этих колебаний, названных С.С. Четвериковым [27] «волнами жизни» и являющихся необходимым состоянием популяций, немыслима эволюция биосферы [13, 18, 26, 28].

Взгляды исследователей на причины, вызывающие изменения численности в популяциях животных, в том числе и зайца-беляка, различны. Этой проблеме посвящены тысячи публикаций, и она, по общему признанию специалистов, считается главной и наиболее сложной в экологии [5, 17, 22]. Одна группа авторов связывает эти причины с погодными условиями, другая – с состоянием кормовой базы, третья – с взаимовлиянием в системе «хищник-жертва» или внутрипопуляционной стресс-регуляцией, четвертая – с возникновением эпизоотий, пятая – с межвидовой конкуренцией в биоценозах, шестая – с генетической и экологической неоднородностью популяций, шестая – с отравлением токсинами, выделяемыми животными в процессе своей жизнедеятельности. Дело в том, что факторы динамики численности животных довольно разнообразны и взаимосвязаны между собой. Истинная роль каждого из них часто завуалирована различными «шумами» и трудно поддается количественной оценке. Поэтому каждый исследователь подходит к решению проблемы, исходя из широты своих знаний и научных интересов. Так, В.А. Попов [20] выделяет четыре группы факторов, изменяющих численность беляка в Волжско-Камском крае: эпизоотии, метеоусловия, хищники и стихийные бедствия. Последние губительно влияют на пойменные группировки зайцев во время паводков. Погода напрямую воздействует мало, но наблюдались случаи гибели зайчат в

периоды с повышенным количеством осадков, сопровождающиеся похолоданием. Теплое начало зимы с поздним установлением снежного покрова может вызывать повышенную гибель вылинявших к этому времени беляков, в том числе и в результате охоты. С ростом численности в популяциях беляков распространяются заболевания, сокращаются запасы зимних кормов и снижается их качество, растет численность хищников, усиливается промысел [16]. Ослабление популяций зайца вызывает, по-видимому, комплекс факторов, в том числе и гельминтозы. Потомство становится более слабым, подверженным губительному воздействию внешних условий. В то же время интенсивность размножения беляков в Якутии [21] остается довольно стабильной и не может рассматриваться как причина падения их численности. На ее пике срабатывают какие-то внутрипопуляционные, не выясненные пока механизмы, приводящие к резкому сокращению поголовья зверьков.

Многообразие теорий динамики популяций животных объясняется несколькими причинами. Во-первых, оно обусловлено многообразием жизненных форм организмов, различающихся по своим экологическим свойствам, стратегии поведения и способности занимать определенное положение в биоценозах. Так, к примеру, одни виды способны доминировать в биоценозе, а другие – нет, численность одних видов довольно стабильна во времени, а у других же периодически возникают вспышки массового размножения, заканчивающиеся глубокой и продолжительной депрессией [5, 8, 22]. Во-вторых, сказывается недостаток фактических материалов, особенно основанных на длительных комплексных наблюдениях за состоянием популяций на стационарных объектах. Эта проблема остается актуальной и сегодня.

Единой теории, способной объяснить колебания численности всех живых организмов, быть, вероятно, не может. Исследователям, по выражению Э. Пианки [18], всегда следует опасаться излишних упрощений и мышления в рамках одного фактора, так как большинство или даже все рассмотренные гипотетические механизмы изменения состояния популяций могут действовать сообща, приводя к наблюдаемым циклическим колебаниям их численности. Усилия ученых должны быть направлены, вероятно, на разработку частных теорий популяционной динамики конкретных видов растений и животных.

Наибольшее признание среди экологов получила в настоящее время так называемая «синтетическая» теория, рассматривающая колебания численности популяций животных как автоматическое взаимодействие двух принципиально различных процессов: модификации и регуляции [2, 5, 7, 8]. Их противопоставление друг другу невозможно и по сущест-

ву неправильно. Модификация вызывает подъемы и спады численности, обусловленные случайными по отношению к популяции изменениями факторов. Влияние модифицирующих факторов на популяцию животного может быть прямым или косвенным – через изменение состояния кормовых растений и активности естественных врагов и конкурентов. Регуляция, в отличие от этого, заключается в сглаживании возникающих случайных колебаний различными действиями механизмов, зависящих от плотности популяции и действующих по принципу отрицательной обратной связи (рис. 1). В качестве регуляторов выступают внутри- и межвидовые отношения, действие которых ограничено определенными порогами (рис. 2). Так, многоядные хищники наиболее эффективно сдерживают рост численности популяции жертвы только при низкой ее плотности. В более широких пределах действует численная реакция специализированных хищников, которые сохраняют регулирующее значение не только в период низкой численности своих жертв, но и во время ее существенных подъемов. Регулирующая роль болезней животных обнаруживается, как правило, на высоких уровнях плотности популяции, когда начинают сказываться неблагоприятные последствия скученности особей. Предельным регуляторным механизмом служит внутривидовая конкуренция, которая вступает в действие на уровнях численности, близких к полному насыщению среды.

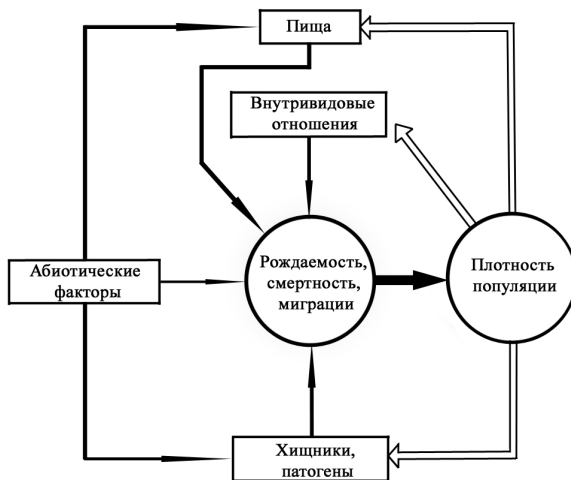


Рис. 1. Принципиальная схема синтетической теории динамики численности популяций



Рис. 2. Ступенчатый механизм регуляции численности популяций организмов

Материал и методика исследования

Исходный материал собран сотрудниками заповедника во время зимних маршрутных учетов, выполненных по стандартной методике в 1994-2015 годах. Маршруты, протяженность которых составила в целом за все годы учетов 6468 км, заложены в различных лесных экотопах. Дополнительно обработано и проанализировано 555 карточек встреч зайцев-беляков и их следов, заполненных сотрудниками заповедника, из них карточек с визуальными встречами, большинство которых произошло в бесснежный период, – 244.

Для анализа состояния популяции зайца-беляка использовали:

- 1) плотность популяции, экз. на 1000 га;
- 2) абсолютную величину прироста популяции, показывающую разность между плотностью популяции зайца в текущем году и плотностью его популяции в предыдущем году, \pm экз. на 1000 га;
- 3) коэффициент прироста популяции, выражаемый отношением плотности популяции зайца в текущем году к плотности его популяции в предыдущем году, доля единицы;
- 4) коэффициент успешности развития популяции, выражаемый через отношение коэффициента прироста популяции зайца в текущем году к максимально возможной величине этого показателя при плотности его популяции, отмечавшейся в предыдущем году, доля единицы.

Цифровой материал обработан на ПК с использованием стандартных методов математической статистики и пакетов прикладных программ, позволивших провести множественный регрессионный анализ.

Результаты исследований и их интерпретация

Анализ исходного материала показал, что все показатели состояния популяции зайца-беляка изменялись на территории заповедника «Большая Кокшага» в рассмотренный отрезок времени в очень больших пределах (табл. 1). Так, плотность его популяции колебалась в пределах 1,0–41,2 особей на 1000 га угодий заповедника или от 21 до 886 голов на всей его территории. Эти значения соответствуют низкому уровню численности беляка в европейской части России [4, 15, 16, 23, 25], где максимальная плотность его популяции достигает 300 особей на 1000 га, составляя в среднем 14–23 особи. Очень высокая численность беляка отмечается в Якутии, где в периоды максимума она поднимается до 1000–2000 особей на 1000 га [21], а в Северной Америке – до 700 особей на 1000 га [30].

Численность популяции зайца в заповеднике «Большая Кокшага», где основную долю площади занимают малопригодные для его жизни сосняки лишайниково-мшистые и зеленомошные, замещающиеся частично березняками [6], лимитируется кормовой базой. Благоприятных же для его обитания экотопов, особенно осиновых и березовых молодняков на вырубках, немного, и они, к тому же, постепенно сокращаются в связи с введением заповедного режима, что приводит к снижению численности зайца. По мере развития биогеоценозов заповедника и приближению их к стадии климакса численность беляка должна постепенно стабилизироваться на уровне более низком, чем прежде. В Зейском заповеднике, где, как и в заповеднике «Большая Кокшага», мало пригодных для жизни беляка стадий, численность его в период депрессии снижается до 2,0–4,1 особей на 1000 га в малокормных местах и до 10,0–14,6 в более благоприятных условиях [1].

Таблица 1

Изменчивость популяционных показателей зайца-беляка на территории заповедника по данным зимних маршрутных учетов за 1994–2015 годы

Параметр	Значения статистических показателей			
	M_x	min	max	S_x
Плотность популяции, экз. на 1000 га	13,6	1,0	41,2	12,0
Прирост популяции, \pm экз. на 1000 га	-0,1	-15,4	23,0	10,5
Коэффициент прироста популяции	1,4	0,2	5,6	1,4
Коэффициент успешности развития	0,8	0,1	3,1	0,7

Примечание: M_x – среднее арифметическое значение показателя; min, max – минимальное и максимальное значения; S_x – среднее квадратическое (стандартное) отклонение показателя.

Амплитуда изменений плотности популяции зайца в анализируемый отрезок времени достигала в заповеднике 42-кратной величины, что в целом соответствует данным по европейской части России [25]. В Сибири же максимум плотности популяции беляка превосходит минимум в 65 раз, а в Якутии – подчас даже в 77 раз [21]. Динамика плотности популяции зайца в заповеднике представляла собой вспышку размножения с прохождением фаз нарастания численности, максимума, снижения и депрессии (рис. 3), во многом сходную со вспышками массового размножения вредных лесных насекомых [7].

Тренд значений показателя, т.е. общее направление его изменения, описывает функция

$$Y = 5,01 \cdot 10^{-3} \cdot X^{4,128} \cdot \exp(-5,98 \cdot 10^{-6} \cdot X^{5,128}) + 6,21; R^2 = 0,753,$$

где Y – плотность популяции зайца, экз. на 1000 га; $X = t - 1992$, где t – календарный год по юлианскому календарю.

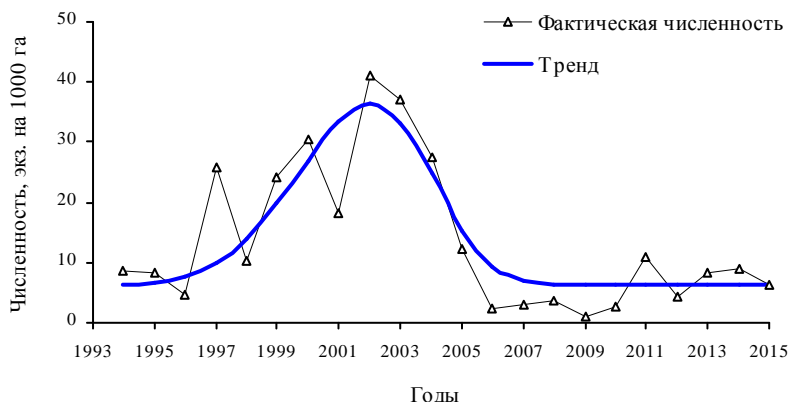


Рис. 3. Динамика плотности популяции зайца беляка на территории заповедника

Значения индекса плотности популяции беляка, представляющие собой отношение фактической величины к расчетной по функции временного тренда, изменялись от 16,1 до 258,8 % . В динамике показателя выделяются два пика, приходящиеся на 1997 и 2011 годы (рис. 4). Глубокая депрессия отмечается в 2006-2010 годах. Абсолютная величина годовичного изменения плотности популяции зайца варьировала от -15,4 до 23,0 особей на 1000 га (рис. 5), а коэффициента прироста – от 0,2 до 5,6 относительных единиц (рис. 6). Наибольшие абсолютные положительные изменения отмечались в 1997, 1999 и 2002 годах, а отрицательные – в 1998, 2001 и 2005

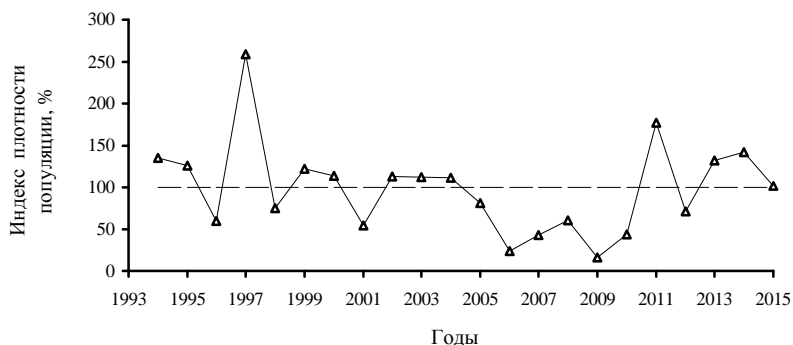


Рис. 4. Динамика индекса плотности популяции беляка на территории заповедника

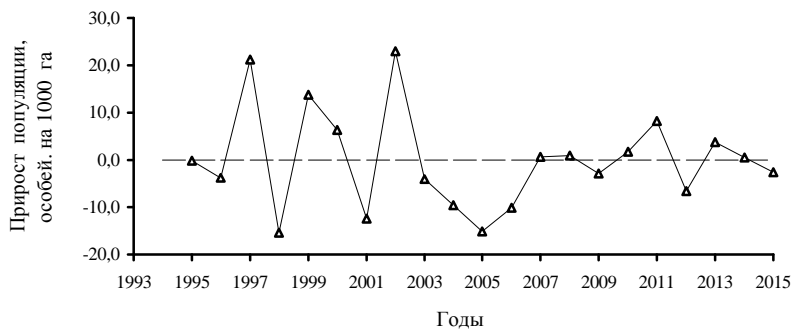


Рис. 5. Динамика абсолютной величины прироста популяции зайца-беляка

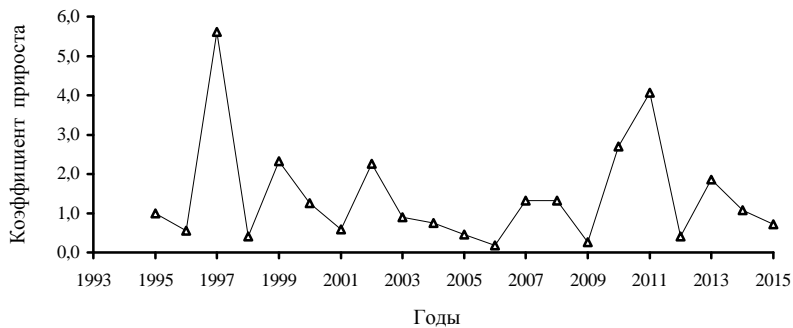


Рис. 6. Динамика коэффициента прироста популяции зайца-беляка

Коэффициент прироста популяции (K_p), который, согласно синтетической теории динамики численности, изменяется автоматически в зависимости от ее плотности в биотопе, регулирующий процессы встречи половых партнеров, рождаемости и смертности, обеспечивая соблюдение баланса между потребностями популяции и возможностями среды, действует у зайца-беляка очень слабо (рис. 7). Средний уровень его значений аппроксимирует функция $K_p = 2,38 \cdot \exp(-16,09 \cdot 10^{-2} \cdot X) + 0,75$, объясняющая только 22,2 % общей дисперсии показателя. Биологический предел значений коэффициента прироста популяции ($K_{sup.}$), т.е. максимально возможный его уровень, наилучшим образом описывает функция $K_{sup.} = 4,86 \cdot \exp(-5,53 \cdot 10^{-3} \cdot X^{1,711}) + 1,24$, где X – плотность популяции зайца в предыдущем году, экз./1000 га.

Отношение фактического значения коэффициента прироста популяции зайца к максимально возможному позволяет оценить успешность его развития при наблюдаемой численности. Величина этого параметра, названного нами коэффициентом успешности развития популяции, изменяется у беляка на территории заповедника от 0,1 до 3,1 относительных единиц. В динамике его значений выделяется пять пиков, отмечавшихся в 1997, 1999, 2002, 2011 и 2013 годах (рис. 8), которые во многом совпадают с пиками других параметров, описанных выше. С 2003 по 2010 годы наблюдалась депрессия популяции, частично проявляющаяся и на всех предыдущих графиках.

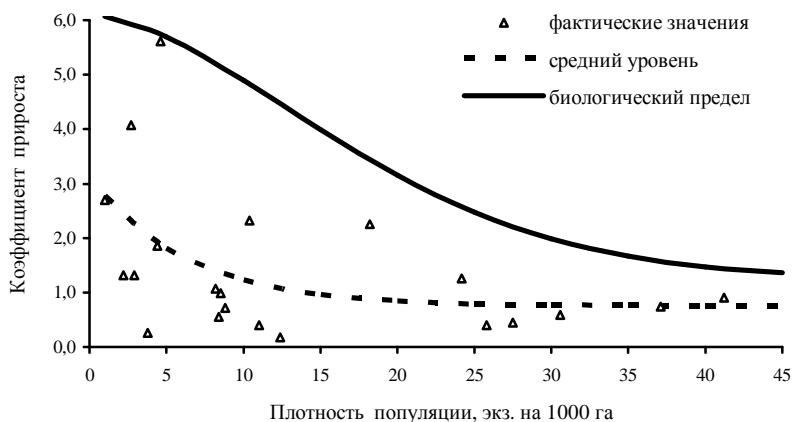


Рис. 7. Зависимость коэффициента прироста популяции зайца-беляка от ее плотности

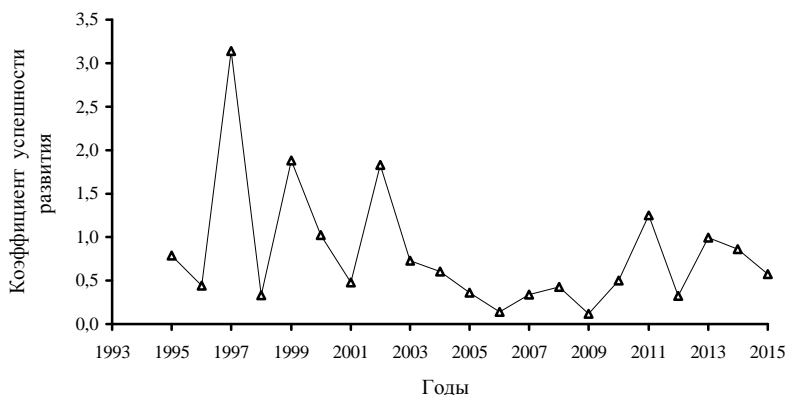


Рис. 8. Динамика коэффициента успешности развития популяции беляка в заповеднике

Какие же факторы обуславливают подъем и спад численности зайца и почему в ее динамике нет четко выраженной ритмики, выявленной исследователями в других регионах? В 2007 году Д.Б. Гелашвили с соавторами [3] предприняли попытку увязать изменения численности крупных млекопитающих, в том числе и зайца-беляка, за 11-летний период (1994-2004 годы) с погодными условиями, которая оказалась безуспешной. Причиной этого является, на наш взгляд, не только короткий период наблюдений, на что указывают сами авторы, но и игнорирование при математической обработке материала предыдущей плотности популяции животных.

Проведенные нами расчеты показали, что погодные условия, учитываемые совместно с фактором плотности популяции зайца, оказывают существенное влияние на колебания его численности в заповеднике. Эту зависимость, в которой наиболее значимыми предикторами являлись плотность популяции зайца в предыдущем году (N , экз./1000 га) и сумма осадков за апрель-май того же года (X , мм), аппроксимирует уравнение регрессии $Y = 14,42 \cdot N^{0,511} \cdot \exp(-22,89 \cdot 10^{-3} \cdot X)$, объясняющее 55,7 % исходной дисперсии численности животного (Y , экз./1000 га). Логически оно полностью соответствует имеющимся сведениям по экологии этого вида [16], согласно которым холодная погода весной, а особенно обильные осадки, приводят к массовой гибели зайчат. Влияние факторов плотности популяции зайца и весенних осадков весной наиболее сильно проявляется при низком уровне их значений. По мере же увеличения величины этих предикторов сила их воздействия медленно, но неуклонно снижается, приближаясь к определенному порогу (рис. 9).

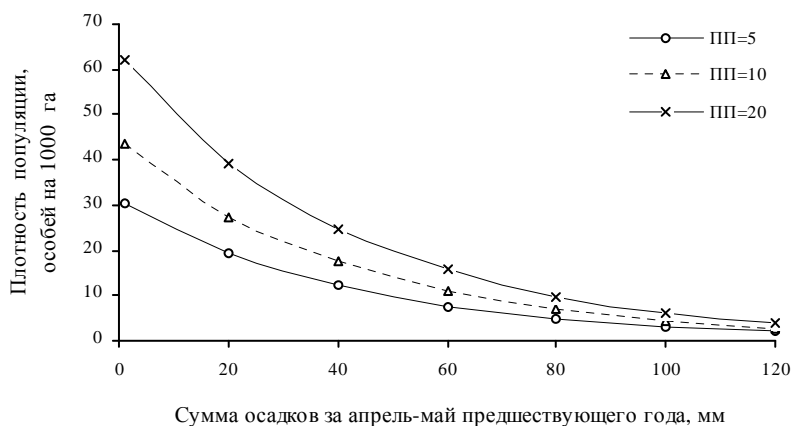


Рис. 9. Зависимость текущей плотности популяции (ПП) беляка от предыдущей и суммы осадков за апрель-май предыдущего года

Еще одним фактором, оказывающим достоверное и положительное влияние на изменение численности зайца на территории заповедника, является максимальная высота снежного покрова зимой предшествующего года (Z , см). С учетом этого фактора уравнение регрессии объясняет уже 62,6 % дисперсии оцениваемого параметра и выглядит следующим образом: $Y = 7,30 \cdot N^{0,523} \cdot \exp(11,56 \cdot 10^{-3} \cdot Z - 28,7 \cdot 10^{-3} \cdot X)$. Увеличение толщины снежного покрова способствует улучшению условий ночевки зайца и снижению эффективности охоты его хищников. Достичь более высокой точности уравнения, видимо, невозможно из-за ошибок в оценке численности зайца.

Отсутствие четкой ритмики плотности популяции зайца на территории заповедника объясняется, на наш взгляд, влиянием большого комплекса хищников (волка, рыси, енотовидной собаки, хоря, куницы, филина, бородатой неясыти), а не какого-либо одного из них. Так, в частности, нами было установлено, что шерсть беляков содержится в 58 % исследованных волчьих экскрементов, а динамика численности рыси совпадает с таковой у зайца [11]. Резко выраженные колебания численности видов в системе «хищник-жертва» возникают, как было доказано математически А. Лоткой и В. Вольтеррой еще в начале XX столетия [2, 7, 8, 15, 17], лишь в случае явного доминирования одного из видов хищников и запаздывания ответных реакций каждой из взаимодействующих популяций, обусловленных в основном продолжительностью беременности самок.

Введение заповедного режима привело, как показал анализ карточек встреч, к некоторому изменению поведения зайцев, которые стали меньше бояться людей и подпускать их на более близкое расстояние к себе. Об этом убедительно свидетельствуют изменения величины индекса встреч беляка, представляющего собой отношение числа зафиксированных встреч к плотности его популяции в данном году и средней дистанции убегания, т.е. расстояния, на котором он находился в момент встречи и был потревожен наблюдателем. На величину этих показателей влияет, безусловно, множество факторов, в том числе плотность популяции зайца, погодные условия, а также добросовестность наблюдателя и количество времени, проведенное им в лесу. Однако, несмотря на большую вариабельность этих факторов, четко проявляется тенденция к неуклонному увеличению значения индекса встреч зайца (рис. 10) и сокращению дистанции убегания (рис. 11), величина которой практически не зависит от плотности популяции животного ($r = 0,25$). В течение первых шести лет существования заповедника беляки при встречах обычно не подпускали человека ближе 20 м, а через 15 лет – чаще всего уже на 5-10 м. При этом зверьки, особенно молодые зайчата, уходили спокойно, иногда подпуская человека очень близко.

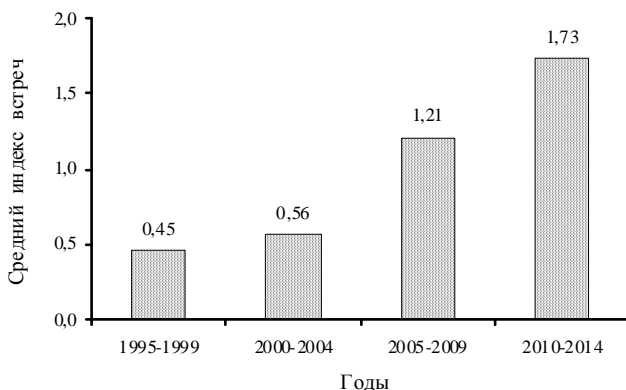


Рис. 10. Изменение величины индекса встреч зайца-беляка на территории заповедника

Вне заповедной территории встречи свободно передвигающихся днем по лесу зайцев-беляков бывают очень редки. Так, один из авторов в течение более полувека постоянно и круглогодично занимался проведением полевых зоологических исследований в лесах Республики Марий Эл и регулярно находился на природе с другими целями, в том

числе посещал в течение тридцати лет современную территорию заповедника до его образования на этом месте. За весь этот срок он в дневное время только четыре раза встречал свободно передвигающихся по лесу зайцев, а не поднятых им с лежки, в том числе одна пара бегающих зверьков была встречена в марте во время гона.

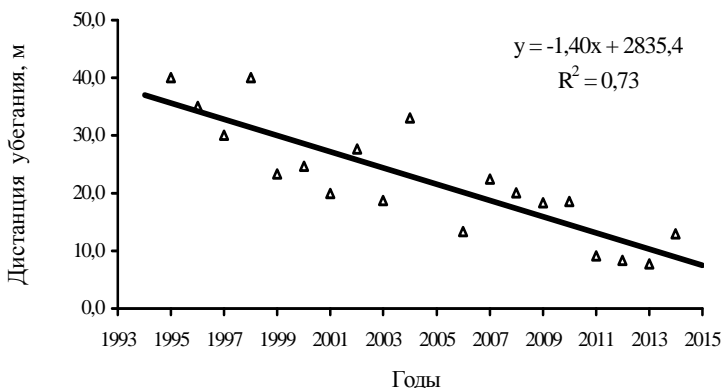


Рис. 11. Изменение средней дистанции убегания беляка на территории заповедника

В различные сезоны года дневная активность беляков не одинакова. На четыре осенне-зимних месяца (с ноября по февраль) приходится 10,8 % всех зафиксированных встреч, на два весенних (март и апрель) – 16,1 %, на май – 10,3 %, июнь – 38,6 %, июль – 13,0 %. Повышение частоты встреч зайцев в летние месяцы объясняется обилием кровососущих насекомых, вынуждающих их кормиться в основном днем. Оставлять лежку днем заставляют зайцев также иксодовые клещи, от которых они пытаются избавиться, «купаясь» в песке и пыли на лесных дорогах, что неоднократно отмечают в карточках встреч сотрудники заповедника. В каждом из последующих месяцев (августе, сентябре и октябре) количество встреч было примерно одинаковым – в целом 11,2 % от общего их числа за год.

В карточках встреч отмечено также, что в первой декаде марта зверьки часто держатся парами, иногда по три особи вместе. Это свидетельствует о прохождении у зайцев в эти сроки гона. Встречи пар наблюдались также в третьей декаде апреля и во второй декаде мая. В июне у зайцев проходит второй гон, и животные часто держатся парами, иногда по три и четыре особи. В июле также иногда встречаются пары беляков.

Количество зафиксированных встреч зайца весьма неравномерно распределяется по светлomu времени суток: из 223 встреч 9,4 % приходится на утро, 82,5 % – на середину дня, 8,1 % – на вечер. Такое распределение, однако, связано, вероятнее всего, с особенностями распорядка дня работников охраны, нежели с образом жизни зайцев.

Выводы

1. Плотность популяции зайца-беляка на территории заповедника колебалась в пределах 1,0–41,2 особей на 1000 га угодий, что соответствует низкому уровню его численности применительно к европейской части России.

2. Численность популяции зайца в заповеднике лимитируется кормовой базой.

3. Динамика плотности популяции зайца в заповеднике с 1994 по 2015 год представляла собой вспышку размножения с прохождением фаз нарастания численности, максимума, снижения и депрессии, во многом сходную со вспышками массового размножения вредных лесных насекомых. В ней отсутствует какая-либо ритмичность.

4. Наиболее значимыми факторами динамики численности зайца являются плотность его популяции в предыдущем году, сумма осадков за апрель-май того же года и максимальная высота снежного покрова, снижающая эффективность охоты хищников.

5. Введение заповедного режима приводит к некоторым изменениям поведения зайцев: они нередко свободно передвигаются по угодьям днем, становятся менее боязливыми и при встречах ближе подпускают к себе людей.

6. Исследования в области популяционной экологии зайца-беляка, учитывая его важную роль в биоценозах заповедника, необходимо продолжить, обратив особое внимание на роль хищников в динамике его численности, сроки гона и влияние погодных условий на выживаемость молодняка.

Авторы выражают искреннюю благодарность всем сотрудникам заповедника, принимавшим активное участие в сборе материала.

Библиографический список

1. Бромлей, Г. Ф. Млекопитающие Зейского заповедника / Г.Ф. Бромлей, В.А. Костенко, И.Г. Николаев и др. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – 142 с.
2. Викторov, Г. А. Проблемы динамики численности насекомых (на примере вредной черепашки) / А.Г. Викторov. – М.: Наука, 1967. – 271 с.

3. Гелашвили, Д. Б. Связь биоразнообразия заповедника с погодными условиями в 1994–2005 годах / Д.Б. Гелашвили, И.О. Иванов, Л.А. Солнцев // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – С. 111-134.
4. Громов, И. М. Млекопитающие фауны СССР / И.М. Громов, А.А. Гуреев, Г.А. Новиков и др. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 229-231.
5. Демаков, Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) / Ю.П. Демаков. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. – 416 с.
6. Демаков, Ю. П. Структура земель и лесов заповедника / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – С. 9-49.
7. Динамика численности лесных насекомых / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов и др. – Новосибирск: Наука, 1984. – 224 с.
8. Дэвис, Д. Э. Регуляция популяций у млекопитающих / Д.Э. Дэвис, Д.Д. Кристиан // Успехи современной териологии. – М.: Наука, 1977. С. 46-54.
9. Кожечкин, В. Соболь и заяц-беляк: хищник и жертва / В. Кожечкин, М. Смирнов // Охота и охотничье хозяйство. – 2014. – № 2. – С. 16-19.
10. К экологии лося (*Alces alces* L., 1758) в заповеднике «Большая Кокшага» / В.А. Корнеев, А.Ф. Мансуров, А.В. Полевщиков, М.Н. Князев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. – Йошкар-Ола: МарГУ 2009. – С. 318-333.
11. Корнеев, В. А. Волк (*Canis lupus* L., 1758) и рысь (*Lynx lynx* L., 1758) в заповеднике «Большая Кокшага» / В.А. Корнеев, А.Ф. Мансуров, Н.М. Князев // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – С. 235-256.
12. Кучеренко, С. П. Хищные звери леса / С.П. Кучеренко. – М.: Агропромиздат, 1988. – 255 с.
13. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
14. Максимов, А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А.А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 250 с.
15. Наумов, Н. П. Экология животных / Н.П. Наумов. – М.: Высшая школа, 1963. – 618 с.
16. Наумов, С. П. Экология зайца-беляка / С.П. Наумов. – М.: МОИП, 1947. – 207 с.
17. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 742 с.
18. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
19. Подольский, С. А. Использование данных многолетних учетов промысловых зверей в Зейском заповеднике для оценки тенденций динамики их численности на территории Амурской области / С.А. Подольский, С.Ю. Игнатенко, Е.К. Красикова и др. // Заповедное дело. Научно-методические записки. Вып. 15. – М.: РАН, 2013. – С. 5-16.
20. Попов, В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края / В.А. Попов. – Казань: КФАН АН СССР, 1960. – 468 с.

21. Попов, М. В. Биология охотничье-промысловых зверей Якутии / М.В. Попов, Н.Г. Соломонов, И.И. Мордосов, Ю.В. Лабутич. – Новосибирск: Наука, 1980. – 160 с.
22. Садыков, О. Ф. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели / О.Ф. Садыков, И.Е. Бененсон. – М.: Наука, 1992. – 191 с.
23. Сиивонен, Л. Млекопитающие Северной Европы / Л. Сиивонен. – М.: Лесная промышленность, 1979. – 231 с.
24. Смирнов, М. Н. Заяц-беляк (*Lepus timidus* L., 1758) в северо-западной части Восточного Саяна / М.Н. Смирнов, В.В. Кожечкин // Заповедное дело: научно-методические записки. – М.: РАН, 2014. – С. 5-21.
25. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Зайцеобразные / В.Е. Соколов, Е.Ю. Иванникова, В.В. Груздев, В.Г. Гептнер. – М.: Наука, 1994. – 272 с.
26. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1977. – 302 с.
27. Четвериков, С. С. Волны жизни (из лепиденторологических наблюдений 1903 г.) / С.С. Четвериков // Дневник зоол. отд. Императорского о-ва любителей естествознания и энтографии. – М., 1905. – Т. 3, вып. 6. – С. 106-110.
28. Яблоков, А. В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсупов. – М.: Высшая школа, 1981. – 344 с.
29. Elton, C. S. The ten-year cycle in numbers of the Lynx in Canada / C.S. Elton, M. Nicholson // J. Anim. Ecol. – 1942. Vol. 11, № 2. – P. 215-244.
30. Mac Lulich, D. A. Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*) / D.A. Mac Lulich. // Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. – 1937. – № 43. – 136 p.

POPULATION DYNAMICS OF *LEPUS* AND SOME ASPECTS OF ITS BEHAVIOUR IN THE «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

Yu.P. Demakov, V.A. Korneev, M.N. Knyazev

Keywords: *Lepus timidus*, population dynamic, factors, behaviour.

Some data characterizing the population dynamics of lepus in the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve were given. The data include 22-year observations, obtained on the basis of winter route recordings. It was shown that change in density of lepus population was an explosion of population passing through the phases of population – growth (1994-2000), maximum (2001-2003), decrease (2004-2005), and depression (2006-2015). Population density in the preceding year and precipitation in April and May of the same year were the most significant factors for population dynamics. Changes in behavior of lepus (lepus freely move along the territory of the nature reserve during the day, they are less timid and let people approach) was observed as a result of reservation conditions introduction in the studied territory.

УДК 598.2 (470.343)

ОРНИТОФАУНА СОПРЕДЕЛЬНЫХ С ЗАПОВЕДНИКОМ ТЕРРИТОРИЙ

Ю. Г. Мальков

Проведен сравнительный анализ видового состава и плотности орнитофауны, не отнесенной к объектам охоты, в различных биотопах Марийского Полесья на территориях, сопредельных с заповедником «Большая Кокшага». Оценено влияние на особенности ее формирования кормовых, защитных и гнездопригодных свойств лесных биогеоценозов. Наибольшее количество видов птиц (22), отмечено в лесных экотопах с преобладанием спелых ельников, несколько меньше их (17) в спелых сосняках. В луговых экотопах обитает 19 видов, в околородных – 17. Наиболее беден состав орнитофауны (всего 7 видов) в сосновых молодняках. В лесных экотопах наиболее часто встречаются зяблик (*Fringilla coelebs* L.), дрозд-рябинник (*Turdus pilaris* L.), пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* L.) и большая синица (*Parus major* L.), в полевых – трясогузка белая (*Motacilla alba* L.), луговой чекан (*Saxicola rubetra* L.), обыкновенный сверчок (*Locustella naevia* Bodd.), жаворонок полевой (*Alauda arvensis* L.), в околородных – чайка озерная (*Larus ridibundus* L.), ворона серая (*Corvus cornix* L.), трясогузка белая (*Motacilla alba* L.), воробей полевой (*Passer montanus* L.) и ласточка деревенская (*Hirundo rustica* L.).

Ключевые слова: орнитофауна, биотопы, разнообразие.

Введение

Устойчивость экологических систем определяется многими факторами, одним из которых является биологическое разнообразие, в том числе и орнитофауны, которое может служить надежным показателем степени антропогенной нагрузки на экологические системы и использоваться при мониторинге их состояния. Видовой состав орнитокомплексов и плотность населения птиц в биотопах определяются совокупностью целого ряда факторов, влияющих на кормовые, защитные и гнездопригодные условия их обитания.

Цель работы – оценка видового состава и плотности орнитофауны, не отнесенной к объектам охоты, в различных биотопах Марийского Полесья на территориях, сопредельных с заповедником «Большая Кокшага».

Объекты и методы

Исследованиями охвачены лесные, луговые, водные и околородные экотопы в Медведевском и Килемарском муниципальных районах Республики Марий Эл, которые по физико-географическому районированию входят в состав Центрального агроклиматического района Марийской низменности [1, 4]. Орнитологические полевые исследования проведены

в 2011-2014 годах на площади 4 тысячи гектар. Учет видового состава и численности птиц проведен по стандартной методике [2, 3] в весенне-летний период 2011-2014 годов на орнитологических маршрутах, охвативших около 4 тысяч гектаров угодий. При возникновении трудностей в определении таксономической принадлежности птиц использовали фотофиксацию с последующей идентификацией видов по определителям и прослушиванием аналогов их голосов с записывающих устройств. Расстояние до встречаемых на учете птиц оценивали глазомерно в момент их обнаружения визуально или по голосу. Расчет плотности населения птиц выполнен для каждого из встреченных видов в отдельности по формуле

$$N \text{ вида} = (n_1 \times 40) + (n_2 \times 10) + (n_3 \times 3) / L,$$

где: N вида – число особей на 1 км²; n₁ – n₃ – число особей, зарегистрированных в полосах обнаружения соответственно 0-25 м, 25-50 м, 50-100 м и более; 40, 10, 3 – пересчетные коэффициенты; L – протяженность маршрута, км.

Результаты исследований и их интерпретация

В обследованных нами экотопах, как показал учет, обитает 51 вид птиц, включенных в 25 семейств (табл. 1). Наибольшим количеством видов представлены семейства Славковые (Sylvidae), Дятловые (Picidae), Вьюрковые (Fringillidae), Ястребиные (Accipitridae), Трясогузковые (Motacillidae) и Дроздовые (Turdidae). Все экотопы имеют сугубо специфический состав орнитофауны. В смешанных елово-лиственных лесах отмечены представители 12 семейств, в спелых и приспевающих сосняках – 11-13, в сосновых молодняках – 6, на лугах и полях – 7-9, в околородных экотопах – 11-16. Больше всего семейств птиц обитает в экотопах, примыкающих к водным объектам Килемарского муниципального района.

Таблица 1

Распределение количества видов орнитофауны по биотопам

Семейство	Число видов по биотопам и районам*									
	I		II		III		IV		V	
	М	К	М	К	М	К	М	К	М	К
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. Врановые (Corvidae)	1		1	1			1	1	1	2
2. Дятловые (Picidae)	1	2	2	5					2	2
3. Жаворонки (Alaudidae)			1	1			1	1	1	
4. Славковые (Sylvidae)	3	4	5	5	2	2	2	2	2	6
5. Овсянковые (Emberizidae)	1	1	1	1	1	1	3		1	
6. Синицы (Paridae)	2	3	1	1	1	1				2
7. Мухоловковые (Muscicapidae)	1	1	1	1						2
8. Дроздовые (Turdidae)	1	1	2	2			2	2	1	3
9. Трясогузковые (Motacillidae)			1	1	1	1	3	3	3	3

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
10. Скворцы (Sturnidae)		1								1
11. Вьюрковые (Fringillidae)	4	3	1	1	1	1	1	1	1	3
12. Поползни (Sittidae)	1	1								
13. Пищуховые (Certhiidae)	1	1								
14. Кукушки (Cuculidae)	1	1			1					1
15. Удоды (Upupidae)			1							
16. Совы (Strigidae)										1
17. Голуби (Columbidae)	1	1	1	2						1
18. Иволги (Oriolidae)			1							
19. Соколиные (Falconidae)							1			
20. Ястребиные (Accipitridae)							4	4	3	2
21. Ткачиковые (Ploceidae)									1	
22. Ласточки (Hirundinidae)									1	
23. Стрижи (Apodidae)										1
24. Иволги (Oriolidae)										1
25. Поползни (Sittidae)										1
Всего видов	18	20	19	21	7	6	18	14	17	32

Примечание: * I – смешанные елово-лиственные леса, II – сосновые леса, III – сосновые молодняки, IV – луговые биотопы, V – околородные биотопы; М – Медведевский муниципальный район; К – Килемарский муниципальный район.

В смешанных елово-лиственных древостоях на территории обследованных муниципальных районов обитает почти одно и то же число видов птиц, однако плотность их населения выше в Медведевском районе (табл. 2). Наиболее распространенными являются зяблик, дрозд-рябинник, пеночка-весничка, синица большая. Значительна плотность населения пеночки-теньковки, овсянки обыкновенной, поползня, славки садовой, большого пестрого дятла и пищухи. Реже встречаются дрозды певчий и белобровик, клест-еловик, пеночка-трещотка, чечевица обыкновенная, кукушка обыкновенная и вяхирь. Коэффициент сходства Жаккара, вычисленный по плотности населения видов, между районами составляет 0,67.

В спелых и приспевающих сосняках встречено практически то же количество видов птиц, что и в смешанных елово-лиственных древостоях, однако их состав и численность иные (табл. 3). Наиболее распространены зяблик, дрозд-деряба и большая синица. Часто встречаются также мухоловка-пеструшка, конек лесной, жаворонок лесной, черный дрозд, пеночка-теньковка. Коэффициент сходства плотности населения видов между районами составил 0,60.

В сосновых молодняках обитает небольшое число видов птиц, однако плотность большинства из них очень значительна (табл. 4). Коэффициент сходства плотности населения орнитофауны между районами составляет 0,52.

Таблица 2

**Видовой состав и численность орнитофауны в лесных экотопах
с преобладанием смешанных елово-лиственных древостоев**

№ п/п	Вид	Плотность населения птиц в различных районах, шт./км ²	
		Медведевском	Килемарском
1	Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i> L.)	285	173
2	Дрозд-рябинник (<i>Turdus pilaris</i> L.)	162	113
3	Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i> L.)	154	113
4	Большая синица (<i>Parus major</i> L.)	131	113
5	Пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i> Vieill.)	69	87
6	Славка садовая (<i>Silvia borin</i> Bodd.)	62	53
7	Овсянка обыкновенная (<i>Emberica citrinella</i> L.)	69	60
8	Поползень обыкновенный (<i>Sitta europea</i> L.)	62	53
9	Пищуха (<i>Certia familiaris</i> L.)	46	40
10	Большой пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> L.)	46	40
11	Ворона серая (<i>Corvus cornix</i> L.)	38	0
12	Мухоловка малая (<i>Muscicapa parva</i> Bechst.)	38	33
13	Дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i> L.)	31	0
14	Лазоревка (<i>Parus caeruleus</i> L.)	31	27
15	Клест еловик (<i>Loxia curvirostra</i> L.)	8	7
16	Чечевица обыкновенная (<i>Carpodacus erythrinus</i> Pall.)	8	7
17	Кукушка обыкновенная (<i>Cuculus canoris</i> L.)	5	6
18	Вяхрь (<i>Columba palumbus</i> L.)	5	0
19	Московка (<i>Parus ater</i> L.)	0	7
20	Пеночка зеленая (<i>Phylloscopus trochiloides</i> Sundev.)	0	27
21	Обыкновенный скворец (<i>Sturnus vulgaris</i> L.)	0	47
22	Черный дятел (<i>Dryocopus martius</i> L.)	0	7
23	Ястреб-тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i> L.)	0	2
	Общее число видов птиц	18	20
	Общая плотность населения птиц, шт./км²	1250	1015

Таблица 3

**Видовой состав и численность птиц в лесных экотопах
с преобладанием спелых и приспевающих сосняков**

№ п/п	Вид	Плотность населения птиц в различных районах, шт./км ²	
		Медведевском	Килемарском
1	2	3	4
1	Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i> L.)	157	127
2	Дрозд-деряба (<i>Turdus viscivorus</i> L.)	143	91
3	Большая синица (<i>Parus major</i> L.)	143	91
4	Мухоловка-пеструшка (<i>Muscicapa hypoleuca</i> Pall.)	86	71
5	Конек лесной (<i>Anthus trivialis</i> L.)	86	55
6	Жаворонок лесной (<i>Lullula arborea</i> L.)	71	55
7	Черный дрозд (<i>Turdus merula</i> L.)	71	18
8	Пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i> Vieill.)	71	55
9	Овсянка обыкновенная (<i>Emberica citrinella</i> L.)	57	36

Окончание таблицы 3

1	2	3	4
10	Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i> L.)	57	55
11	Удод обыкновенный (<i>Upupa epops</i> L.)	57	0
12	Серая славка (<i>Scotocerca communis</i> Lath.)	43	21
13	Славка садовая (<i>Sylvia borin</i> Bodd.)	29	55
14	Славка-черноголовка (<i>Sylvia atricapilla</i> L.)	29	45
15	Сойка (<i>Garrulus glandarius</i> L.)	29	18
16	Большой пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> L.)	14	9
17	Черный дятел (<i>Dryocopus martius</i> L.)	14	9
18	Горлица (<i>Streptopelia turtur</i> L.)	4	3
19	Иволга (<i>Oriolus oriolus</i> L.)	4	0
20	Вяхирь (<i>Columba palumbus</i> L.)	0	3
21	Дятел зеленый (<i>Picus viridis</i> L.)	0	55
22	Малый пестрый дятел (<i>Dendrocopos minor</i> L.)	0	9
23	Вертишейка (<i>Jynx torquilla</i> L.)	0	9
	Общее число видов птиц	19	21
	Общая плотность населения птиц, шт./км²	1165	890

Таблица 4

Видовой состав и численность птиц в сосновых молодняках

№ п/п	Вид	Плотность населения птиц в различных районах, шт./км ²	
		Медведевском	Килемарском
1	Большая синица (<i>Parus major</i> L.)	120	200
2	Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i> L.)	130	180
3	Славка садовая (<i>Sylvia borin</i> Bodd.)	40	120
4	Конек лесной (<i>Anthus trivialis</i> L.)	90	200
5	Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i> L.)	90	186
6	Овсянка обыкновенная (<i>Emberica citrinella</i> L.)	40	80
7	Кукушка обыкновенная (<i>Cuculus canoris</i> L.)	10	0
	Общее число видов птиц	7	9
	Общая плотность населения птиц, шт./км²	520	966

В луговых экотопах видовое разнообразие птиц значительно больше, однако плотность их населения невелика (табл. 5). Наиболее распространены здесь трясогузка белая, чекан луговой, сверчок обыкновенный, жаворонок полевой. Коэффициент сходства обилия орнитофауны между районами составил 0,52.

Особенно велико обилие орнитофауны в околородных экотопах (табл. 6.), где наиболее распространены чайка озерная, ворона серая, ласточка деревенская, трясогузка белая и воробей полевой. Реже встречаются крачка черная, крачка речная, трясогузка желтая, конек лесной, чекан луговой и жаворонок полевой. Из дневных хищников здесь отмечены черный коршун, канюк, ястреб-тетеревятник.

Таблица 5

Видовой состав и численность птиц в луговых экотопах

№ пп	Вид	Плотность населения птиц в различных районах, шт./км ²	
		Медведевском	Килемарском
1	Трясогузка белая (<i>Motacilla alba</i> L.)	77	67
2	Чекан луговой (<i>Saxicola rubetra</i> L.)	77	100
3	Сверчок обыкновенный (<i>Locustella naevia</i> Bodd.)	46	60
4	Жаворонок полевой (<i>Alauda arvensis</i> L.)	46	60
5	Овсянка обыкновенная (<i>Emberica citrinella</i> L.)	40	0
6	Трясогузка желтая (<i>Motacilla flava</i> L.)	38	7
7	Ворона серая (<i>Corvus cornix</i> L.)	38	93
8	Овсянка обыкновенная (<i>Emberica citrinella</i> L.)	38	0
9	Щегол обыкновенный (<i>Carduelis carduelis</i> L.)	31	53
10	Камышовка-барсучок (<i>Acrocephalus arundinaceus</i> L.)	31	27
11	Ястреб-тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i> L.)	15	4
12	Канюк обыкновенный (<i>Buteo buteo</i> L.)	15	7
13	Конек луговой (<i>Anthus pratensis</i> L.)	8	40
14	Каменка обыкновенная (<i>Oenanthe oenanthe</i> L.)	8	27
15	Лунь полевой (<i>Circus cyaneus</i> L.)	8	2
16	Кобчик (<i>Erythropus vespertinus</i> L.)	8	0
17	Овсянка камышовая (<i>Emberisa schoeniclus</i> L.)	8	0
18	Коршун черный (<i>Milvus korshun</i> Gm.)	2	2
19	Сверчок речной (<i>Locustella fluviatilis</i> (Wolf)	0	2
Общее число видов птиц		18	15
Общая плотность населения птиц, шт./км²		534	551

Таблица 6

Видовой состав и численность птиц в водных и околоводных биотопах

№ п/п	Вид	Плотность населения птиц в различных районах, шт./км ²		
		Пруд д. Нолька	Озеро Молевое	Пойма реки Б. Кундыш
1	2	3	4	5
1	Чайка озерная (<i>Larus ridibundus</i> L.)	300	100	
2	Ласточка деревенская (<i>Hirundo rustica</i> L.)	208		
3	Трясогузка белая (<i>Motacilla alba</i> L.)	154	400	
4	Воробей полевой (<i>Passer montanus</i> L.)	123		
5	Конек лесной (<i>Anthus trivialis</i> L.)	123	40	
6	Ворона серая (<i>Corvus cornix</i> L.)	77	300	
7	Грач (<i>Corvus frugilegus</i> L.)		60	
8	Крячка черная (<i>Chlidonias nigra</i> L.)	50	20	
9	Жаворонок полевой (<i>Alauda arvensis</i> L.)	46		
10	Луговой чекан (<i>Saxicola rubetra</i> L.)	46		
11	Клинтух (<i>Columba oenas</i> L.)			13
12	Стриж черный (<i>Apus apus</i> L.)			100
13	Щегол (<i>Carduelis carduelis</i> L.)	31	40	
14	Иволга (<i>Oriolus oriolus</i> L.)			38

Окончание таблицы 6

1	2	3	4	5
15	Трясогузка желтая (<i>Motacilla flava</i> L.)	31	100	
16	Кречка речная (<i>Sterna hirundo</i> L.)	30	30	
17	Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i> L.)	15		100
18	Большой пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> L.)			75
19	Малый пестрый дятел (<i>Dendrocopos minor</i> L.)			13
20	Лазоревка (<i>Parus caeruleus</i> L.)			13
21	Кукушка обыкновенная (<i>Cuculus canoris</i> L.)			16
22	Мухоловка-пеструшка (<i>Muscicapa hipoleuca</i> Pall.)			50
23	Мухоловка серая (<i>Muscicapa striata</i> Pall.)			13
24	Пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i> Vieill.)			25
25	Пеночка-пересмешка (<i>Hippolais icterina</i> Vieill.)			13
26	Поползень обыкновенный (<i>Sitta europea</i> L.)			63
27	Соловей обыкновенный (<i>Luscinia luscinia</i> L.)			25
28	Синица большая (<i>Parus major</i> L.)			88
29	Дрозд черный (<i>Turdus merula</i> L.)			75
30	Дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i> L.)			50
31	Коршун черный (<i>Milvus korshun</i> Gm.)	2	6	0
32	Ястреб-тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i> L.)	2		0
33	Канюк (<i>Buteo buteo</i> L.)	2	6	0
	Общее число видов птиц	16	11	20
	Общая плотность населения птиц, шт./км²	1240	1102	770

Выводы

1. На обследованных территориях в различных экотопах обитает 51 вид птиц, относящихся к 25 семействам. Редких видов, занесенных в Красные книги РФ и Республики Марий Эл, не выявлено.

2. Состав и обилие орнитофауны в каждом экотопе сугубо специфичны и зависят от его кормовых, защитных и гнездопригодных свойств. Наиболее велико видовое разнообразие птиц в околородных экотопах (поймах рек с заливными лугами, зарослями кустарников и куртинами деревьев, прибрежных участках прудов и озер). Немного меньше обитает птиц в лесных экотопах со сложной структурой насаждений, которые чередуются с небольшими участками открытых пространств. Самые бедные в видовом отношении орнитокомплексы складываются в сосновых молодняках, однако плотность некоторых видов птиц в них бывает очень значительна.

3. В лесных экотопах наиболее часто встречаются зяблик, дрозд-рябинник, пеночка-весничка и большая синица, в полевых – трясогузка белая, луговой чекан, обыкновенный сверчок, жаворонок полевой, в околородных – чайка озерная, ворона серая, трясогузка белая, воробей полевой и ласточка деревенская.

Библиографический список

1. Агроклиматические ресурсы Марийской АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 106 с.
2. Равкин, Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время / Ю.С. Равкин, Б.П. Доброхотов // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: Сельхозгиз, 1963. – С. 130-136.
3. 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.
4. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / под ред. А.В. Ступишина. – Казань: Издательство Казанского университета, 1964. – 196 с.

AVIFAUNA ADJACENT TO THE NATURE RESERVE AREAS

Yu. G. Malkov

A comparative analysis of species composition and density of bird fauna (not the hunting area) in different biotopes of Mari forests in the cross-border to the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve territories was carried out. Influence on the peculiarities of its formation feed, protective, and suitable for nests-making characteristics of forest biogeocenoses was assessed. Most birds species (22) was found in the forests where mature fir prevails, there are a few less birds species (17) in mature pine forests. Nineteen birds species dwell in the fields, seventeen birds species – in the close to the water territories. There are only 7 birds species in young pine forests. Chaffinch (*Fringilla coelebs* L.), snowbird (*Turdus pilaris* L.), willow warbler (*Phylloscopus trochilus* L.), and great tit (*Parus major* L.) are more often met in forests; wagtail (*Motacilla alba* L.), whinchat (*Saxicola rubetra* L.), eastern grasshopper warbler (*Locustella naevia* Bodd.), field lark (*Alauda arvensis* L.) – in fields; lake seagull (*Larus ridibundus* L.), hooded crow (*Corvus cornix* L.), wagtail (*Motacilla alba* L.), field sparrow (*Passer montanus* L.), and chimney swallow (*Hirundo rustica* L.) – in the close to the water territories.

Keywords: bird fauna, structure, biotopical distribution of number of birds.

УДК 597.2/5:556.1 (470.343)

ИХТИОФАУНА ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

О. Н. Артаев

Проведен сравнительный анализ рыбного населения в различных водных объектах заповедника: р. Большая Кокшага, ее затона, руч. Арья, озер Шушер и Кошеер. Приведены краткие очерки по биологии и экологии отдельных видов рыб. В результате проведенного исследования установлено обитание в водных объектах заповедника 18 видов рыб. Доминантом по численности является плотва, широко распространен также окунь. Наибольшее видовое разнообразие, характерное для р. Большая Кокшага, постепенно уменьшается в водоемах по мере снижения связи с ней. Экологические условия в р. Большая Кокшага, а особенно в оз. Шушер, не вполне благоприятны для существования ихтиофауны, о чем говорит низкая выровненность ее структуры. На оз. Шушер у рыб отмечены морфологические аномалии.

Ключевые слова: водные объекты, ихтиофауна, структура, условия обитания.

На территории заповедника «Большая Кокшага» довольно много различных водных объектов [1], однако сведения о составе их ихтиофауны полностью отсутствуют. Для ликвидации этого пробела в научных знаниях была организована специальная экспедиция, которая работала с 22 по 26 июля 2013 года. Результатом ее работы явилась данная публикация.

Методика и материалы

Участниками экспедиции обследованы следующие водные объекты: р. Большая Кокшага (русовая часть и затон у кордона Шимаево), руч. Арья (русло), озера Шушер и Кошеер. Для отлова рыбы в русловой части и в затоне р. Большая Кокшага использовали бредень, в ручье Арья – бредень и ставные жаберные сети с ячеей 18 мм, на оз. Шушер и Кошеер – сети с ячеей 20 и 40 мм. Всего отловлено 659 экземпляров рыб. Основную часть материала обрабатывали на месте, а некоторые экземпляры рыб фиксировали в 4 %-м растворе формалина и обрабатывали в лабораторных условиях. У ряда видов проводили по методике Правдина [5] с помощью штангенциркуля замер морфологических параметров. Для оценки видовой структуры ихтиофауны использовали различные индексы [3, 4], а для оценки ее сходства между различными объектами – коэффициент Жаккара. Обилие видов в водоеме оценивали по шкале В.Г. Терещенко и С.Н. Надирова в модификации В.П. Иванчева и Е.Ю. Иванчевой [2].

Результаты исследований и их интерпретация

В обследованных водных объектах заповедника обитает в общей сложности 17 видов рыб. Однако в каждом из этих объектов, исходя из особенностей всего комплекса их физических, химических и биологических параметров, состав ихтиофауны сугубо специфичен (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав ихтиофауны в различных водоемах заповедника

Вид рыбы	Доля вида в сообществах различных водоемов, %			
	Б. Кокшага, русло	Б. Кокшага, затон	Арья	Оз. Шушер
Плотва	67,0	56,5	43,9	62,8
Окунь речной	9,0	13,9	9,8	17,5
Елец	5,3	0,0	34,1	0,0
Пескарь белоперый	5,3	0,0	0,0	0,0
Лещ	2,7	1,9	0,0	1,6
Язь	2,7	0,5	0,0	0,0
Красноперка	2,1	18,7	0,0	14,8
Голец усатый	1,6	0,0	7,3	0,0
Щиповка сибирская	1,6	0,0	0,0	0,0
Уклейка	1,1	6,7	0,0	0,0
Пескарь обыкновенный	1,1	0,0	0,0	0,0
Щука	0,5	1,4	0,0	0,5
Густера	0,0	0,5	0,0	0,0
Линь	0,0	0,0	0,0	1,1
Ерш обыкновенный	0,0	0,0	4,9	0,5
Жерех	0,0	0,0	0,0	0,5
Голавль	0,0	0,0	0,0	0,5

Наиболее богата ихтиофауна в русле р. Б. Кокшага, где обитает 12 видов рыб, среди которых доминирует плотва *Rutilus rutilus*. Структура рыбного населения устроена очень сложно, о чем свидетельствует значение индекса Маргалефа, но выравнивание обилия видов слабая (табл. 2). В отловах отсутствовали налим и сом, которые, по словам местных жителей, обитают здесь. В затоне этой реки видовой состав рыб беднее и доминирование плотвы меньше. Второе место по численности занимает красноперка, третье – окунь, четверное – уклейка. Еще беднее состав ихтиофауны и слабее выраженность доминирующего вида в руч. Арья, который является одним из притоков Б. Кокшаги. В оз. Шушер, которое во время половодья соединяется с Б. Кокшагой, параметры структуры рыбного населения практически такие же, как и в затоне реки, однако видовой состав ихтиофауны иной, о чем свидетельствует величина коэффициента сходства (табл. 3). Здесь обитают жерех и голавль, не встреченные в других водоемах, зато отсутствуют елец, пескарь белоперый, язь,

голец усатый, уклейка, щиповка сибирская и густера. Обитает здесь, вероятно, и карась, однако в сети он не попал. Самая бедная ихтиофауна в озере Кошеер, где обитает только окунь.

Таблица. 2

Параметры структурной организации ихтиофауны водных объектов заповедника

Параметр структуры	Значения параметров ихтиофауны в различных объектах			
	Б. Кокшага, русло	Б. Кокшага, затон	руч. Арья	оз. Шушер
Объем вылова, экз.	188	209	41	183
Число видов	12	9	5	9
Индекс доминирования	0,67	0,56	0,44	0,63
Индекс Симпсона-Гибсона	2,15	2,65	3,06	2,23
Индекс выравненности	0,18	0,29	0,61	0,25
Индекс Маргалефа	2,10	1,50	1,08	1,54

Таблица. 3

Матрица коэффициентов сходства видовой структуры ихтиофауны водных объектов

Водоем	Коэффициент сходства ихтиокомплексов			
	Б. Кокшага, русло	Б. Кокшага, затон	Арья	Шушер
Б. Кокшага, русло	1,00			
Б. Кокшага, затон	0,67	1,00		
Арья	0,47	0,89	1,00	
Шушер	0,44	0,77	0,79	1,00

У наиболее распространенных видов рыб измерены морфометрические показатели, анализ которых показал значительную их изменчивость, особенно у окуня в оз. Шушер (табл. 4-7), свидетельствующей о большой экологической пластичности этого вида и его способности изменять параметры своего тела в соответствии с условиями среды обитания. У некоторых экземпляров рыб были обнаружены внешние аномалии. Так, у одного леща на оз. Шушер была замечена аномалия строения тела в виде эпителиального нароста на нижней губе и правой части верхней губы (рис. 1), а у плотвы отмечены увеличенные глаза и искривление боковой линии. В сетях на оз. Кошер многие рыбы были сильно поедены плавунцами (рис. 2).

Таблица 4

Биометрическая характеристика основных признаков плотвы из оз. Шушер

Параметр	Значения параметров (n = 9)*				
	Mx	min	max	Sx	V
1	2	3	4	5	6
Длина тела, мм	154,3	120,6	193,0	25,5	16,5
Длина головы, мм	36,7	27,6	43,9	5,9	16,1

Окончание таблицы 4

1	2	3	4	5	6
<i>Значения параметров в долях длины тела, %</i>					
Наибольшая толщина тела	14,9	13,2	16,9	1,1	7,4
Наибольшая высота тела	30,8	27,5	32,5	1,5	4,9
Наименьшая высота тела	9,9	9,6	10,5	0,3	3,0
Антедорсальное расстояние	52,4	49,6	54,2	1,6	3,1
Антевентральное расстояние	50,4	48,4	51,8	1,0	2,0
Антеанальное расстояние	72,1	69,5	73,2	1,1	1,5
Постдорсальное расстояние	34,9	31,0	38,5	2,5	7,2
Длина хвостового стебля	18,4	16,4	20,2	1,1	6,0
Длина основания D	13,9	12,3	15,0	0,8	5,8
Высота D	22,0	20,3	25,8	1,6	7,3
Длина основания A	11,0	9,6	12,4	0,8	7,3
Высота A	13,3	12,5	14,1	0,6	4,5
Длина P	17,7	16,7	18,7	0,7	4,0
Длина V	17,0	15,2	18,4	1,2	7,1
Расстояние PV	26,0	24,5	27,2	1,0	3,8
Расстояние VA	20,8	19,5	24,3	1,4	6,7
<i>Значения параметров в долях длины головы, %</i>					
Длина рыла	28,6	26,5	34,4	2,3	8,0
Диаметр глаза	26,5	25,0	30,1	2,3	8,7
Заглазничный отдел головы	50,7	44,9	60,5	4,4	8,7
Высота головы	76,3	71,8	83,2	3,6	4,7
Ширина лба	37,1	31,0	40,4	2,9	7,8
<i>Метрические признаки</i>					
Общее число лучей A	12,0	11,0	13,0	0,6	5,0
Общее число лучей D	12,0	12,0	12,0	-	-
Число чешуй в боковой линии	41,3	38,0	43,0	1,8	4,4

Примечание: *Здесь и далее: Mx, min, max – среднее, минимальное и максимальное значения признака, Sx – среднее квадратическое отклонение, V – коэффициент вариации, %.

Таблица 5

Биометрическая характеристика основных признаков ельца из руч. Арья

Параметр	Значения параметров (n = 8)				
	Mx	min	max	Sx	V
1	2	3	4	5	6
Длина тела, мм	134,6	121,2	166,5	14,8	11,0
Длина головы, мм	32,6	29,1	40,6	3,6	11,0
<i>Значения параметров в долях длины тела, %</i>					
Наибольшая толщина тела	12,6	11,8	14,1	0,8	6,3
Наибольшая высота тела	22,8	21,0	24,9	1,2	5,3
Наименьшая высота тела	9,3	8,8	9,6	0,3	3,2
Антедорсальное расстояние	51,1	49,7	52,5	1,0	2,0
Антевентральное расстояние	46,7	24,6	51,8	9,0	19,3
Антеанальное расстояние	69,0	65,7	73,0	2,5	3,6
Постдорсальное расстояние	38,1	35,5	39,7	1,3	3,4

Окончание таблицы 5

1	2	3	4	5	6
Длина хвостового стебля	22,3	20,5	24,3	1,3	5,8
Длина основания D	9,9	8,9	10,6	0,7	7,1
Высота D	19,9	19,0	20,7	0,6	3,0
Длина основания A	10,2	8,5	15,2	2,2	21,6
Высота A	15,8	14,7	16,9	0,7	4,4
Длина P	18,5	16,9	20,6	1,2	6,5
Длина V	15,6	14,8	16,6	0,6	3,8
Расстояние PV	25,4	23,5	27,1	1,4	5,5
Расстояние VA	18,0	16,5	20,0	1,2	6,7
<i>Значения параметров в долях длины головы, %</i>					
Длина рыла	27,7	25,4	30,2	1,5	5,4
Диаметр глаза	26,3	24,2	28,3	1,6	6,1
Заглазничный отдел головы	47,4	44,7	50,3	1,8	3,8
Высота головы	62,6	58,4	65,9	2,3	3,7
Ширина лба	32,2	30,7	33,3	1,0	3,1
<i>Метрические признаки</i>					
Общее число лучей A	10,0	9,0	10,0	-	-
Общее число лучей D	9,0	9,0	9,0	-	-
Число чешуй в боковой линии	49,0	47,0	51,0	1,4	2,9

Таблица 6

Основные биометрические признаки красноперки из оз. Шушер

Параметр	Значения параметров (n = 10)				
	Mx	min	max	Sx	V
1	2	3	4	5	6
Длина тела, мм	125,4	113,5	155,0	13,7	10,9
Длина головы, мм	30,0	26,8	37,9	3,4	11,3
<i>Значения параметров в долях длины тела, %</i>					
Наибольшая толщина тела	14,1	12,3	15,8	0,9	6,4
Наибольшая высота тела	32,0	29,4	33,7	1,3	4,1
Наименьшая высота тела	10,0	9,2	10,5	0,4	4,0
Антедорсальное расстояние	57,5	54,5	60,9	1,7	3,0
Антевентральное расстояние	47,9	45,0	50,8	1,7	3,5
Антеанальное расстояние	69,3	65,9	71,6	1,7	2,5
Постдорсальное расстояние	31,7	28,8	34,2	1,7	5,4
Длина хвостового стебля	17,9	16,0	21,4	1,6	8,9
Длина основания D	11,3	10,2	11,9	0,6	5,3
Высота D	21,7	19,8	26,6	2,1	9,7
Длина основания A	13,4	11,5	17,2	1,6	11,9
Высота A	17,0	15,8	19,3	1,1	6,5
Длина P	20,1	19,0	22,8	1,1	5,5
Длина V	17,5	16,4	19,2	0,8	4,6
Расстояние PV	23,9	21,6	26,2	1,6	6,7
Расстояние VA	20,3	18,8	22,6	1,2	5,9
Длина C	25,0	21,6	28,2	2,1	8,4

Окончание таблицы 6

1	2	3	4	5	6
<i>Значения параметров в долях длины головы, %</i>					
Длина рыла	27,0	24,3	29,1	1,7	6,3
Диаметр глаза	30,2	25,7	33,1	2,3	7,6
Заглазничный отдел головы	44,8	43,3	47,5	1,4	3,1
Высота головы	75,2	69,8	79,6	2,8	3,7
Ширина лба	37,2	35,2	39,8	1,6	4,3
<i>Метрические признаки</i>					
Общее число лучей А	13,2	11,0	16,0	1,6	12,1
Общее число лучей D	10,0	10,0	10,0	0,0	-
Число чешуй в боковой линии	41,0	39,0	43,0	1,2	2,9

Таблица 7

Биометрическая характеристика основных признаков окуня из оз. Шушер

Параметр	Значения параметров (n = 10)				
	Mx	min	max	Sx	V
Длина тела, мм	165,3	115,8	275,0	58,3	35,3
Длина головы, мм	53,2	36,5	84,7	17,6	33,1
<i>Значения параметров в долях длины тела, %</i>					
Наибольшая толщина тела	33,4	14,1	125,7	45,2	135,3
Наибольшая высота тела	65,3	25,8	259,7	95,2	145,8
Наименьшая высота тела	19,9	7,5	79,2	29,1	146,2
Антердорсальное расстояние	76,2	30,1	302,9	111,1	145,8
Расстояние между спинными плавниками	7,1	2,4	25,0	8,8	123,9
Длина хвостового стебля	58,2	20,9	235,1	86,7	149,0
Длина основания D I	75,7	29,1	299,7	109,7	144,9
Длина основания D II	41,6	16,3	165,1	60,5	145,4
Длина основания А	26,6	9,7	107,1	39,5	148,5
Высота А	41,6	13,0	176,9	66,3	159,4
Расстояние от ануса до А	9,3	2,6	35,5	12,9	138,7
<i>Значения параметров в долях длины головы, %</i>					
Длина рыла	38,1	24,6	99,1	29,9	78,5
Диаметр глаза	27,3	19,5	54,4	13,5	49,5
Заглазничный отдел головы	74,3	50,2	185,5	54,5	73,4
Длина верхнечелюстной кости	56,9	36,8	145,1	43,3	76,1
Высота головы	85,5	56,6	211,6	61,8	72,3
Ширина лба	35,1	21,1	90,6	27,3	77,8
<i>Метрические признаки</i>					
Общее число лучей А	10,5	10,0	11,0	0,5	4,8
Общее число лучей D I	14,2	14,0	15,0	0,4	2,8
Общее число лучей D II	15,7	14,0	18,0	1,4	8,9
Число чешуй в боковой линии	60,5	58,0	63,0	1,9	3,1



Рис. 1. Нарост на губах у леща (слева) и увеличенные глаза у плотвы из оз. Шушер.



Рис. 2. Окунь в оз. Кошер, поеденные жуками-плавунцами.

В результате проведенного исследования достоверно установлено обитание в водных системах заповедника «Большая Кокшага» 17 видов рыб. Еще как минимум три вида (карась, налим и сом), обитающие в них, в отловах не были обнаружены. Ихтиофауна каждого водоема существенно специфична, однако в большинстве из них доминирует плотва. Исключением является оз. Кошеер, где обитает только окунь, широко распространенный и в других водоемах. Наиболее разнообразна ихтиофауна в р. Большая Кокшага.

Автор выражает благодарность О.Г. Гришуткину, Е.В. Варгот за помощь в отловах рыб, а Н.Г. Баянову – в определении их питания.

Библиографический список

1. Демаков, Ю.П. Гидрологический очерк территории заповедника / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, А.И. Толстухин // Науч. труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. – Йошкар-Ола, 2005. – С. 106-124.
2. Иванчев, В. П. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий / В.П. Иванчев, Е.Ю. Иванчева. – Рязань: НП «Голос губернии», 2010. – 292 с.
3. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
4. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
5. Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.

ICHTHYOFAUNA OF «BOLSHAYA KOKSHAGA» NATURE RESERVE

O.N. Artaev

A comparative analysis of the ichthyofauna in various waterbodies of the «Bolshaya Kokshaga» nature reserve (the Bolshaya Kokshaga river and its backwater, the Arya river, lake Shusher, and lake Kosheer) was carried out. Brief description on biology and ecology of some fish species was given. As a result of the carried out research, 18 fish species were determined to live in the waters of the reserve. Roach is the dominant in the waters, but perch is also widespread. There are more fish species in the Bolshaya Kokshaga river. The farther a body of water is located from the Bolshaya Kokshaga river, the less fish species live in it. Ecological conditions in the Bolshaya Kokshaga river, and lake Shusher in particular, are not favourable for ichthyofauna. Low evenness of ichthyofauna structure is the proof of the idea. Lake Shusher fish was found to have some anatomical abnormalities.

Keywords: *waterbodies, ichthyofauna, structure, living conditions.*

УДК 016:502.17(470.343)

**БИБЛИОГРАФИЯ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ РАБОТ,
ВЫПОЛНЕННЫХ В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ
ЗАПОВЕДНИКЕ «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»
И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ. ДОПОЛНЕНИЕ 4.**

Составитель Л.В. Рыжова

1997 год

Забиякин В.А. Амфибии и рептилии заповедника «Большая Кокшага» // Состояние малых рек Республики Марий Эл: межвузовский сборник. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – С. 26-27.

2011 год

Бастраков А.И., Рыбалов Л.Б. Распределение массовых видов жуке-лиц по поперечному профилю речной долины реки Большая Кокшага // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. – 2011. – № 25. – С. 307-311.

2013 год

Афанасьев К.Е. Применение бассейнового подхода при изучении популяции бурого медведя (*Ursus arctos* L.) на территории Республики Марий Эл // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 275-281.

Афанасьев К.Е. Особенности дендроактивности бурого медведя на территории заповедника «Большая Кокшага» // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. С. 103-106.

Аюпов А.С. Дополнение к орнитофауне заповедника «Большая Кокшага» // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 233-234.

Бедова П.В., Маракова М.В., Никифорова В.Г. Фауна и распределение моллюсков в водоемах Килемарского района // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 69-71.

Бекмансуров М.В., Федорова Е.Н. Мезофильные травяные сообщества заповедника «Большая Кокшага» // Научные труды Государствен-

ного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 199-215.

Библиография научно-исследовательских работ, выполненных в Государственном природном заповеднике «Большая Кокшага» и на сопредельных территориях. Дополнение 3. (сост. Л.В. Прокопьева) // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 353-362.

Браславская Т.Ю. Динамика роста и жизнеспособность деревьев ели, пихты и липы в разновозрастных смешанных лесах поймы реки Большой Кокшаги // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 120-142.

Браславская Т.Ю. Сукцессии древесной растительности на пойменных лугах в условиях заповедного режима // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 57-61.

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

Демаков Ю.П. Динамика радиального прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых заповедника «Большая Кокшага» // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 143-162.

Демаков Ю.П., Исаев А.В. Пространственное изменение температуры почвы в суходольных и пойменных биогеоценозах // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 39-47.

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Нехаев И.Н. Характер освоения деревьями жизненного пространства в пойменных биогеоценозах // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 163-184.

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Таланцев В.И. Использование тканевых повязок для оценки аэральных поступлений зольных элементов // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 48-55.

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Таланцев В.И. Содержание органики и зольных элементов в напочвенном покрове и почве сосняков лишайниково-мшистых // Научные труды Государственного природного запо-

ведника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 56-76.

Демаков Ю.П. Симанова А.А. Распространение и производительность ельников в различных экотопах Республики Марий Эл // Научный диалог. – 2013. – № 3 (15). Естествознание. Экология. Науки о земле. – С 26-42.

Демаков Ю.П., Швецов С.М. Содержание зольных элементов в различных компонентах напочвенного покрова сосняков лишайниково-мшистых // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: Труды Второй Всероссийской научной конференции с международным участием. – Казань, 2013. – С. 290-292.

Демаков Ю.П., Швецов С.М. Содержание зольных элементов в тканях напочвенных лишайников и мхов // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 97-102.

Исаев А.В. Научная работа в заповеднике «Большая Кокшага» // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 27-32.

Исаев А.В., Демаков Ю.П. Динамика древостоев в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2013. – Вып. 4. – С. 64-76.

Исаев А.В., Толстухин А.И. Гидрологический режим реки Большая Кокшага // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 10-21.

Князев М.Н. Численность и размещение бобра речного на территории ГПЗ «Большая Кокшага» // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 107-112.

Корнеев В.А., Мансуров А.Ф., Князев М.Н. Волк (*Canis lupus* L., 1758) и рысь (*Lynx lynx* L., 1758) в заповеднике «Большая Кокшага» // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 235-256.

Маувликеева Д.Р., Дробот Г.П. Морфологическая характеристика стенки желудка амфибий из биотопов с различной антропогенной нагрузкой // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материа-

лы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 44-47.

Мусина Е.А., Гажеева Т.П. Оценка почвенного микробоценоза как показателя экологического состояния антропогенно-преобразованных экосистем // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 56-59.

Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – 370 с.

Состояние и продуктивность искусственных сосняков, созданных на сельскохозяйственных землях, в заповеднике «Большая Кокшага» / Т.В. Нуреева, Т.Ф. Мифтахов, М.Н. Чурикова, А.А. Белоусов, В.Г. Краснов // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 185-198.

Аннотированный список амфибий и рептилий заповедника, отмеченных в период 2009-2012 гг. / А.В. Павлов, А.О. Свинин, С.Н. Литвинчук, В.А. Забиякин // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 216-232.

Прокопьева Л.В., Глотов Н.В. Болезни парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в сосняках брусничных // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 93-97.

Прокопьева Л.В., Глотов Н.В. Анализ структуры полицентрической особи брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Международной научной конференции. Ч. 2. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 202-203.

Прокопьева Л.В., Москвина Ю.В. Жизненность парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в сосняках брусничных // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 74-75.

Результаты зимних учетов птиц России и сопредельных регионов. Вып. 27 / сост. Е.С. Преображенская. – М., 2013.

Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. – 150 с.

Сафин М.Г. Развитие заповедника «Большая Кокшага» в современных условиях: опыт, находки, решения, идеи и перспективы // Роль и задачи особо охраняемых природных территорий в современной России: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 6-12.

Сафиулина З.Т., Суетина Ю.Г. Изменчивость морфометрических признаков лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. на сосне обыкновенной в заповеднике «Большая Кокшага» // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 76-77.

Свинин А.О., Гаранин В.И. Морфологическая характеристика популяции прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) заповедника «Большая Кокшага» // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 30-32.

Распространение и типы популяционных систем зеленых лягушек рода *Pelophylax fitzinger*, 1843 в Республике Марий Эл / А.О. Свинин, С.Н. Литвинчук, Л.Я. Боркин, Ю.М. Розанов // Современная герпетология. – 2013. – Т.13, вып. 3/4. – С. 137-147.

К фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) долины реки Большая Кокшага / В.Б. Семенов, А.И. Бастраков, И.Г. Воробьева, Л.Б. Рыбалов // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 282-311.

Стрельникова Ю.И., Воробьева И.Г., Бастраков А.И. Распределение коротконадкрылых жуков (Coleoptera, Staphylinidae) в среднем течении реки Большая Кокшага // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 36-39.

Толстухин А.И., Касьянов С.А., Федоров В.П. Гидрографическая характеристика озера Капсино // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 22-38.

Ураков Е.С., Прокопьева Л.В. Пространственное размещение парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), пораженных грибами // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 40-42.

Федорова Э.А., Бекмансуров М.В. Характеристика биоразнообразия фитоценозов на экологическом профиле в пойме р. Большая Кокшага // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Республиканской научно-практической конференции. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – С. 104-105.

Антоцеротовые и мохообразные заповедника «Большая Кокшага» / И.В. Чернядзева, Н.А. Константинова, Г.А. Богданов, С.Ю. Попов // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. – С. 91-119.

2014 год

Браславская Т.Ю. Структура хвойно-широколиственных старовозрастных пойменных лесов в связи с вопросами их динамики // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – Т. 16. №1(3). – 2014. – С. 852-857.

Вавилов Д.Н., Гордиенко Т.А. К изучению почвенной мезофауны заповедника «Большая Кокшага» // Труды Казанского отделения Русского энтомологического общества. Материалы докладов Чтений памяти профессора Эдуарда Александровича Эверсмана, посвященных 220-летию со дня его рождения. Вып. 3. – Казань: ООО «Новое знание», 2014. – С. 5-11.

Исаев А.В., Демаков Ю.П. Проявление микроценотических эффектов в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» // Научные исследования как основа охраны природных комплексов заповедников: сб. материалов. Всерос. науч.-практ. конф., посвященной 20-летию ГПЗ «Нургуш». – Киров: ООО «Типография «Старая Вятка», 2014. – Вып. 2. – С. 44-50.

Прокопьева Л. В. Структура популяции осоки малоцветковой (*Carex pauciflora* Lightf.) в заповеднике «Большая Кокшага» Республики Марий Эл // Вестник Марийского государственного университета. – 2014. – № 1. – С. 19-22.

Результаты зимних учетов птиц России и сопредельных регионов. Вып. 28. / сост. Е.С. Преображенская. – М., 2014.

Демаков Ю.П., Нуреева Т.В., Белоусов А.А. Эколого-ресурсный потенциал древостоев искусственного происхождения сосны и ели в свежих сураменах Марийского Заволжья // Вестник Удмуртского ун-та. Сер.: Биология. Наука о земле. – 2014. – Вып. 1. – С. 14-25.

2015 год

Бекмансуров М.В. Динамические процессы в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции с международным участием. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2015. – С. 251-252.

Демаков Ю.П., Исаев А.В. Влияние аэрального поступления веществ на их круговорот в лесных экосистемах // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 1 (25). – С. 66-86.

Исаев А.В., Демаков Ю.П. Закономерности изменчивости параметров желудей дуба черешчатого в различных биотопах Республики Марий Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции с международным участием. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2015. – С. 164-166.

ДИПЛОМНЫЕ РАБОТЫ

2013 год

Алексеева В.Р. Фиторазнообразие осинников в разных типах ландшафта Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент М.В. Бекмансуров.

Москвина Ю.В. Жизненность парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в сосняках брусничных. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент Л.В. Прокопьева

Рязанова Е.А. Болезни парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в сосняках брусничных. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2013. Научные руководители: д-р биол. наук, профессор Н.В. Глотов, канд. биол. наук, доцент Л.В. Прокопьева.

2014 год

Коновалов А.С. Картографо-геодезическое обоснование надпойменной пробной площади ГПЗ «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технол. ун-т, 2014. Научный руководитель: канд. техн. наук, доцент А.И. Толстухин.

Лежнин Г.С. Видовой состав и распределение коротконадкрылых жуков в долине реки Большая Кокшага. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2014. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент И.Г. Воробьева.

Мосунов Г.А. Проект обустройства маршрутов познавательного туризма в ФГБУ «Государственный заповедник «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технол. ун-т, 2014. Научный руководитель: канд. с.-х. наук, доцент Т.А. Конюхова.

Онучин С.М. Видовой состав и численность отдельных сапротрофных групп почвенной мезофауны в среднем течении реки Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2014. Научный руководитель: канд. биол. наук, доцент И.Г. Воробьева.

Селезнев П.А. Эколого-морфологическая характеристика зеленых лягушек (*Pelophylax esculentus*-комплекс), обитающих в бассейнах рек Большая Кокшага и Малая Кокшага. – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2014. Научный руководитель: д-р с.-х. наук, профессор В.А. Забиякин.

Ураков Е.С. Популяционное исследование заболеваний брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.). – Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2014. Научные руководители: д-р биол. наук, профессор Н.В. Глотов, канд. биол. наук, доцент Л.В. Прокопьева.

Федоров В.П. Картографо-геодезическое обоснование пойменной пробной площади ГПЗ «Большая Кокшага» – Йошкар-Ола: Поволжский гос. технол. ун-т, 2014. Научный руководитель: канд. техн. наук, доцент А.И. Толстухин.

РУКОПИСИ, ОТЧЕТЫ

2013 год

Гершензон И.Л., Фейзулла Р.А, Исакова О.И. Структура синичьих стай в осенний период в заповеднике «Большая Кокшага». – М.: КЮБЗ, 2013.

Население зимующих птиц заповедника «Большая Кокшага» в сезон 2012/2013 г. / Е.М. Кумскова, Е.С. Калнауз, П.В. Труфанов, В.А. Федорчук, В. Сухов. – М., 2013.

Мирзоян Д.А Сандырев М.А Реакция пухляка (*Parus montanus*), большой синицы (*Parus major*) и обыкновенного поползня (*Sitta europaea*) на песню и позывку своего вида в период предзимья. – М.: КЮБЗ, 2013.

Структура населения мелких млекопитающих в заповеднике «Большая Кокшага» в период предзимья. / М.М. Соболев, Д.В. Защепенков, О.Н. Батова, В.Ю. Дубровский. – М.: КЮБЗ, 2013.

Хижнякова А.С. К вопросу о питании бурого медведя в заповеднике «Большая Кокшага» в предзимний период. – М., 2013.

Шарафутдинов Р.Н. Исследование растительности и почв лесных экосистем заповедника. – Набережные Челны, 2013.

2014 год

Артаев О.Н. Рыбы заповедника «Большая Кокшага»: фауна, население, биологические характеристики отдельных видов. – Пушта, 2014.

Особенности населения мелких млекопитающих заповедника «Большая Кокшага» в период предзимья / О.Н. Батова, В.Ю. Дубровский А. Якунина, М. Шальнова. – М.: КЮБЗ, 2014.

Батова О. Н., Рудакова Г.Г., Богатова П.Д. Орнитофауна заповедника «Большая Кокшага» в период предзимья. – М.: КЮБЗ, 2014.

Близнюк М., Ткаченко Ф. Изучение бобровых поселений в ГПЗ «Большая Кокшага». – М.: КЮБЗ, 2014.

Забиякин В.А., Дробот В.И. Учет птиц при полевых исследованиях на учебной полевой практике. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2014.

Население зимующих птиц заповедника «Большая Кокшага» в сезон 2013/2014 г. / Е.Ю. Локтионов, Л.А. Абрамова, А.С. Савин, Д.С. Селиванова. – М., 2014.

Сабанцев Д.Н., Гордиенко Т.А. Численность почвенных беспозвоночных и герпетобионтов. – Казань, 2014.

Толстухин А.И., Федоров В.П., Коновалов А.С. Топографо-геодезическое обоснование пробных площадей ГПЗ «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: ПГТУ, 2014.

Ширяев Д. М., Чернов А., Дубровский В.Ю. Опасность нападения хищника как один из факторов, влияющий на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*). – М.: КЮБЗ, 2014.

2015 год

Некоторые итоги учета зимующих птиц в заповеднике «Большая Кокшага» в сезон 2014-2015 г. / Е.С. Преображенская, О.К. Кривошапова, А.С. Золотарев, А.Л. Проскурин. – М., 2015.

ОБ АВТОРАХ

ABOUT AUTHORS

Артаев Олег Николаевич – канд. биол. наук, старший научный сотрудник Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. E-mail: artaev@gmail.com.

Artaev, Oleg N. – Candidate of Biological sci., Senior Researcher, Smidovich Mordovia State Nature Reserve. E-mail: artaev@gmail.com.

Бажина Анастасия Александровна – магистрант Института леса и природопользования Поволжского государственного технологического университета. E-mail: anastasia050692@mail.ru

Bazhina, Anastasia A. – Master`s student at the Institute of Forest and Nature Management, Volga State University of Technology. E-mail: anastasia050692@mail.ru

Бекмансуров Минханаф Валиуллович – канд. биол. наук, доцент каф. 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.

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.

Богданова Людмила Григорьевна – инженер мониторинга ГПЗ «Большая Кокшага». E-mail: nauka_gpz@yolamail.ru.

Bogdanova, Ludmila G. – Monitoring Engineer, Nature State Reserve «Bolshaya Kokshaga». E-mail: nauka_gpz@yolamail.ru

Гордеева Татьяна Харитоновна – канд. биол. наук, доцент Поволжского государственного технологического университета. E-mail: tatiana.k.gordeeva@gmail.com.

Gordeeva, Tatiana Kh. – Candidate of Biological Sci., Associate Professor, Volga State University of Technology. E-mail: tatiana.k.gordeeva@gmail.com.

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, Yuriy 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

Еруханова А.Ю. – студентка Марийского государственного университета.

Erukhanova, A.Yu. – student, Mari State University.

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: avsacha@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 каф. биологии Марийского государственного университета, Биолого-химический факультет МарГУ.

Korneev, Vladimir A. – Candidate of Biological Sci.; Associate Professor at the Chair of Biology, Faculty of Biology and Chemistry, Mari State University.

Мальков Юрий Гаврилович – канд. биол. наук, доцент Поволжского государственного технологического университета. E-mail: MalkovYG@volgatech.net.

Malkov, Yuriy G. – Candidate of Biological Sci., Associate Professor, Volga State University of Technology. E-mail: MalkovYG@volgatech.net.

Рыжова (Прокопьева) Людмила Валерьяновна – канд. биол. наук, доцент каф. 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: procopjeva@mail.ru

Сафин Масхут Гумарович – канд. биол. наук, директор ФГБУ «Государственный заповедник «Большая Кокшага». E-mail: direktor_gpz@yolamail.ru

Safin, Maskhut G. – Candidate of Biological Sci.; Director of State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». E-mail: direktor_gpz@yolamail.ru

Таланцев Владимир Иванович – инженер кафедры химии Поволжского государственного технологического университета. E-mail: askarlson@mail.ru

Talantsev, Vladimir I. – engineer, Chair of Chemistry, Volga State University of Technology. E-mail: askarlson@mail.ru

Шарафутдинов Рафик Низамутдинович – канд. биол. наук, доцент каф. 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 7

Компьютерный набор и верстка А.В. Исаев
Перевод на английский язык М.А. Шалагина
Редакторы Л.С. Емельянова, П.Г. Павловская

Подписано в печать 10.08.2015. Формат 60×84/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная

Усл. п. л. 17,55. Тираж 200 экз.

Заказ № 1192.

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
424038, г. Йошкар-Ола, ул. Воинов-Интернационалистов, 26

ФГБОУ ВПО «Поволжский государственный технологический университет».
424000, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3

Отпечатано в ООО «ПИК Принт-Ф»
424000, Йошкар-Ола, ул. Красноармейская, 43