

УДК 630\*1 (470.343)

## **ДИНАМИКА ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТИ И СОСТАВА ДРЕВОСТОЕВ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОТОПАХ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»**

Ю.П. Демаков, А.В. Исаев

Приведены данные о закономерностях динамики производительности древостоев и популяций отдельных видов древесных растений в различных типах лесорастительных условий, оцененной через наличный запаса стволовой древесины. Показано, что леса заповедника, состоящие из сложной пространственной мозаики насаждений разного состава и возраста, образованной в результате антропогенных и природных нарушений, представляют собой хорошо организованную саморазвивающуюся сукцессионную систему, стремящуюся к восстановлению исходного равновесного состояния, определяемого возможностями среды. В результате протекания сукцессий в лесах заповедника породное разнообразие древостоев, как их производительность, в целом несколько снизятся, что отразится на состоянии всей биоты, которая, в свою очередь, оказывает существенное влияние на ход лесовозобновительных процессов и смену пород.

### **Введение**

Задача рационального использования лесных ресурсов была и остается одной из важнейших в научном и практическом аспектах. Решить ее невозможно без детальных прогнозов динамики производительности древостоев и, особенно, изменения их породного состава, определяющего не только хозяйственную, но и экологическую значимость лесов. Этой проблеме посвящено множество публикаций [1, 4, 6, 9, 14, 16-19, 26-28, 32, 33, 36, 42], однако ее нельзя считать закрытой, поскольку собранный исследователями материал не отражает огромного разнообразия природных условий, породного состава насаждений и вариантов их изменения, возникающих под действием множества природных и антропогенных факторов. У исследователей сложилось в целом единодушное мнение по поводу динамики породного состава лесов, которое можно выразить словами известного русского лесовода 19 века Н.М. Зобова: «Вечно юная, неизменная и в то же время всегда изменяющаяся природа беспрерывно разрушает свои творения для того, чтобы вновь создать их, беспрерывно отрешается от прежних форм для того, чтобы вновь к

ним возвратиться. И сама смерть служит ей только средством усилить роскошью цветущую жизнь» [15]. Флора каждой страны, как отметил С.И. Коржинский [25], есть нечто живое, нечто находящееся в вечном движении, подверженное непрерывным постоянным превращениям, *имеющее свою историю, свое прошлое и будущее*.

В своих исследованиях мы опирались на концепцию С.М. Разумовского [39-41], который рассматривал всю совокупность растительных формаций территории как единую динамическую систему (выражаясь языком математики, упорядоченное множество), стремящуюся в процессе своего развития к достижению исходного равновесного состояния, определяемого возможностями среды. Каждая сравнительно зрелая стадия эволюции имеет свои строго детерминированные демулационные ряды. Любой вид успешно развивается лишь в строго определенном биотопе и, изменяя его строго определенным образом, создает условия для другого, тоже строго определенного вида.

### **Материал и методика**

Лесные биогеоценозы относятся к числу наиболее сложных экологических систем. Трудности прогнозирования их состояния обусловлены не только многокомпонентностью состава, но и длительностью периода развития, что затрудняет, а порой исключает проведение прямых натурных экспериментов. Для решения задачи могут быть использованы два способа сбора исходной информации: первый основан на натурной оценке состояния биогеоценозов с использованием пробных площадей, второй - на данных таксационных описаний насаждений. Первый подход очень трудоемок и не позволяет во многих случаях получить достаточно обширный и репрезентативный материал. Второй подход по трудозатратам более предпочтителен. Он хотя и уступает по своей точности натурной оценке, но при достаточно большой базе исходных данных, когда начинает действовать закон больших чисел, позволяет использовать приемы математической статистики и выявления некорректных величин [46]. Значение таксационных описаний насаждений в качестве источника информации для биогеоценологии пока еще недооценивается и многие исследователи до сих пор предпочитают закладывать пробные площади и обмерять модельные деревья, затрачивая массу времени и получая недостаточно представительные данные. В данной статье, которая является продолжением нашей предыдущей публикации [11], мы показываем возможности

этого источника информации для анализа возрастной динамики производительности и породного состава древостоев.

Исходными данными для анализа служили материалы лесоустройства 1994 года, на основе которых в системе Excel была сформирована матрица исходных данных, отображающая таксационные показатели насаждений 2534 выделов. В зависимости от поставленных целей и задач была проведена сортировка этих данных, позволившая провести детальный анализ производительности и структуры древостоев. Для обработки исходных данных, которая проведена на ПК, использованы общепринятые методы математической статистики [2, 31].

### **Результаты исследований и их интерпретация**

Анализ материала показал, что производительность насаждений заповедника, которую мы оценивали через наличный запас древесины, изменяется в очень больших пределах, определяемых действием множества внешних и внутренних факторов, но ведущими среди них являются только эдафические условия и возраст древостоя. Несмотря на то, что каждому из 13 встречающихся типов лесорастительных условий свойственна своя динамика этого таксационного параметра (рис. 1), в целом выделяется общая закономерность: величина наличного запаса древесины до определенного возраста увеличивается, а затем медленно снижается, что связано с наступлением распада первого возрастного поколения леса. Эту закономерность наилучшим образом описывает функция  $Y = a \cdot t / [b \cdot (t/100)^2 - c \cdot (t/100) + 1]$ , где  $t$  – возраст древостоя, лет. Значения параметров функции, как и степень варьирования переменных, сугубо специфичны для каждого ТЛУ (табл. 1, рис. 2), однако возраст кульминации наличного запаса древостоя изменяется в довольно небольших пределах – от 77 до 140 лет. Наличный запас древостоя в момент кульминации изменяется значительно больше, достигая максимальных отметок в ТЛУ В<sub>2</sub>. В возрасте до 35 лет наибольшие запасы стволовой древесины отмечаются в ТЛУ С<sub>3</sub>, а наименьшие – в ТЛУ В<sub>5</sub> (рис. 3). В возрастном интервале от 35 до 55 лет лидирующее положение занимают биогеоценозы в ТЛУ С<sub>2</sub>, в возрасте от 60 до 110 лет – в В<sub>2</sub>, а свыше 110 лет – в А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub>., где, по сравнению с другими ТЛУ, процесс распада 1-го поколения древостоя начинается позднее.

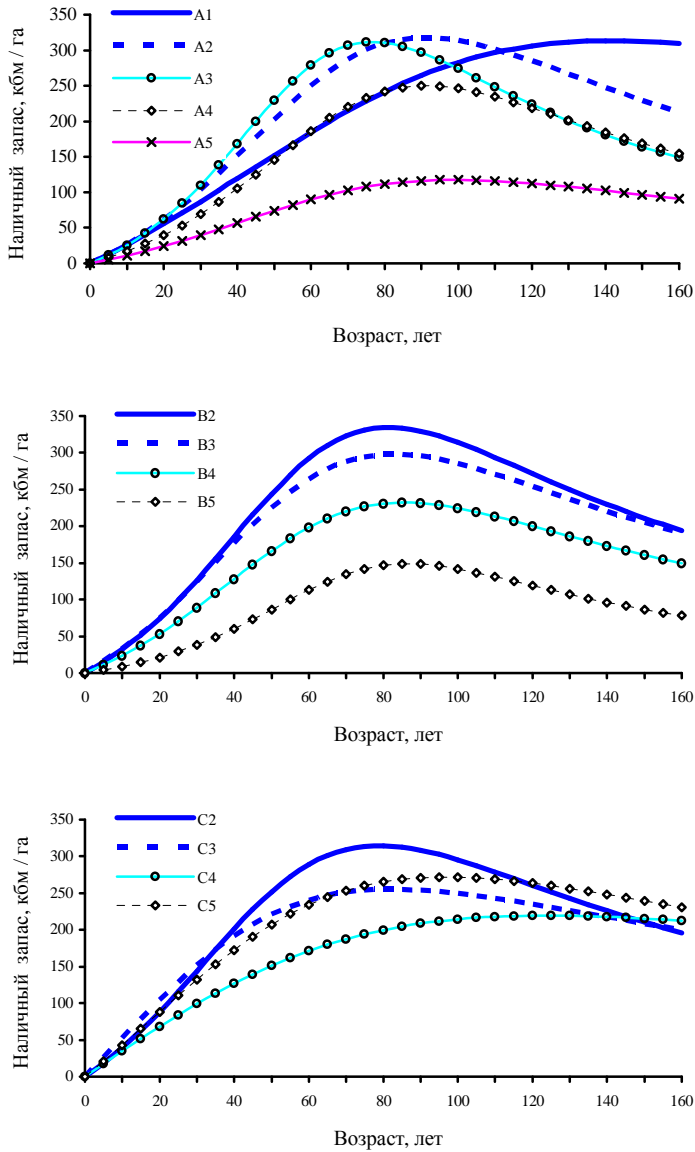


Рис. 1. Динамика наличного запаса стволовой древесины в разных ТЛЮ заповедника.

Таблица 1

**Параметры математической модели возрастной динамики наличного запаса  
стволовой древесины в различных эдафотопях заповедника**

ТЛУ	N	Значение параметров функции $Y = a \cdot t / [b \cdot (t/100)^2 - c \cdot (t/100) + 1]$					
		a	b	c	$R^2$	$t_{\text{экстр.}}$	$M_{\text{экстр.}}$
A <sub>1</sub>	97	2,482	0,500	0,622	0,590	140	313
A <sub>2</sub>	457	2,293	1,201	1,470	0,674	91	318
A <sub>3</sub>	361	2,107	1,700	1,931	0,677	77	311
A <sub>4</sub>	11	1,436	1,200	1,617	0,847	91	250
A <sub>5</sub>	39	0,966	1,025	1,204	0,572	99	118
B <sub>2</sub>	169	2,702	1,507	1,647	0,806	81	334
B <sub>3</sub>	249	2,887	1,448	0,687	0,687	87	298
B <sub>4</sub>	70	2,018	1,376	1,477	0,621	85	232
B <sub>5</sub>	131	0,731	1,334	1,816	0,758	87	149
C <sub>2</sub>	462	3,409	1,601	1,447	0,802	79	315
C <sub>3</sub>	202	5,078	1,471	0,438	0,385	82	256
C <sub>4</sub>	255	3,447	0,655	0,048	0,506	124	219
C <sub>5</sub>	26	4,073	1,071	0,572	0,693	97	272

**Примечание:** N – объем выборки (число выделов), шт.,  $t_{\text{экстр.}}$  – возраст кульминации (экстремума) наличного запаса древесины, лет;  $M_{\text{экстр.}}$  – наличный запас стволовой древесины в возрасте его кульминации, м<sup>3</sup> / га.

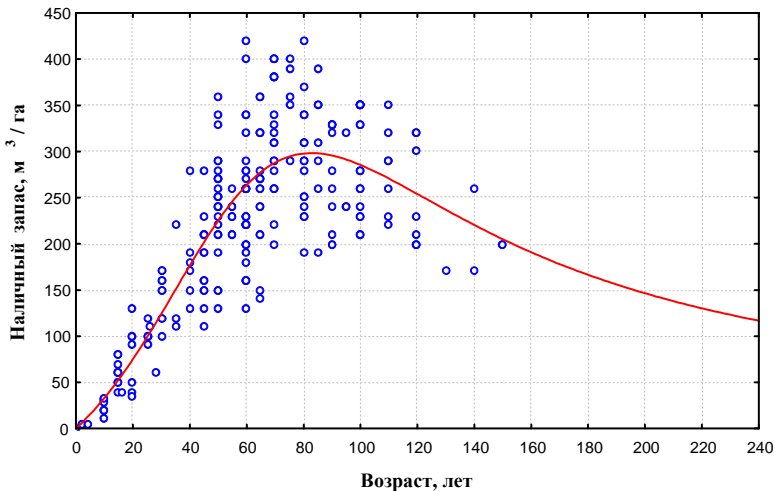


Рис. 2. Динамика наличного запаса древесины во влажных субориях заповедника.

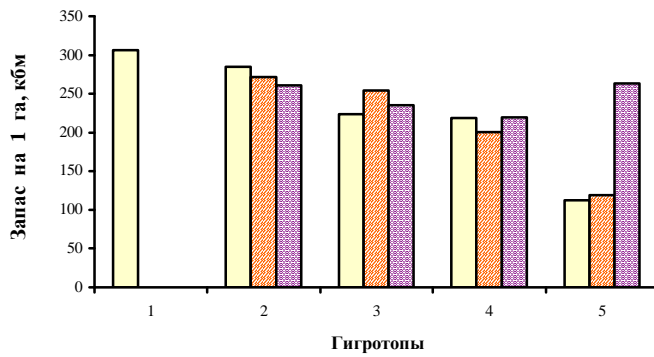
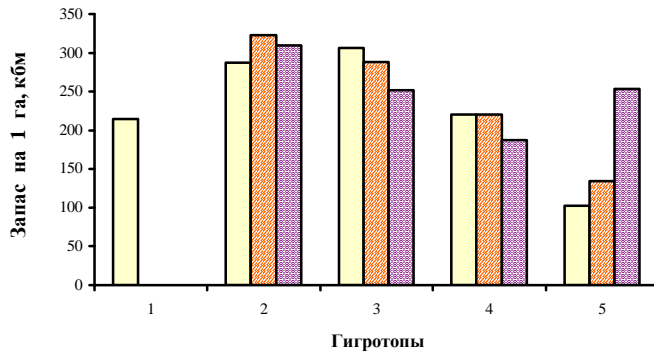
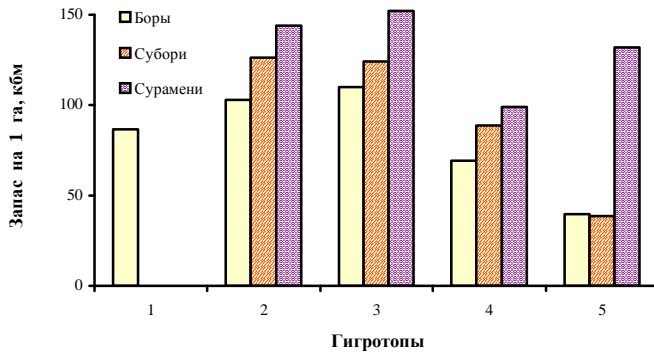


Рис. 3. Наличный запас стволовой древесины в различных эдафотопх заповедника в возрасте (сверху вниз) 30, 70 и 120 лет.

Для оценки продуктивности сообществ в экологии используют не наличный запас фитомассы, а ее текущий годичный прирост [37], ото-бражаемый первой производной исходной функции. Расчеты показали, что кульминация годичного прироста объема стволовой древесины, величина которого изменяется от 1,74 до 6,17 м<sup>3</sup>/га, отмечается в биогео-ценозах боров и суборей заповедника в возрасте от 36 лет до 51 года, а в сураменях – до 32 лет (рис. 4). Наибольший годичный прирост объема происходит, как это не парадоксально, во влажных борах, а не в более богатых суборях и сураменях. Довольно высока величина годичного прироста объема древесины в ТЛУ С<sub>5</sub>, где произрастают в основном древостои ольхи черной. Наименьший годичный прирост древесины отмечается в ТЛУ А<sub>5</sub>.

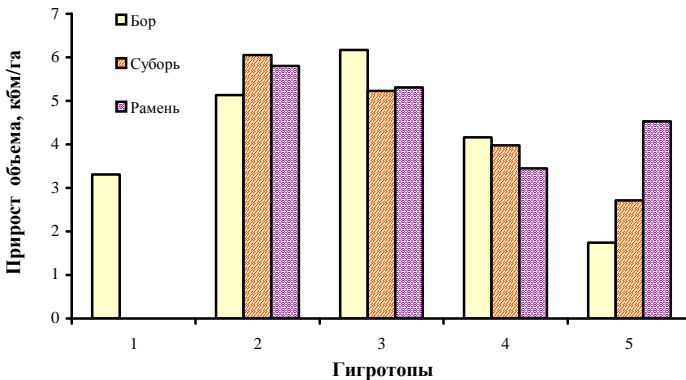


Рис. 4. Величина годичного прироста объема стволовой древесины в момент его кульминации в различных эдафотопх заповедника.

Каждому ТЛУ, как нами ранее было установлено [11], свойственна своя породная структура древостоя. Наиболее проста она в борах, где в целом господствует сосна обыкновенная, хотя большое участие в сложении насаждений, особенно в ТЛУ А<sub>3</sub>, принимает береза (табл. 2).

Таблица 2

**Породная структура древостоев в борах заповедника**

Древесная порода	Доля участия пород ( % ) в сложении древостоя в различных ТЛУ				
	А <sub>1</sub>	А <sub>2</sub>	А <sub>3</sub>	А <sub>4</sub>	А <sub>5</sub>
Сосна	89,6	79,0	54,4	76,2	88,2
Береза	10,4	18,8	36,5	22,9	11,6
Прочие	0,0	2,2	9,1	0,9	0,2

Породная структура древостоя в борах не является стабильной, а закономерно изменяется во времени (табл. 3). Так, в молодняках I класса возраста в сухих борах абсолютно доминирует сосна, в свежих борах она разделяет господство с березой, а во влажных значительно уступает ей свои позиции. Со временем, однако, доля участия сосны в древостое неуклонно увеличивается, а лиственных пород снижается. Особенно быстро снижается доля участия осины. В ТЛУ A<sub>1</sub> индекс видовой насыщенности древостоев мало изменяется во времени, оставаясь всегда на низком уровне (рис. 5), что связано с бедностью и сухостью почвы. В ТЛУ A<sub>2</sub> древостои сложнее, но значение индекса (среднего числа пород) неуклонно сокращается с возрастом. Во влажных борах породная структура древостоев еще насыщеннее, однако характер динамики показателя более сложный: его значение наиболее велико в течение первых 40 лет, затем оно резко снижается, а потом вновь начинает возрастать.

Таблица 3

**Возрастные изменения состава древостоя в борах заповедника**

Класс возраста, лет	Число выделов, шт.	Средняя доля участия пород деревьев, %					Запас, м <sup>3</sup> /га
		С	Е	Б	Ос	Прочие	
ТЛУ А <sub>1</sub> (сухие боры)							
1-20	2	80,0	0,0	20,0	0,0	0,0	<b>27,5</b>
21-40	30	90,6	0,1	9,2	0,1	0,0	<b>107,7</b>
41-60	49	90,4	0,0	9,6	0,0	0,0	<b>161,4</b>
61-80	15	95,0	0,0	5,0	0,0	0,0	<b>211,3</b>
ТЛУ А <sub>2</sub> (свежие боры)							
1-20	22	49,8	0,5	43,7	4,4	1,6	<b>23,3</b>
21-40	23	68,1	1,8	26,8	3,1	0,3	<b>130,6</b>
41-60	196	76,9	0,6	20,8	1,6	0,1	<b>221,7</b>
61-80	103	80,0	0,8	18,6	0,6	0,0	<b>281,9</b>
81-100	17	97,8	0,2	1,9	0,2	0,0	<b>334,2</b>
ТЛУ А <sub>3</sub> (влажные боры)							
1-20	22	12,1	8,8	58,6	16,7	3,8	<b>59,8</b>
21-40	23	26,3	4,7	57,9	8,9	2,2	<b>150,4</b>
41-60	196	54,5	2,3	37,5	4,7	1,1	<b>250,5</b>
61-80	103	54,8	3,3	33,6	7,4	1,0	<b>304,4</b>
81-100	17	48,0	11,7	33,2	7,1	0,0	<b>307,1</b>
ТЛУ А <sub>5</sub> (заболоченные боры)							
61-80	29	85,4	0,1	13,7	0,0	0,8	<b>76,7</b>
81-100	5	96,3	0,0	3,7	0,0	0,0	<b>130,0</b>
101-120	4	98,5	0,0	1,5	0,0	0,0	<b>100,0</b>



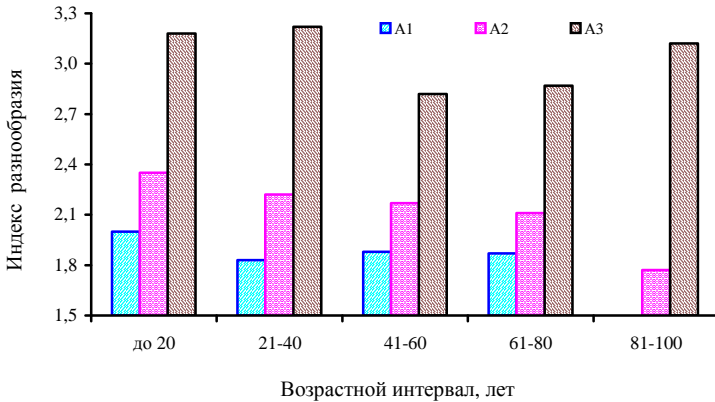


Рис. 5. Динамика породного разнообразия древостоев в борах заповедника.

Породный состав древостоев существенным образом отражается на их производительности, которая наиболее велика в сосняках с небольшой долей участия березы (табл. 4, 5). При этом разница в наличном запасе древостоев разного состава достигает, в зависимости от возраста и типа леса, от 20 до 107 м<sup>3</sup>/га. Вариабельность показателя связана с особенностями характера изменения во времени наличного запаса стволовой древесины у каждой породы деревьев. Так, у сосны он достигает наивысших отметок в ТЛУ А<sub>3</sub> и А<sub>2</sub> в возрасте старше 120 лет, а в ТЛУ А<sub>3</sub> уже в 70 лет. У лиственных деревьев кульминация наступает в более раннем возрасте (рис. 6). Наличный запас стволовой древесины у популяции ели, которая наиболее распространена во влажных борах, начинает резко возрастать в древостоях старше 80 лет, когда деревья этой породы выходят из второго в первый ярус, что связано со снижением после 40 лет полноты древостоя (рис. 7). В данном случае мы сталкиваемся с переходным процессом второго рода [3, 16], подтверждением наличия которого является постепенное увеличение численности елового подроста и запаса второго яруса ели (табл. 6).

Породная структура древостоя в суборах заповедника значительно сложнее, чем в борах (табл. 7). Господствующее положение в свежих и заболоченных суборах занимает сосна обыкновенная, а во влажных и сырых – береза. Наиболее сложно устроены древостои во влажных суборах (табл. 8). Преобладающими в свежих и заболоченных суборах являются двухпородные древостои, а во влажных и сырых – трехпородные. Однопородные древостои встречаются чаще в заболоченных суборах, 3-4-породные – в сырых, а более сложные – во влажных.

Таблица 4

**Параметры древостоя эталонных насаждений в борах заповедника**

Квартал	Выдел	Возраст, лет	Запас, м <sup>3</sup> / га	Полнота	Состав
ТЛУ А <sub>1</sub> (сухие боры)					
81	19	60	300	0,9	10С+Б
12	33	70	270	0,7	9С1Б
65	26	80	270	0,7	10С+Б
ТЛУ А <sub>2</sub> (свежие боры)					
38	24	62	400	0,9	7С3Б
13	4	70	380	0,8	9С1Б
13	6	75	400	0,8	6С4Б
38	20	80	400	0,9	9С1Б
66	21	90	400	0,9	10С
66	37	90	400	0,8	10С
ТЛУ А <sub>3</sub> (влажные боры)					
16	18	65	390	0,9	9С1Б
57	2	65	400	0,9	8С2Б
87	32	70	380	0,8	4С3Б3Ос
88	21	70	380	0,8	4С3Б3Ос
91	26	70	400	0,9	9С1Б
67	3	80	380	0,8	7С3Б, ед. Е, Ос
23	29	85	380	0,7	7С2Б1Е
23	27	95	400	0,7	6С3Б1Е
ТЛУ А <sub>4</sub> (сырые боры)					
64	20	70	240	0,8	10С
31	34	110	230	0,6	9С1Б
ТЛУ А <sub>5</sub> (заболоченные боры)					
38	18	95	140	0,6	10С
38	22	95	160	0,7	10С
38	27	95	160	0,7	10С

Таблица 5

**Влияние состава древостоев на запас стволовой древесины в борах заповедника**

Возрастной интервал, лет	Средний запас древесины (м <sup>3</sup> / га) при различной доле участия сосны				
	9-10 ед.	7-8 ед.	5-6 ед.	3-4 ед.	0-2 ед.
ТЛУ А <sub>2</sub> (свежие боры)					
21-40	121	119	108	101	111
41-60	205	208	233	159	166
61-80	283	302	301	254	244
ТЛУ А <sub>3</sub> (влажные боры)					
41-60	236	247	240	222	197
61-80	346	324	330	322	239

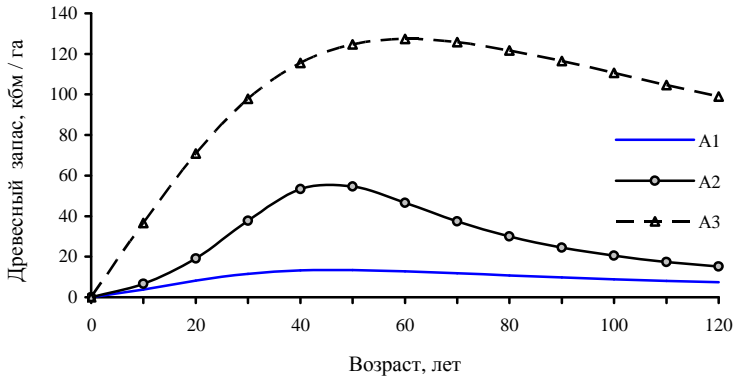


Рис. 6. Динамика наличного запаса древесины лиственных пород в борах заповедника.

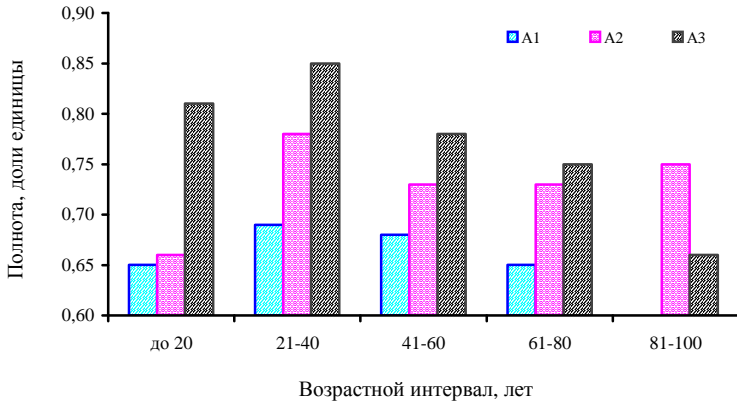


Рис. 7. Динамика относительной полноты древостоев в борах заповедника.

Таблица 6  
Динамика обилия подроста и второго яруса ели в борах заповедника

Параметр	Значение параметров по классам возраста древостоя, лет				
	1-20	21-40	41-60	61-80	81-100
1	2	3	4	5	6
ТЛЮ А <sub>2</sub> - подрост					
Встречаемость, %	0,0	26,9	35,2	58,2	46,2
Обилие, тыс. экз. / га	0,0	0,78	1,48	1,72	0,45

Окончание таблицы 6

1	2	3	4	5	6
ТЛУ А <sub>3</sub> - подрост					
Встречаемость, %	22,7	39,1	57,1	64,1	76,5
Обилие, тыс. экз. / га	1,94	2,15	2,19	2,40	2,58
ТЛУ А <sub>3</sub> - второй ярус					
Встречаемость, %	0,0	0,0	0,0	9,7	17,6
Запас, м <sup>3</sup> / га	0,0	0,0	0,0	21,6	53,4

Таблица 7

**Породная структура древостоев в суборах заповедника**

Древесная порода	Доля участия пород ( % ) в сложении древостоя в различных ТЛУ			
	В <sub>2</sub>	В <sub>3</sub>	В <sub>4</sub>	В <sub>5</sub>
Сосна	57,9	23,4	22,7	65,0
Береза	29,4	37,7	63,4	34,4
Ель	5,0	17,4	2,4	0,2
Осина	5,7	14,5	5,1	0,2
Прочие	2,0	7,0	6,4	0,2

Таблица 8

**Распределение насаждений в суборах по числу слагающих их пород деревьев**

ТЛУ	Доля насаждений ( % ) по числу слагающих их пород							Среднее число пород
	1	2	3	4	5	6	7	
В <sub>2</sub>	2,6	52,7	31,9	10,0	1,2	1,6		2,59
В <sub>3</sub>	2,5	18,2	30,7	26,5	15,5	5,2	1,4	3,56
В <sub>4</sub>	2,1	17,6	37,3	35,2	7,8			3,29
В <sub>5</sub>	20,1	75,6	3,4		0,9			1,86

Породная структура древостоев в суборах, как и в борах, значительно изменяется с возрастом, имея в каждом гигротопе как свои особенности, так и общие черты (рис. 8, табл. 9). Так, во всех ТЛУ, особенно в сырых и заболоченных суборах, значение индекса породной (видовой) насыщенности древостоев в течение первых 40 лет увеличивается, затем происходит некоторое снижение, завершающееся вновь возрастанием. Доля соснового элемента леса в ТЛУ В<sub>2</sub>, и В<sub>5</sub> неуклонно увеличивается, достигая в возрасте 90-100 лет 86-92% . Во влажных суборах наиболее велика доля участия сосны в древостоях 60-80 лет, в сырых же суборах отмечается два максимума: в возрастных интервалах 41-60 и 81-100 лет. Доля популяции березы, во всех ТЛУ, кроме В<sub>3</sub>, неуклонно снижается с

возрастом (во влажных субориях доля ее популяции наиболее велика в 21-40-летних древостоях). Быстрее всего снижение величины показателя происходит в заболоченных субориях, что связано с неблагоприятными условиями для развития данной древесной породы. Доля популяции осины, которая, наряду с березой, принимает также большое участие в сложении древостоя, наиболее велика в молодняках свежих и влажных субориях. В дальнейшем она неуклонно снижается, особенно быстро в ТЛУ В<sub>2</sub>. Популяция ели наиболее распространена во влажных субориях, где доля ее участия в древостоях достигает максимума (43,0%) в возрасте 81-100 лет. В свежих субориях неярко выраженный максимум отмечается в возрасте 21-40 лет, в заболоченных - в возрасте 41-60 лет, а в сырых происходит неуклонное увеличение ее доли в древостоях.

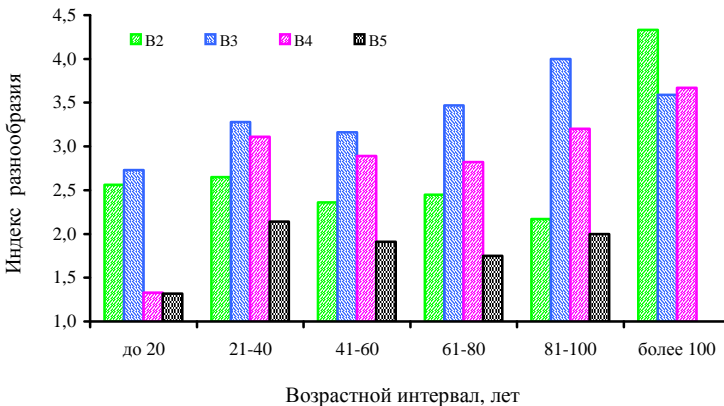


Рис. 8. Динамика породного разнообразия древостоев в субориях заповедника.

Таблица 9

**Возрастные изменения состава древостоя в субориях заповедника**

Класс возраста, лет	Средняя доля участия пород деревьев, %							Запас, м <sup>3</sup> /га
	С	Е	Б	Ос	Лп	Д	Прочие	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
ТЛУ В <sub>2</sub> (свежие субории)								
1 - 20	2,9	4,8	53,8	27,8	10,1	0,0	0,6	<b>39,4</b>
21 - 40	33,9	5,5	51,1	7,9	1,0	0,0	0,6	<b>151,5</b>
41 - 60	62,8	3,1	31,4	2,7	0,0	0,0	0,0	<b>262,2</b>
61 - 80	68,8	2,8	23,2	4,8	0,4	0,0	0,0	<b>317,3</b>
81 - 100	85,8	2,2	5,4	6,6	0,0	0,0	0,0	<b>393,3</b>

1	2	3	4	5	6	7	8	9
ТЛУ В <sub>3</sub> (влажные субори)								
1 - 20	12,1	11,4	36,0	37,7	1,4	0,5	0,9	<b>49,6</b>
21 - 40	4,8	11,4	53,8	19,0	4,5	0,4	6,1	<b>141,2</b>
41 - 60	23,2	10,0	50,0	12,8	0,1	0,1	3,8	<b>234,0</b>
61 - 80	39,2	20,5	23,8	13,5	0,9	0,6	1,5	<b>296,3</b>
81 - 100	10,0	43,0	24,1	14,5	2,9	2,6	2,9	<b>285,6</b>
101 - 120	17,4	40,0	17,6	14,0	4,4	3,7	2,9	<b>262,7</b>
Более 120	24,3	28,6	11,4	10,0	7,1	14,3	4,3	<b>227,1</b>
ТЛУ В <sub>4</sub> (сырые субори)								
1 - 20	5,0	0,0	95,0	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>39,2</b>
21 - 40	13,1	1,8	77,8	4,7	0,0	0,0	2,6	<b>130,0</b>
41 - 60	41,2	1,3	49,6	2,5	0,0	0,0	5,4	<b>172,3</b>
61 - 80	25,7	1,2	60,1	6,5	0,0	0,0	6,5	<b>219,1</b>
81 - 100	45,2	15,2	33,6	0,3	0,0	0,0	5,7	<b>214,0</b>
ТЛУ В <sub>5</sub> (заболоченные субори)								
1 - 20	9,3	0,0	90,7	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>14,2</b>
21 - 40	45,7	0,2	51,0	1,5	0,0	0,0	1,6	<b>48,4</b>
41 - 60	72,8	1,6	25,6	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>91,7</b>
61 - 80	91,0	0,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>135,8</b>
81 - 100	92,0	0,0	7,6	0,0	0,0	0,0	0,4	<b>141,3</b>

Породный состав древостоев определенным образом отражается на их производительности, которая в большинстве случаев наиболее велика, как и в борах, в сосняках с незначительной долей участия лиственных (табл. 10). Исключением являются лишь влажные субори, где доля популяции сосны в эталонных насаждениях варьирует от 30 до 100%, березы – 0 до 50%, ели и осины – от 0 до 20% (табл. 11).

Таблица 10

**Влияние состава древостоев на наличный запас древесины в субориях заповедника**

Возрастной интервал, лет	Средний запас древесины (м <sup>3</sup> / га) при различной доле участия сосны				
	9-10 ед.	7-8 ед.	5-6 ед.	3-4 ед.	0-2 ед.
1	2	3	4	5	6
ТЛУ В <sub>2</sub> (свежие субори)					
41-60	256	251	237	226	203
61-80	325	348	319	290	253
ТЛУ В <sub>3</sub> (влажные субори)					
41-60	191	224	250	279	203
61-80	365	320	284	327	258

Окончание таблицы 10

1	2	3	4	5	6
ТЛУ В <sub>4</sub> (сырые субори)					
41-60	193	165	-	181	150
ТЛУ В <sub>5</sub> (заболоченные субори)					
41-60	96	102	74	68	43

Таблица 11

## Параметры эталонных древостоев в субориях заповедника

Квартал	Выдел	Возраст, лет	Запас, м <sup>3</sup> /га	Полнота	Состав
ТЛУ В <sub>2</sub> (свежие субори)					
37	19	65	390	0,9	7СЗБ
13	16	70	380	0,8	7СЗБ
3	13	70	400	0,9	10С
67	26	85	400	0,8	10С
66	35	90	400	0,8	10С
66	32	90	450	0,9	10С
ТЛУ В <sub>3</sub> (влажные субори)					
10	34	60	420	0,8	4С5Б1Ос
9	12	60	400	0,8	4С5Б1Ос
87	20	70	400	0,8	10С
72	4	70	400	0,9	9С1Б
72	10	70	400	0,9	9С1Б
9	36	75	400	0,7	3С2Е4Б1Ос
23	35	80	420	0,7	4С2Е3Б1Ос
ТЛУ В <sub>4</sub> (сырые субори)					
73	45	50	270	0,8	9С1Б
66	20	60	260	0,8	9С1Б
40	14	65	280	0,8	9С1Б
7	22	75	280	0,7	4С5Б1Ос
65	29	85	320	0,7	8С1Е1Б
ТЛУ В <sub>5</sub> (заболоченные субори)					
85	32	55	140	0,8	8С2Б
65	8	60	170	0,9	10С
53	21	65	150	0,8	9С1Б
73	25	80	230	0,9	10С
52	14	90	220	0,8	10С
23	2	100	200	0,6	7СЗБ

Разница в производительности насаждений разного состава, достигающая, в зависимости от возраста и типа леса, от 43 до 107 м<sup>3</sup>/га, связана с особенностями характера изменения во времени наличного запаса стволовой древесины у каждой породы деревьев. Так, у сосны он достигает наивысших отметок во всех ТЛУ в возрасте 80-100 лет (рис. 9). Наиболее продуктивна ее популяция в свежих субориях, а наименее, как это не парадоксально, – во влажных, где она сильно подавлена другими породами. Кульминация наличного запаса древесины у популяции березы наступает значительно раньше, особенно в ТЛУ В<sub>3</sub> (рис. 10). Наиболее благоприятные условия для нее складываются в сырых субориях, а наименее – в заболоченных. Кульминация наличного запаса древесины у популяции осины отмечается позднее, чем у березы, особенно в ТЛУ В<sub>2</sub> (рис. 11). Наиболее благоприятные условия для нее складываются в ТЛУ В<sub>2</sub>, а наименее – в В<sub>4</sub>, где ее угнетает береза. Наличный запас стволовой древесины ели наиболее высок в ТЛУ В<sub>3</sub>, где кульминация его величины отмечается в возрасте 90-100 лет (рис. 12). В сырых субориях происходит неуклонное увеличение запаса древесины ели, достигающего в возрасте 120 лет 50 м<sup>3</sup>/га, а также численности елового подроста (табл. 12), что связано, как и в борах, со снижением полноты древостоя (рис. 13).

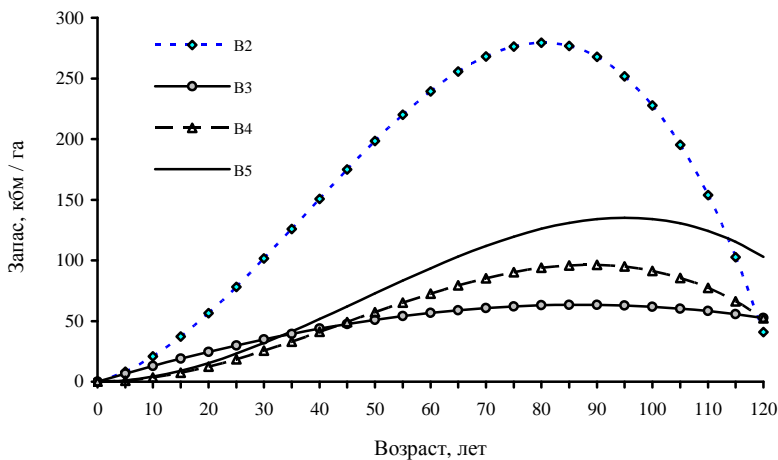


Рис. 9. Динамика наличного запаса древесины сосны в субориях заповедника.



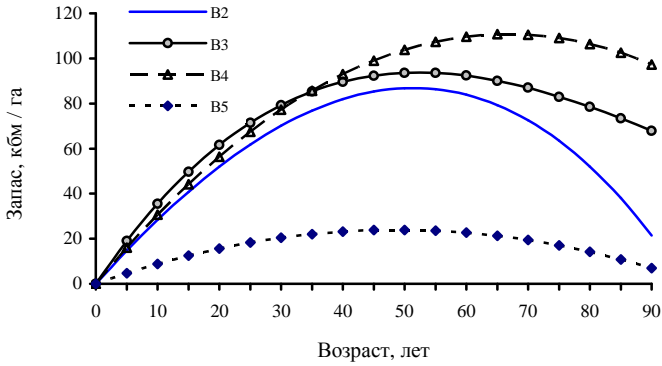


Рис. 10. Динамика наличного запаса древесины березы в субориях заповедника.

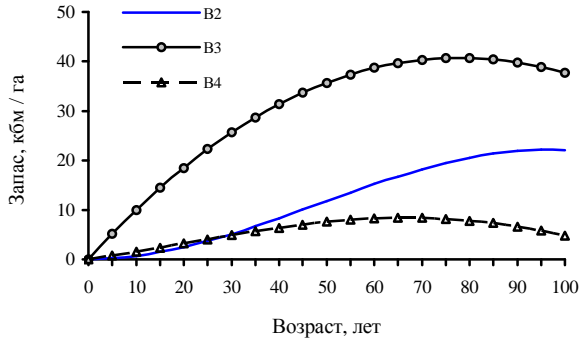


Рис. 11. Динамика наличного запаса древесины осины в субориях заповедника.

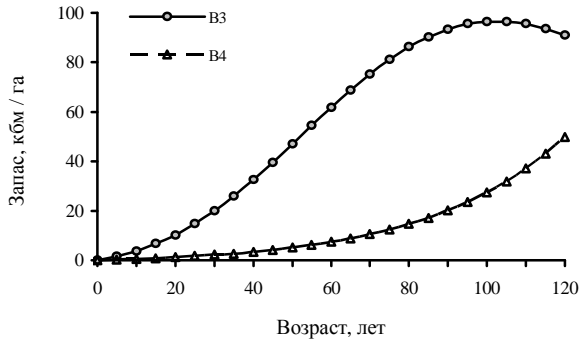


Рис. 12. Динамика наличного запаса древесины ели в субориях заповедника.

Динамика обилия подроста ели в суборях заповедника

ТЛУ	Значение параметров по классам возраста древостоя, лет				
	21-40	41-60	61-80	81-100	101-120
Доля выделов с наличием подроста (встречаемость), %					
B <sub>2</sub>	15,0	39,6	38,7	100	50,0
B <sub>3</sub>	48,0	66,3	78,9	87,8	75,7
B <sub>4</sub>	11,1	22,9	54,5	100	100
B <sub>5</sub>	7,1	9,1	0,0	12,5	-
Средняя численность, тыс. экз. / га					
B <sub>2</sub>	1,33	1,62	1,71	2,70	3,03
B <sub>3</sub>	2,17	3,14	2,15	3,19	2,68
B <sub>4</sub>	0,45	1,18	1,36	0,90	1,63
B <sub>5</sub>	1,97	2,42	0,0	2,48	-

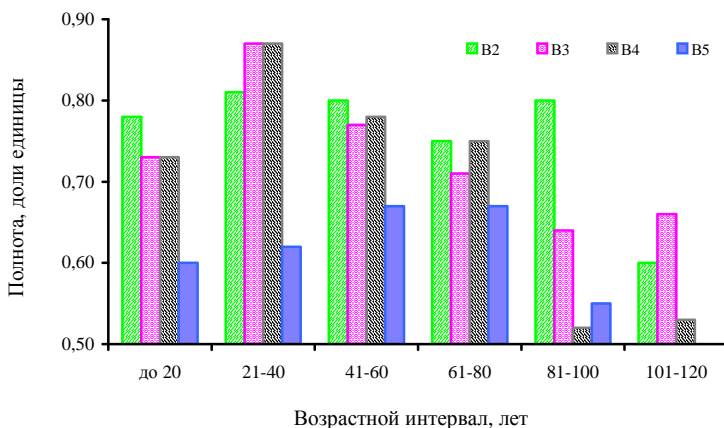


Рис. 13. Динамика относительной полноты древостоев в суборях заповедника.

Породная структура древостоя в сураменях заповедника гораздо сложнее, чем в суборях, а тем более в борах. В свежих и сырых сураменях безраздельно господствует береза, во влажных – дуб, а в заболоченных – ольха черная (табл. 13), которая является в данном ТЛУ коренной породой. Сосна, широко распространенная в борах и суборях, в сложении древостоев сураменей занимает одно из последних мест, превосходя лишь пихту и вяз. Участие ели, которая должна являться, как принято считать, коренной породой в ТЛУ С<sub>2</sub>, С<sub>3</sub> и С<sub>4</sub>, невелико, а осины и липы, наоборот, значительно, особенно в свежих и влажных сураменях, что свидетельствует о значительной трансформации лесов заповедника.

Таблица 13

**Породная структура древостоев в сураменях заповедника**

Древесная порода	Средняя доля участия пород ( %) в различных ТЛУ			
	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>
Береза	48,96	18,15	44,31	16,96
Ольха черная	0,59	9,27	37,74	75,96
Осина	20,48	13,27	4,61	0,50
Ель	8,00	13,85	7,25	4,96
Липа	9,17	16,10	2,16	1,09
Дуб	2,83	26,44	2,45	0,40
Сосна	9,46	2,05	1,18	0,10
Пихта	0,49	0,25	0,01	0,00
Вяз	0,03	0,62	0,30	0,04

Наиболее сложна структура насаждений во влажных сураменях, где преобладают 4-5-породные древостои (табл. 14). В свежих и сырых сураменях чаще всего встречаются трехпородные древостои, а в заболоченных – двухпородные. Однопородные древостои, как и 6-7-породные, встречаются очень редко.

Таблица 14

**Распределение насаждений в сураменях по числу слагающих их пород деревьев**

ТЛУ	Площадь насаждений (%) по числу слагающих их пород							Среднее число пород
	1	2	3	4	5	6	7	
C <sub>2</sub>	2,6	17,3	30,3	28,2	16,4	4,9	0,2	<b>3,54</b>
C <sub>3</sub>	0,4	10,3	20,7	30,5	31,0	6,4	0,7	<b>4,03</b>
C <sub>4</sub>	3,9	24,0	30,1	28,0	11,4	2,2	0,4	<b>3,27</b>
C <sub>5</sub>	11,7	53,1	24,7	10,5				<b>2,34</b>

Породная структура древостоев в сураменях, также как в борах и суборах, претерпевает с возрастом существенные модификации (рис. 14, табл. 15). Значение индекса породного разнообразия изменяется во всех ТЛУ, кроме C<sub>5</sub>, волнообразно с максимумами в возрастных интервалах 21-40 и более 80-120 лет. В ТЛУ C<sub>5</sub> значение данного параметра неуклонно снижается.

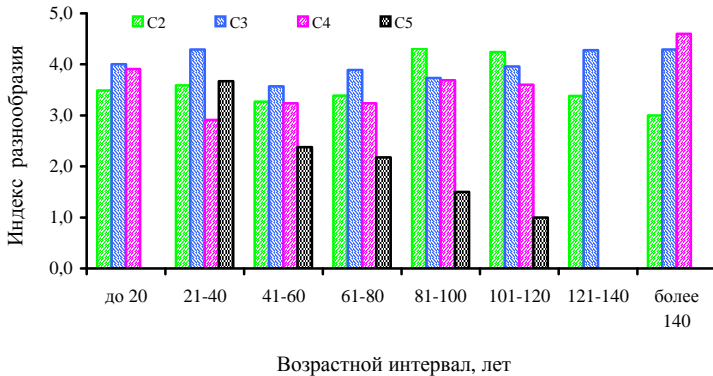


Рис. 14. Динамика породного разнообразия древостоев в сураменях заповедника.

Таблица 15

## Динамика состава и производительности древостоя в сураменях заповедника

Класс возраста, лет	Средняя доля участия пород деревьев, %							Запас, м <sup>3</sup> /га
	Б	Ол (ч)	Ос	Е+Пх	Лп	Д	С	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
ТЛУ C <sub>2</sub> (свежие сурамени)								
1 - 20	42,0	0,0	25,7	3,8	21,5	0,3	3,0	<b>65,2</b>
21 - 40	56,5	0,0	20,1	5,3	10,1	1,5	4,8	<b>139,9</b>
41 - 60	55,7	0,0	25,0	3,0	2,1	0,4	13,1	<b>275,9</b>
61 - 80	42,5	0,0	29,4	8,4	7,1	1,8	9,6	<b>306,0</b>
81 - 100	21,7	0,0	25,5	28,8	15,1	4,3	3,4	<b>303,7</b>
101-120	23,8	0,0	17,7	25,8	11,9	16,1	4,6	<b>264,8</b>
121-140	6,5	0,0	10,2	16,7	28,2	25,6	12,8	<b>273,8</b>
141-160	25,5	0,0	15,7	13,8	0,6	20,8	23,6	<b>252,0</b>
ТЛУ C <sub>3</sub> (влажные сурамени)								
1 - 20	64,7	6,5	19,4	1,5	4,8	0,0	1,0	<b>40,8</b>
21 - 40	36,3	8,0	13,5	6,4	15,9	8,7	10,9	<b>140,0</b>
41 - 60	48,6	8,2	17,4	17,1	3,0	1,8	3,4	<b>235,4</b>
61 - 80	23,7	11,2	19,6	25,8	6,8	7,0	5,2	<b>263,6</b>
81 - 100	16,7	4,1	16,8	15,0	15,2	27,7	3,6	<b>243,6</b>
101 - 120	10,6	4,0	16,5	8,6	18,7	39,0	0,7	<b>228,1</b>
121-140	5,6	4,9	7,1	7,8	26,2	47,6	0,1	<b>224,8</b>
141-160	2,9	7,2	6,0	5,5	28,7	47,6	0,0	<b>231,4</b>
ТЛУ C <sub>4</sub> (сырые сурамени)								
1 - 20	12,6	69,5	6,4	2,6	4,8	0,3	0,0	<b>34,1</b>
21 - 40	49,7	39,8	2,3	3,2	1,7	1,0	1,2	<b>117,0</b>
41 - 60	57,5	31,9	4,4	3,5	0,8	0,0	1,3	<b>172,0</b>
61 - 80	44,6	36,4	5,5	6,1	2,4	2,4	2,3	<b>185,5</b>
81 - 100	32,8	30,4	11,0	15,2	3,0	6,3	1,2	<b>202,9</b>
101-120	17,9	19,9	6,9	29,8	7,1	17,2	0,7	<b>243,3</b>

1	2	3	4	5	6	7	8	9
ТЛУ С <sub>5</sub> (заболоченные сурамени)								
21 - 40	16,2	74,5	1,0	4,2	4,2	0,0	0,0	<b>100,0</b>
41 - 60	34,7	63,2	1,3	0,4	0,0	0,0	0,4	<b>246,3</b>
61 - 80	10,8	81,4	0,0	5,7	1,8	0,0	0,0	<b>240,9</b>
81 - 100	1,5	98,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>300,0</b>
101-120	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>300,0</b>

Характер динамики долевого участия пород деревьев в сложении насаждений в каждом ТЛУ имеет свои особенности. Так, **в свежих сураменах** наиболее сходно происходит изменение доли участия в древостоях популяций сосны и дуба, у которых с возрастом она в целом увеличивается, а также липы и темнохвойных пород, образующих единый кластер (рис. 15). Присутствие в насаждениях деревьев березы максимально в возрастном интервале 21-60 лет, после чего они начинают выпадать из состава древостоев. Присутствие же популяции осины остается до 100 лет довольно стабильным и высоким. Доля мягколиственных пород деревьев в это время в целом еще довольно высока и составляет в среднем около 50% (рис. 16); на долю всех хвойных приходится около 30, а дуба – 20%. Все это свидетельствует о незавершенности в насаждениях сукцессионного процесса, который продолжится еще длительное время, завершившись в данных климатических условиях, как считают некоторые исследователи [21, 22, 39-41], климаксовыми дубовыми сообществами.

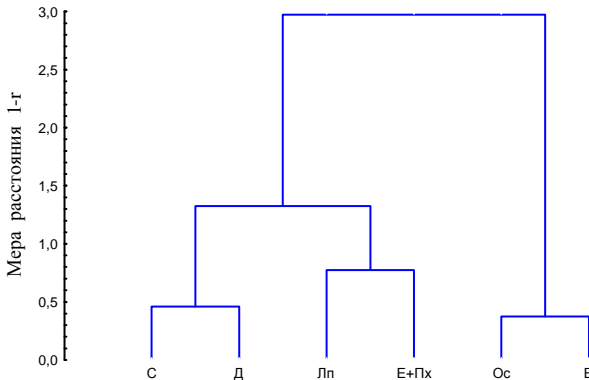


Рис. 15. Дендрограмма сходства динамики долевого участия пород деревьев в сложении насаждений в свежих сураменах заповедника, построенная способом Варда по матрице коэффициентов корреляции Пирсона.

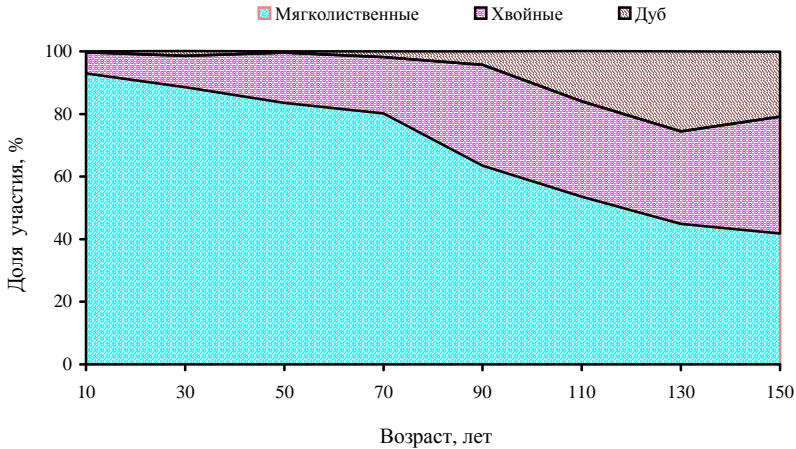


Рис. 16. Возрастные изменения породной структуры древостоев в свежих сураменях.

Породный состав насаждений в свежих сураменях, являющихся ареной ожесточенной борьбы популяций древесных растений за жизненное пространство, не отражается однозначно на их производительности, которая, несмотря на более высокую трофность биотопов, практически не отличается в целом от таковой в свежих суборях. Так, наименьший запас в возрасте старше 20 лет имеют сложные по составу древостои (табл. 16), особенно смешанные осиново-березовые, в которых доленое участие пород оказывается примерно одинаковым (табл. 17), обуславливая сильную межвидовую конкуренцию. Положительно отражается на производительности древостоев увеличение в их составе осины, липы и ели, для которых, как нами было установлено [11], данные экотопы являются оптимальными (табл. 18).

Таблица 16

**Влияние числа пород в древостоях свежих сураменей на их производительность**

Возрастной интервал, лет	Средний запас древесины ( $\text{м}^3 / \text{га}$ ) при различном числе пород				
	6-7	4-5	3	2	1
1-20	43	42	43	39	41
21-40	94	134	141	166	132
41-60	237	251	240	258	283
61-80	243	292	300	324	293

Таблица 17

**Влияние доли участия березы на наличный запас древостоя в свежих сураменах**

Возрастной интервал, лет	Средний запас древесины (м <sup>3</sup> / га) при различной доле участия пород				
	9-10 ед.	7-8 ед.	5-6 ед.	3-4 ед.	0-2 ед.
Береза					
1-20	41	48	37	45	48
21-40	146	136	144	140	137
41-60	234	217	239	280	269
61-80	307	291	271	335	304
Осина					
1-20	49	55	48	36	43
21-40	-	170	171	142	132
41-60	286	303	277	229	237
61-80	343	339	258	282	291
Хвойные					
21-40	-	54	102	140	143
41-60	300	268	290	247	242
61-80	377	329	338	286	295

Таблица 18

**Параметры эталонных древостоев в свежих сураменах заповедника**

Квартал	Выдел	Возраст, лет	Запас, м <sup>3</sup> / га	Полнота	Состав
76	40	55	400	1,0	8Ос1Б1Е
6	14	60	400	0,9	6Ос4Б
72	18	65	410	0,9	8Ос2Б
73	36	70	430	0,9	8Ос1Б1Е
40	13	70	430	0,9	7Ос3Б
39	15	80	420	0,7	6Лп2Б1Ос1Е
40	7	90	420	0,7	5Лп2Б2Ос1Е
62	6	110	410	0,7	3Е3Б2Ос1Лп1С
62	21	110	410	0,7	4Е3Б2С1Ос

Изменение видовой структуры древостоев связано с особенностями динамики наличного запаса стволовой древесины у каждой породы деревьев (рис. 17). Так, кульминация величины показателя наступает раньше всех у популяции березы (в 58 лет), которая, согласно проведенным расчетам, полностью выпадает из состава насаждений в возрасте 160-180 лет. То же самое происходит и с осиной, хотя кульминация запаса древесины у нее наступает чуть позднее (в 75 лет). Значительно дольше удерживают свои позиции популяции липы и ели; максимальный запас древесины у первой накапливается к возрасту 115 лет, а у

второй – к 105 годам. «Вес» популяции дуба неуклонно возрастает до 145 лет, после чего начинается распад первого яруса древостоя и замена его новым поколением леса. Долше всех сохраняются в насаждениях, благодаря своей высокой жизнестойкости, деревья сосны (рис. 18). Разновременность начала распада популяций древесных пород четко проявляется в изменении относительной полноты древостоя, которая начинает снижаться после 50 лет, изменяясь после 100 лет волнообразно (рис. 19). Вместе с тем, снижение позиций одного элемента древостоя способствует укреплению позиций других, поддерживая относительное постоянство наличного запаса стволовой древесины в смешанных насаждениях в течение весьма длительного промежутка времени (рис. 20).

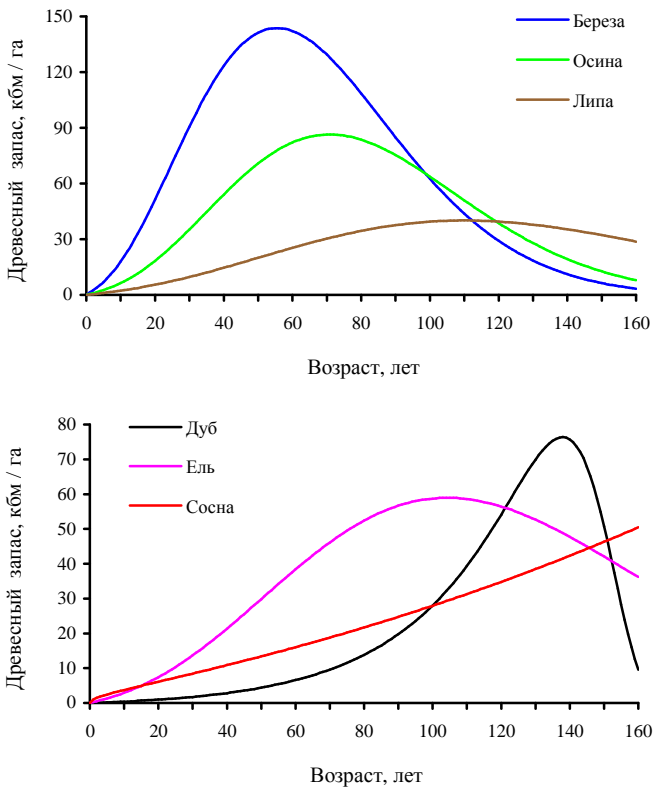


Рис. 17. Динамика наличного запаса стволовой древесины у разных пород деревьев в свежих сураменях заповедника.





Рис. 18. Деревья-патриархи сосны в смешанном древостое свежей сурамени.

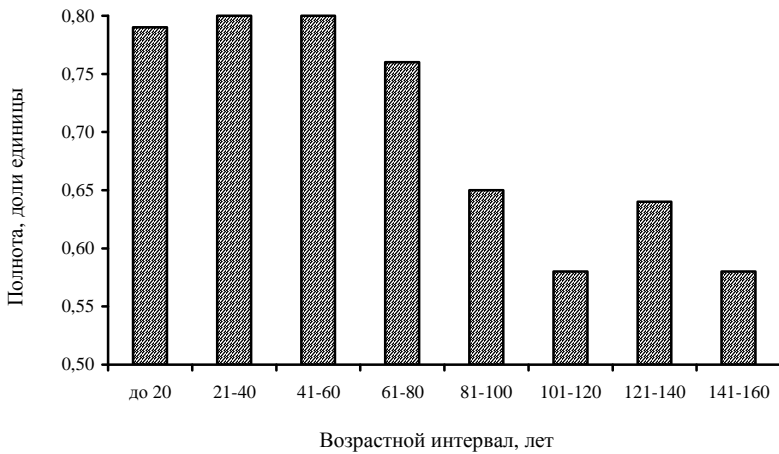


Рис. 19. Динамика относительной полноты древостоев в свежих сураменах заповедника.

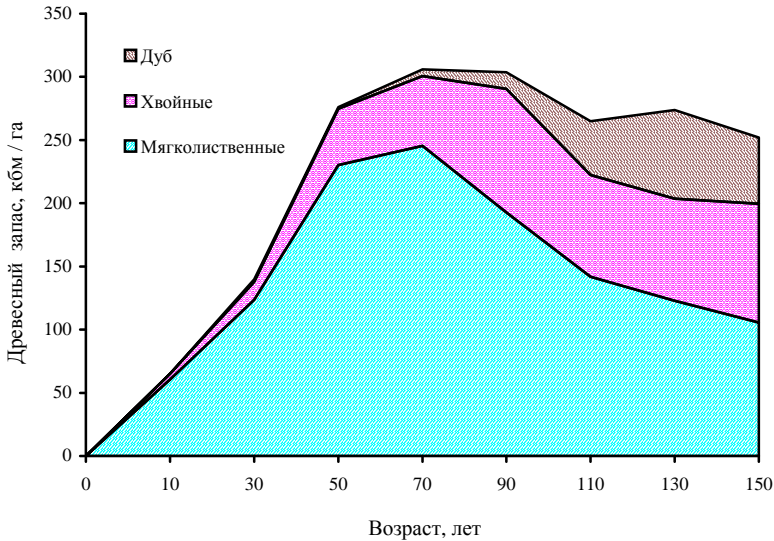


Рис. 20. Динамика общего запаса стволовой древесины в свежих сурамянях.

**Во влажных сурамянях** все породы деревьев объединяются друг с другом по характеру динамики долевого участия в сложении насаждений в три четко выраженных кластера, в которых наиболее тесно сопряжены между собой дуб и липа (рис. 21), неуклонно увеличивающих свой «вес» с возрастом. Диаметрально противоположным образом изменяется доленое участие березы и осины, постепенно выпадающих из состава древостоев. В возрасте 140-160 лет доли мягколиственных пород деревьев и дуба становятся практически равными (рис. 22). «Вес» темнохвойных деревьев и ольхи черной изменяется во времени волнообразно с пиком в 61-80 лет. У популяции сосны отмечается два подъема значений параметра: первый в возрасте 21-40 лет, а второй – 61-80. Все сказанное свидетельствует о незавершенности в насаждениях сукцессионного процесса, который, как и в свежих сурамянях, продолжится еще длительное время, завершившись, по всей видимости, климаксовыми дубовыми сообществами.

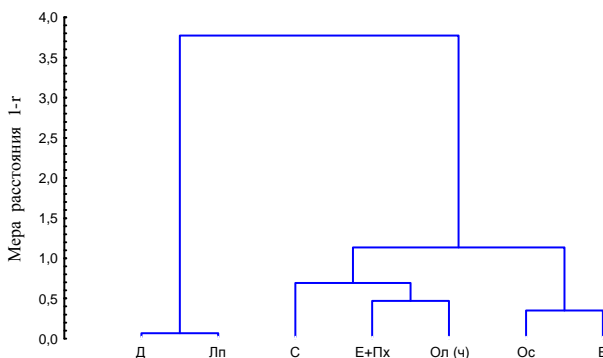


Рис. 21. Дендрограмма сходства динамики долевого участия пород деревьев в сложении насаждений во влажных сураменах заповедника.



Рис. 22. Возрастные изменения породной структуры древостоев во влажных сураменах.

Изменение видовой структуры древостоев связано с особенностями динамики наличного запаса стволовой древесины у каждой породы деревьев (рис. 23). Так, кульминация величины показателя наступает раньше всех у популяции сосны (в 36 лет), занимающей в насаждениях

весьма скромное место и быстро вытесняемой другими породами. Очень быстро наращивает объем древесины, но также быстро и теряет его популяция березы. Популяции ольхи черной, осины и ели накапливают максимальные запасы древесины к возрасту 60-70 лет, а липы и дуба продолжают неуклонно наращивать их. Общий древесный запас насаждений, несмотря на разновременность начала распада составляющих их элементов, сохраняется после 50 лет, как и в ТЛУ С<sub>2</sub>, на относительно постоянном уровне (рис. 24), хотя полнота древостоя начинает снижаться уже после 40 лет (рис. 25).

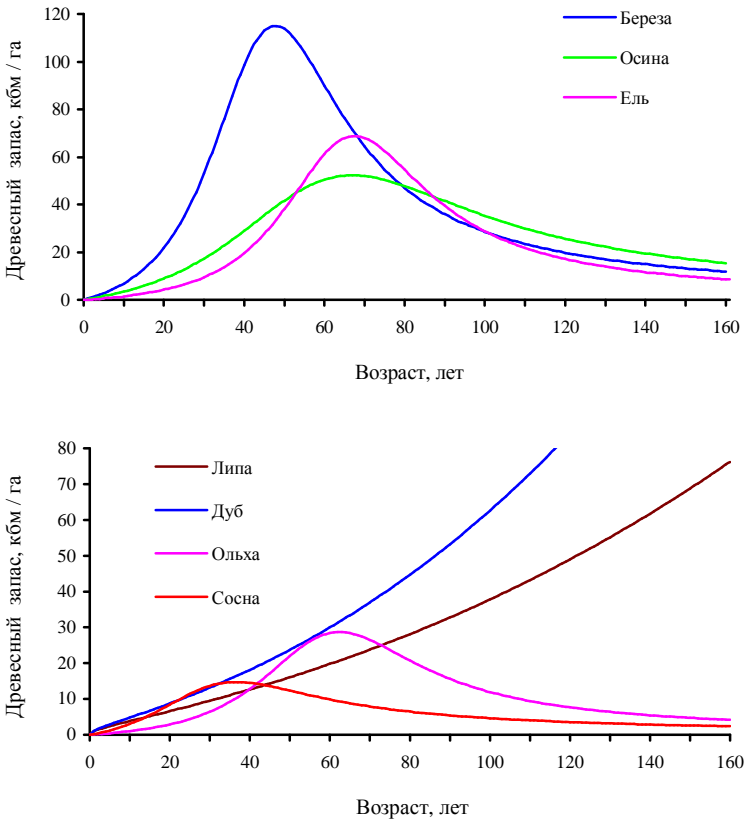


Рис. 23. Динамика наличного запаса стволовой древесины у разных пород деревьев во влажных сурамях заповедника.

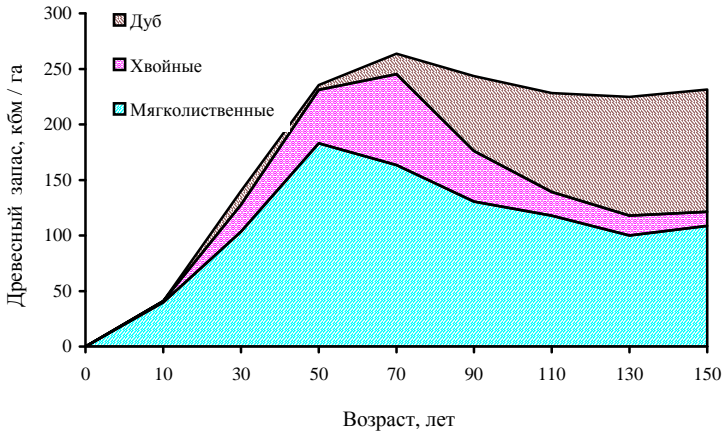


Рис. 24. Динамика общего запаса стволовой древесины во влажных сураменях.

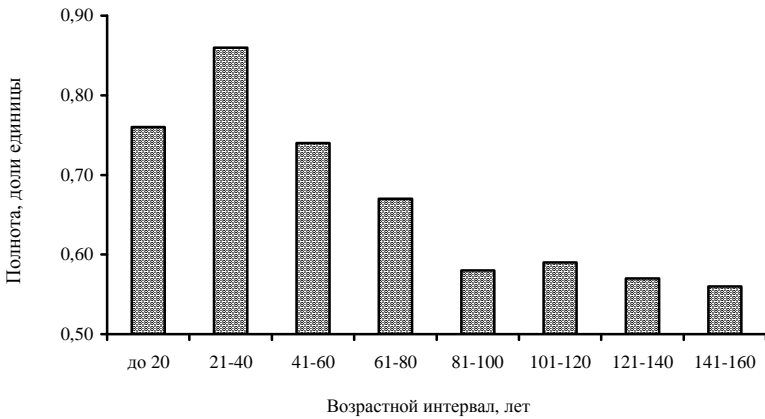


Рис. 25. Динамика относительной полноты древостоев во влажных сураменях.

Породный состав древостоев во влажных сураменях слабо отражается на их производительности, о чем свидетельствует характеристика эталонных насаждений (табл. 19), представленных самым разнообразным и довольно сложным сочетанием древесных растений.

Параметры эталонных древостоев во влажных сураменях заповедника

Квартал	Выдел	Возраст, лет	Запас, м <sup>3</sup> /га	Полнота	Состав
9	6	65	370	0,8	6Ос2Б2Е
15	19	70	370	1,0	6Б4Ос
6	9	70	350	0,8	4Е4Ос1С1Б
15	15	80	410	1,0	10Б
22	1	85	370	0,8	9Ос1Б
23	17	90	360	0,6	5С2Б1Е1Ос1Лп
35	14	110	370	0,7	4Е4Б2Лп
7	27	120	370	0,6	4Е4Ос2Б

**В сырых сураменях** все породы деревьев объединяются друг с другом по характеру динамики долевого участия в сложении насаждений в два кластера (рис. 26). В первом из них наиболее тесно сопряжены между собой, как и во влажных сураменях, дуб и липа, к которым ближе всего примыкают темнохвойные и осина, увеличивающие, в той или иной мере, свое присутствие с возрастом древостоев (табл. 15). Причем наиболее выражено увеличивают долю своего участия ель и дуб, хотя они, как показано исследователями [24, 47-49], являются антагонистами по отношению друг к другу. Максимальное участие осины в сложении насаждений отмечается в возрасте 81-100 лет, а березы гораздо раньше, в возрасте 41-60 лет. У ольхи черной, входящей с березой и сосной в один кластер, происходит неуклонное снижение доли участия, начиная с молодняков. Древостои в сырых сураменях очень долгое время являются, по сути, лиственными (рис. 27), сменяясь в возрасте 100-110 лет темнохвойно-лиственными, а затем - смешанными дубовыми, которые приближаются, по всей видимости, к состоянию климакса.

Изменение видовой структуры древостоев связано, как и в других ТЛУ, с особенностями динамики наличного запаса стволовой древесины у каждой породы деревьев (рис. 28). Так, кульминация величины показателя наступает раньше всех у популяции березы, занимающей в насаждениях весьма высокое место, но быстро вытесняемой другими породами. Популяция ольхи черной накапливает максимальный запас древесины к тому же возрасту, что и береза, но снижает его, в отличие от нее, очень медленно. У осины кульминация запаса отмечается в возрасте 100 лет, а у ели – 110. Популяции липы и дуба продолжают нара-

щивать запас до возраста 160 лет. Общий же древесный запас насаждений, исходя из разновременности начала распада составляющих их элементов, изменяется волнообразно-нарастающе, достигая кульминации в возрасте 120 лет (рис. 29), хотя полнота древостоя начинает снижаться, как и в ТЛУ  $C_3$ , уже после 40 лет (рис. 30).

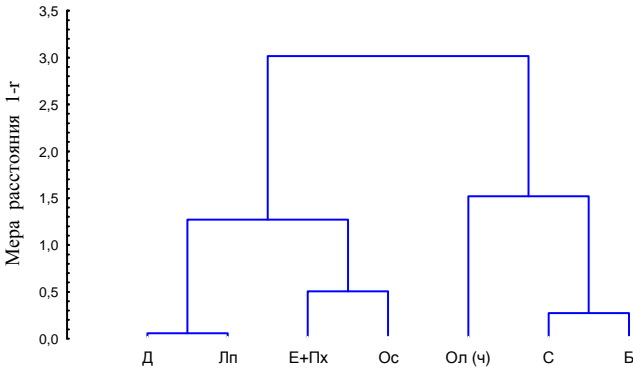


Рис. 26. Дендрограмма сходства динамики долевого участия пород деревьев в сложении насаждений в сырых сурамях заповедника, построенная способом Варда по матрице коэффициентов корреляции Пирсона.

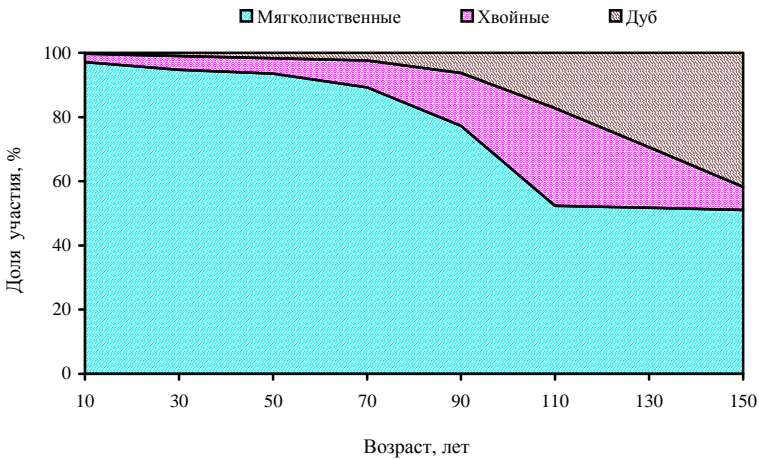


Рис. 27. Возрастные изменения породной структуры древостоев в сырых сурамях.

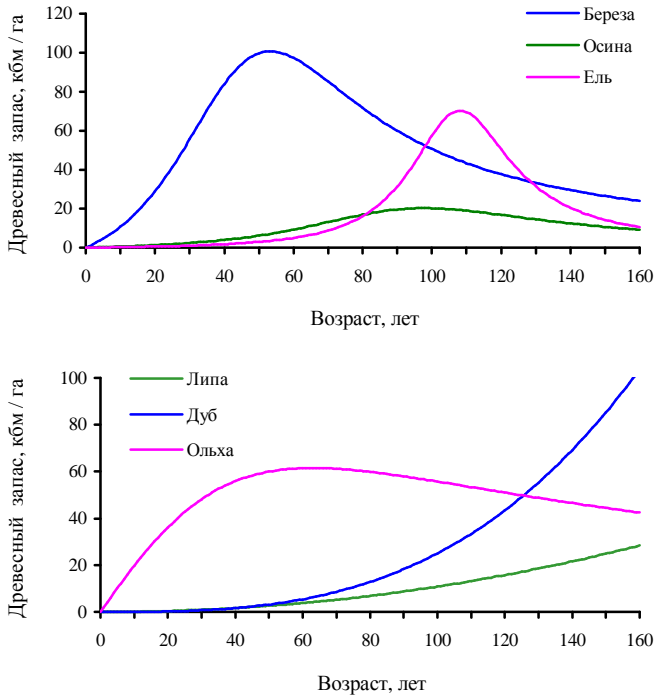


Рис. 28. Динамика наличного запаса стволовой древесины у разных пород деревьев в сырых сурамях заповедника.

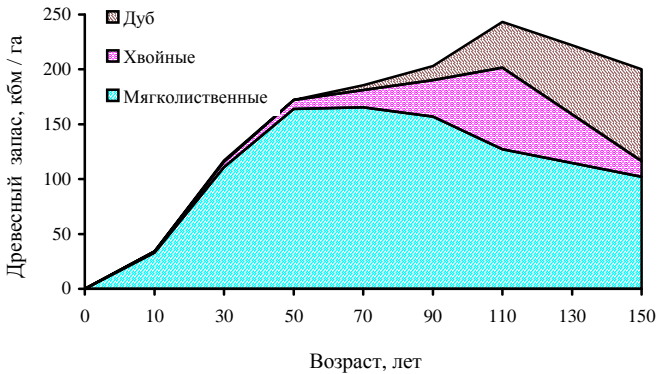


Рис. 29. Динамика общего запаса стволовой древесины в сырых сурамях заповедника.



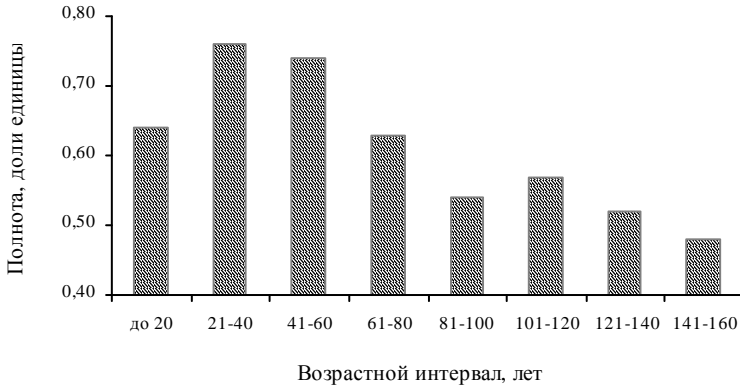


Рис. 30. Динамика относительной полноты древостоев в сырых сураменях заповедника.

Производительность древостоев в сырых сураменях в значительной мере связана с их составом. Так, наименьший запас в возрасте 60-80 лет имеют сложные по составу древостои (рис. 31), особенно смешанные черноольхово-березовые, в которых доленое участие пород оказывается примерно одинаковым (табл. 20), обуславливая сильную межвидовую конкуренцию. Отрицательно отражается на производительности насаждений присутствие в их составе дуба и ели, для которых данные экотопы находятся за пределами оптимума их экологической ниши [11]. Наиболее производительными в данном ТЛУ являются осинники (табл. 21).

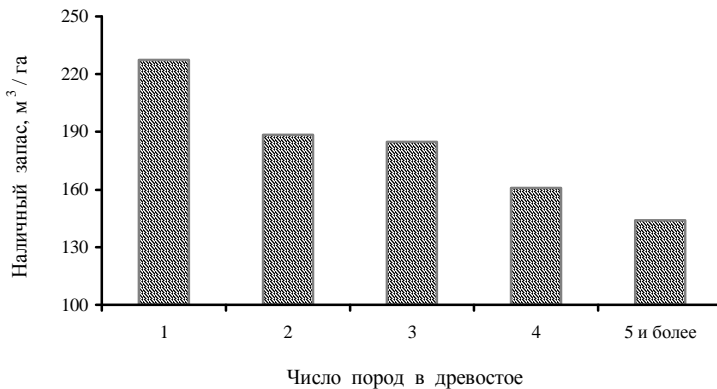


Рис. 31. Влияние породного разнообразия древостоев в сырых сураменях заповедника на их производительность.

Таблица 20

**Влияние состава 60-80-летних древостоев в сырых сураменях на их запас**

Порода	Наличный запас древостоев ( $\text{м}^3/\text{га}$ ) при различной доле участия пород				
	9-10 ед.	7-8 ед.	5-6 ед.	3-4 ед.	0-2 ед.
Береза	207,0	195,2	136,6	178,3	178,7
Ольха черная	198,2	179,4	153,9	148,2	201,8
Дуб черешчатый	-	-	-	137,7	180,9
Темнохвойные	-	-	-	137,7	181,7

Таблица 21

**Параметры наиболее производительных древостоев в сырых сураменях**

Квартал	Выдел	Возраст, лет	Запас, $\text{м}^3/\text{га}$	Полнота	Состав
14	10	60	360	1,0	7Ос3Б
21	13	80	400	1,0	10Ос
14	12	100	320	0,9	4Ос4Б1Е1Ол(ч)
9	2	110	300	0,6	4Е2Б2Ос2Ол(ч)

**В заболоченных сураменях** породный состав древостоев самый бедный из всех эдафотопов этой группы. Основное взаимодействие происходит здесь между ольхой черной и березой: доля участия первой из них неуклонно возрастает, а второй и всех остальных, поселившихся на начальном этапе сукцессии – снижается. В возрасте 50 лет доля участия ольхи наименьшая, а в возрасте 100-120 лет сукцессия практически завершается и насаждения становятся чисто черноольховыми (рис. 32). Изменение видовой структуры древостоев, как и в других ТЛУ, связано с особенностями динамики наличного запаса стволовой древесины у каждой породы деревьев (рис. 33). Популяция ольхи черной накапливает максимальный запас древесины к возрасту 120 лет, медленно снижая его в последующем. У остальных пород нарастание и снижение древесного запаса происходит быстро, а кульминация приходится на возраст 50 лет. Изменение общего запаса древостоя происходит, в отличие от других ТЛУ, более плавно (рис. 34), хотя полнота древостоя изменяется скачками с минимумом в возрастном интервале 61-80 лет (рис. 35). Наиболее производительными в заболоченных сураменях заповедника являются практически чистые черноольшанники, наличный запас древесины в которых достигает  $340 \text{ м}^3/\text{га}$  (табл. 22).

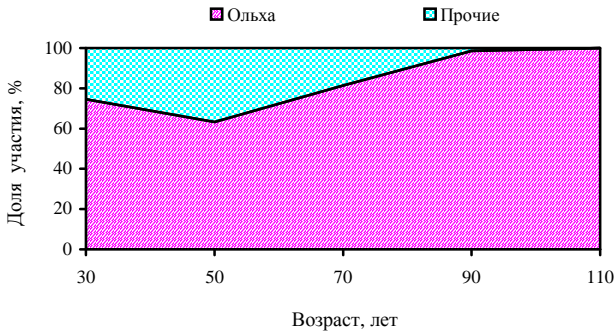


Рис. 32. Динамика породной структуры древостоев в заболоченных сурамях.

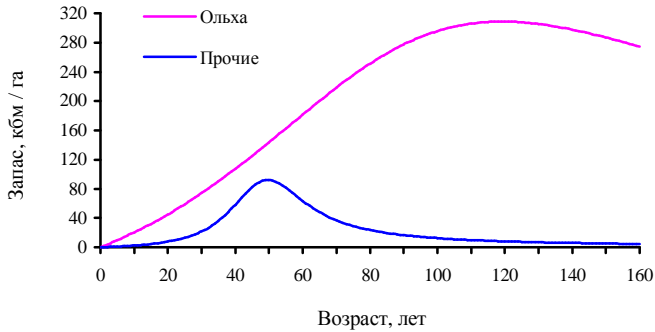


Рис. 33. Динамика наличного запаса стволовой древесины у разных пород деревьев в заболоченных сурамях заповедника.

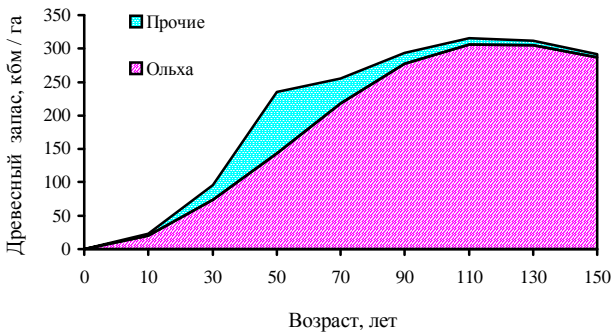


Рис. 34. Динамика наличного запаса стволовой древесины в заболоченных сурамях.

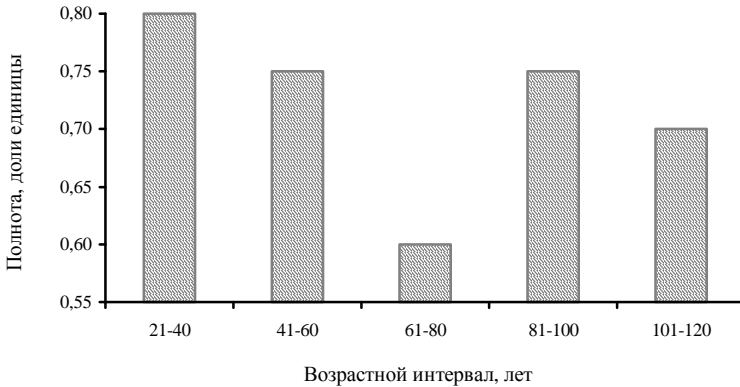


Рис. 35. Динамика относительной полноты древостоев в заболоченных сурамях.

Таблица 22

**Параметры наиболее производительных древостоев в заболоченных сурамях**

Квартал	Выдел	Возраст, лет	Запас, м <sup>3</sup> /га	Полнота	Состав
31	10	50	290	0,8	<b>7</b> Ол(ч) <b>3</b> Б
16	7	60	340	0,9	<b>9</b> Ол(ч) <b>1</b> Б
91	5	80	300	0,7	<b>10</b> Ол(ч)
91	9	85	300	0,7	<b>10</b> Ол(ч)
22	2	90	300	0,8	<b>10</b> Ол(ч)

**Обсуждение результатов исследования**

Породный состав любого древостоя, как следует из всего изложенного и как показывает анализ литературы [1, 8, 12, 16-18, 21-23, 26, 33, 38-42, 44, 49], определяют не только факторы среды, но и его собственный сукцессионный возраст. В экстремальных условиях среды формируются монодоминантные древостои, мало изменяющие свой состав с возрастом. Таковыми являются сосняки в сухих и заболоченных борах, а также черноольшанники в ТЛУ С<sub>5</sub>, которые сукцессионно довольно устойчивы, т.е. быстро восстанавливаются после различного рода нарушений и не изменяют существенно своего состава во времени. Лишь на начальных стадиях сукцессии в них могут присутствовать береза и осина, которые быстро элиминируют. К примеру, в сосняках сфагновых на гарях 1972 года в Марий Эл в первые годы после пожара был обильен самосев (до 400 тыс. экз./га!) березы и осины [10, 20], который вскоре

полностью исчез из состава молодняков (осина – через 10-15 лет, а береза – через 25-30). В более благоприятных условиях на вырубках, гарях и ветровальниках исходно образуются, в зависимости от источников и путей восстановления насаждений, сложные дендроценозы, породная структура которых претерпевает со временем существенную трансформацию. Это связано с особенностями роста каждой породы деревьев, их конкурентоспособности, факторов элиминации ослабленных особей, характера взаимоотношений пород друг с другом. Полог древостоя в данных биотопах быстро смыкается, что препятствует появлению нового поколения леса. Этот период может растянуться до 60 и более лет, после чего начинается интенсивное выпадение из состава древостоев березы и осины, снижение их полноты и образование «окон» (световых площадок), что открывает доступ для внедрения теневыносливых видов и улучшения роста имеющегося подроста.

Наиболее кардинальные изменения породной структуры древостоев на территории заповедника происходят, как показали исследования, во влажных борах, свежих, влажных и сырых суборах, свежих и влажных сурамях. В данных биотопах складываются довольно благоприятные эдафические условия для роста многих видов древесных растений, близкие к оптимуму их физиологических требований, что приводит, в свою очередь, к ужесточению конкуренции за жизненное пространство и вытеснению из ценозов части видов, которые, в результате этого, занимают сугубо специфичные экологические ниши (рис. 36). Наиболее напряженная борьба во влажных борах, свежих, влажных и сырых суборах заповедника происходит между сосной и елью. Победителем в ней, благодаря теневыносливости, выходит ель, постепенно вытесняющая сосну в менее благоприятные для произрастания биотопы. Данный процесс широко распространен в таежной зоне и описан многими исследователями [5, 13, 34, 35, 44, 45]. В конечном итоге он приводит к формированию разновозрастных ельников [19], которые менее производительны, по сравнению с сосняками, и менее устойчивы к неблагоприятным факторам среды (ельники гораздо слабее сосняков выдерживают засухи, сильнее повреждаются корневыми гнилями и стволовыми вредителями, в результате чего начинают в возрасте 60-80 лет интенсивно распадаться). Смена сосны елью, которую сдерживают пожары и рубки леса [12, 34, 45], приводит также к снижению биологического разнообразия и водоохраных функций лесов, что приводит к выводу об экономическом и экологическом отрицательных эффектах смены пород.

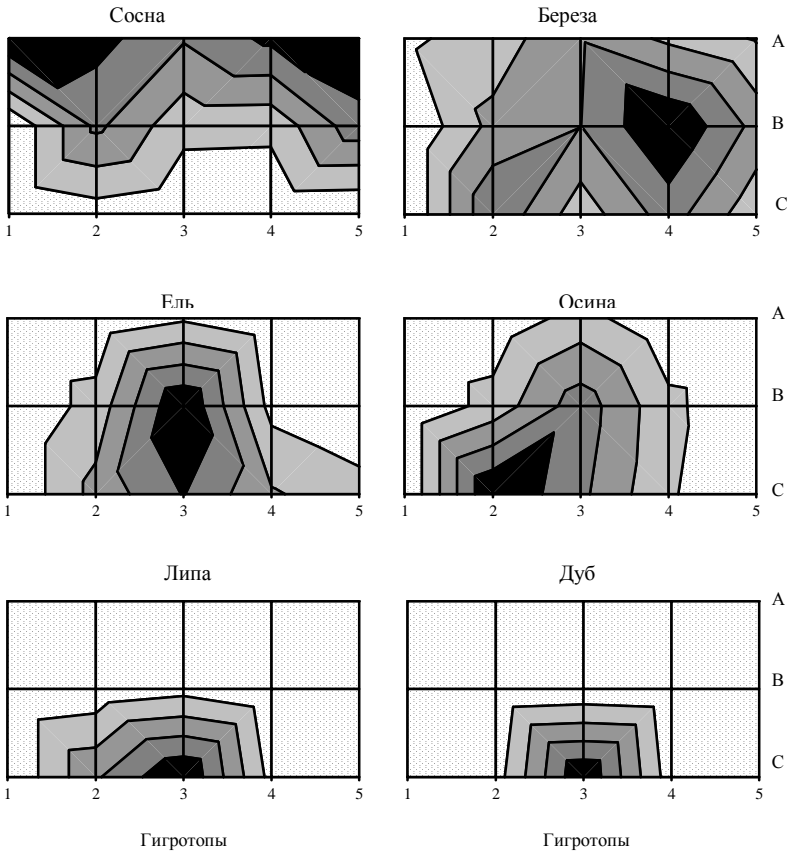


Рис. 36. Схемы экологических ниш в разрезе эдафической сетки П.С. Погребняка, реализованных в заповеднике разными породами деревьев.

В свежих и влажных сураменах победителями в конкурентной борьбе выходят липа и дуб, постепенно вытесняющие не только пионерные породы березу и осину, но позднее поселяющуюся в данных биотопах ель. Сукцессионный процесс протекает здесь медленно и завершается формированием не климаксовых дубрав, как считают многие исследователи [7, 22, 23, 40-44], а смешанных разновозрастных древостоев невысокой полноты и производительности, имеющих высокую мозаичность, благодаря чему поддерживается их устойчивое состояние [8, 29, 30]. Укреплению позиций дуба на территории заповедника мешает жизнедеятельность резко увеличивших свою численность медведей и каба-

нов, которые не только практически полностью съедают урожай желудей, но и уничтожают его всходы. Медведи, кроме этого, ослабляют взрослые деревья дуба, обламывая их ветви в период созревания желудей. Прямая смена ельников дубравами невозможна и проходит лишь через последовательную смену их березняками, осинниками и липняками [47-49]. Обратное вытеснение дуба и липы елью в естественных условиях не происходит даже при наличии обсеменителей, поскольку опад их листьев и ризосфера, как показали эксперименты [24, 47-49], подавляют прорастание семян ели и приводят к массовой гибели ее всходов.

Изменение породного состава древостоев во многих ТЛУ существенно отражается на их производительности, что связано как с разной требовательностью пород деревьев к эдафическим факторам, так и с характером их взаимодействия друг с другом. В борах и суборах наиболее производительны сосновые древостои с небольшой долей участия березы (разница в наличном запасе 60-80-летних древостоев достигает, в зависимости от типа леса, до  $107 \text{ м}^3/\text{га}$ ). В сурамях наименьший запас имеют сложные по составу древостои, особенно смешанные осиново-березовые и черноольхово-березовые, в которых доленое участие пород оказывается примерно одинаковым, что обуславливает сильную межвидовую конкуренцию. Положительно отражается на производительности древостоев до возраста 60-80 лет увеличение в их составе осины и липы, а отрицательно - дуба и ели.

По результатам исследования можно сделать следующие выводы.

1. Производительность насаждений заповедника, которую мы оценивали через наличный запас древесины, изменяется в очень больших пределах, определяемых действием множества внешних и внутренних факторов, но ведущими среди них являются эдафические условия, главным образом режим увлажнения почв, и возраст древостоя.

2. Несмотря на то, что каждому типу лесорастительных условий свойственна своя динамика наличного запаса древостоя, в целом выделяется общая закономерность: величина этого показателя до определенного возраста увеличивается, а затем медленно снижается, что связано с наступлением распада первого возрастного поколения леса.

3. В возрасте до 35 лет наибольшие запасы стволовой древесины отмечаются в ТЛУ  $C_3$ , а наименьшие – в ТЛУ  $B_5$ . В возрастном интервале от 35 до 55 лет лидирующее положение занимают биогеоценозы в ТЛУ  $C_2$ , в возрасте от 60 до 110 лет – в  $B_2$ , а свыше 110 лет – в  $A_1$  и  $A_2$ ., где, по сравнению с другими ТЛУ, процесс распада первого поколения древостоя начинается позднее.

4. Возраст древостоя, при котором отмечается кульминация наличного запаса стволовой древесины, изменяется в разных типах лесорастительных условий от 77 до 140 лет, а величина древесного запаса в момент кульминации – от 118 до 334 м<sup>3</sup>/га, достигая максимальных отметок в ТЛУ В<sub>2</sub>.

5. Кульминация годичного прироста объема стволовой древесины, величина которого изменяется между ТЛУ от 1,74 до 6,17 м<sup>3</sup>/га, отмечается в биогеоценозах боров и суборей заповедника в возрасте от 36 лет до 51 года, а в сураменях – до 32 лет. Наибольший годичный прирост объема происходит, как это ни парадоксально, во влажных борах, а не в более богатых суборях и сураменях. Довольно высока величина годичного прироста объема древесины в ТЛУ С<sub>5</sub>, где произрастают в основном древостои ольхи черной. Наименьший годичный прирост древесины отмечается в ТЛУ А<sub>5</sub>.

6. Леса заповедника, состоящие из сложной пространственной мозаики насаждений разного состава и возраста, образованной в результате антропогенных и природных нарушений, представляют собой хорошо организованную саморазвивающуюся сукцессионную систему, стремящуюся к восстановлению исходного равновесного состояния, определяемого возможностями среды. Видовая структура древостоя во всех ТЛУ закономерно изменяется с увеличением их возраста, что связано с особенностями роста каждой породы деревьев, их конкурентоспособности, факторов элиминации ослабленных особей, характера взаимоотношений пород друг с другом, а также возможностями появления нового поколения леса. Хотя в каждом ТЛУ процесс изменения породной структуры древостоя протекает сугубо специфически, в целом отмечаются общие тенденции. Так, кульминация запаса стволовой древесины у березы и осины в смешанных насаждениях наступает гораздо раньше, чем у сосны, ели и дуба, что приводит к неуклонному уменьшению «веса» популяций мелколиственных пород деревьев. В данном случае мы сталкиваемся с переходным процессом второго рода, не сопровождающимся резкими качественными скачками породной структуры насаждений, который во многих случаях далек от завершения.

7. В результате протекания естественных лесосукцессионных процессов на территории заповедника при отсутствии рубок леса постепенно уменьшится «вес» не только популяций березы и осины, но и сосны, которая уступит часть своей экологической ниши в ТЛУ А<sub>3</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub> и В<sub>4</sub> ели, постепенно завоевывающей утраченные ею в прошлом позиции. Сосна сохранит свое господство лишь в сухих, свежих, сырых и заболоченных борах, а также в заболоченных суборях. Значительно укрепят в



ТЛУ  $C_2$  и  $C_3$  свои позиции дуб и липа, а ольха черная сохранит их в прежнем объеме, поскольку на её экологическую нишу, сконцентрированную в сырых и заболоченных сураменях, не претендует ни одна древесная порода. Формирование фактической (реализованной) экологической ниши организма происходит при непосредственном влиянии биоценотических факторов.

8. Породный состав древостоев во многих ТЛУ существенным образом отражается на их производительности, что связано как с разной требовательностью пород деревьев к эдафическим факторам, так и с характером их взаимодействия друг с другом. В борах и суборах наиболее производительны сосновые древостои с небольшой долей участия березы (разница в наличном запасе 60-80-летних древостоев достигает, в зависимости от типа леса, до  $107 \text{ м}^3/\text{га}$ ). В сураменях наименьший запас имеют сложные по составу древостои, особенно смешанные осиново-березовые и черноольхово-березовые, в которых долевое участие пород оказывается примерно одинаковым, что обуславливает сильную межвидовую конкуренцию. Положительно отражается на производительности древостоев до возраста 60-80 лет увеличение в их составе осины и липы, а отрицательно - дуба и ели.

9. В результате протекания сукцессий в лесах заповедника породное разнообразие древостоев, как их производительность, в целом несколько снизятся, что отразится на состоянии всей биоты, которая, в свою очередь, оказывает существенное влияние на ход лесовозобновительных процессов и смену пород.

10. Таксационные описания насаждений являются вполне надежной основой для анализа и создания математических моделей динамики породной структуры и производительности древостоев на региональной лесотипологической основе при условии, что выборка является достаточно представительной по объему и временному диапазону. Имеющиеся в ряде случаев погрешности оценки фактического состояния древостоя таксаторами с лихвой компенсируются массовостью и репрезентативностью исходных данных. Для уточнения закономерностей изменений, происходящих в лесах заповедника, необходимо заложить сеть постоянных пробных площадей, на которых систематически проводить учет состояния биогеоценозов по унифицированной методике.

11. Выделенные лесоустройством в заповеднике типы лесорастительных условий реально существуют в природе, так как верно отражают экологические условия биотопов, что четко проявляется в особенностях динамики породного состава и производительности древостоев.

*Библиографический список*

1. Арбузов Б.В. Динамика породного состава высокогорных лесных экосистем Северо-Осетинского госзаповедника: связь со структурой древостоя // Биологическое разнообразие лесных экосистем. – М., 1995. С. 176-177.
2. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. – М.: Мир, 1982. 488 с.
3. Брус А., Каули Р. Структурные фазовые переходы. – М.: Мир, 1984. 408 с.
4. Бузыкин А.И. Регулирование продуктивности лесов // Лесоведение. – 1988. № 2. С. 3-11.
5. Валяев В.Н. Смена сосны елью в Карелии // Лесоведение. – 1971. № 1. С. 3-11.
6. Васильев П.В. Потенциальная и эффективная продуктивность лесов // Лесное хоз-во. – 1962. № 10. С. 49-54.
7. Вестенрик И.И. К вопросу о смене ели лиственными (дубом) в Брянском массиве // Труды по лесному опытному делу в России. Вып. IX. – СПб., 1908. С. 62-97.
8. Восточноевропейские леса / Под ред. О.В.Смирновой. – М.: Наука, 2004. Т. 1. 479 с.
9. Габеев В.Н. Экология и продуктивность сосновых лесов. – Новосибирск: Наука, 1990. 229 с.
10. Демаков Ю.П., Калинин К.К. Лесоводство. Ведение хозяйства в лесах, поврежденных пожарами. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. 136 с.
11. Демаков Ю.П. Структура земель и лесов заповедника // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. С. 9-49.
12. Денисов С.А. Лесоведение. Смена пород: Учебное пособие. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. 78 с.
13. Дыренков С.А. О смене сосны елью на Вепсской возвышенности // Лесоведение. – 1968. № 5. С. 12-23.
14. Жанет В.А. О смене пород и формировании елово-лиственных насаждений в подзоне южной тайги. – М.: Лесн. пром-сть, 1957. 144 с.
15. Зобов Н.М. Письма о лесоводстве. – СПб. 1869. 200 с.
16. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Сукцессионные процессы в лесных сообществах: модели фазовых переходов // Хвойные бореальной зоны. – 2008. Т. XXV. № 1-2. С. 9-15.
17. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. – 2005. № 1. С. 1-9.
18. Казенс Дж. Введение в лесную экологию. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. 144 с.
19. Казимиров Н.И. Ельники Карелии. – М.: Наука, 1971. 140 с.
20. Калинин К.К., Демаков Ю.П., Иванов А.В. Естественное возобновление гарей // Лесное хоз-во. – 1978. № 4. С. 36-40.

21. Киселева К.В. Динамика восточноевропейских хвойно-широколиственных лесов // Флора и растительность Европейской части СССР. Тр. Бот. Сада МГУ. Вып. VIII. М.: МГУ, 1971. С. 114-132.
22. Киселева К.В. К вопросу о взаимоотношениях ели и дуба в Московской области // Вестник МГУ. Сер. VI (биология и почвоведение). – 1962. № 4. С. 67-71.
23. Колданов В.Я. Смена пород и лесовосстановление. – М.: Лесн. пром-сть, 1966. 171 с.
24. Колесниченко М.В. Биохимические взаимовлияния древесных растений. – М.: Лесная пром-сть, 1968. 152 с.
25. Коржинский С.И. Флора Востока Европейской России в ее систематическом и географическом соотношениях // Изв. Томского ун-та. 1893. Кн. 5. С. 71-299.
26. Корзухин М.Д. Возрастная динамика популяций деревьев, являющихся сильными эдификаторами // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. III. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. С. 162-178.
27. Корзухин М.Д. Изменение продуктивности и численности для двухпородной лесной сукцессии при вариации хода роста // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. VIII. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 207-214.
28. Корзухин М.Д., Седых В.Н. О программе прогноза динамики лесов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. V. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. С. 91-102.
29. Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. – М.: Наука, 1968. 355 с.
30. Курнаев С.Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. – М.: Наука, 1980. 316.
31. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
32. Лосицкий К.Б. Научные основы определения оптимального состава насаждений и лесов // Лесное хоз-во. – 1968. № 1. С. 14-18.
33. Лосицкий К.Б., Чуенков В.С. Эталонные леса. – М.: Лесная пром-сть, 1980. 192 с.
34. Мелехов И.С., Листов А.А. Некоторые аспекты смены сосны елью на Европейском Севере // Лесоведение. – 1980. № 3. С. 42-51.
35. Морозов Г.Ф. Смена пород // Лесной журнал. – 1913. Вып. 7. С. 1128-1143, Вып. 8. С. 1263-1279, Вып. 9-10. С. 1502-1515.
36. Мурахтанов Е.С., Кишенков Ф.В., Неруш М.Н. Прогнозирование роста и производительности древостоев // Научно-исследовательские работы за 1981-1985 гг. – М.: Лесная пром-сть, 1986. С. 25-30.
37. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. 740 с.
38. Придня М.В. Связь популяций древесных растений с лесными биогеоценозами и лесообразовательный процесс // Экология. – 1976. - № 4. С. 38-44.
39. Разумовский С.М. Закономерности динамики биогеоценозов. – М.: Наука, 1981. 231 с.

40. Разумовский С.М. Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов // Моделирование биоценологических процессов. – М.: Наука, 1981. С. 47-62.
41. Разумовский С.М., Рыбалов Л.Б., Тихомирова А.Л. Закономерности сукцессий биогеоценозов Подмосковья (на примере Приокско-Террасного заповедника) // Региональный экологический мониторинг. – М.: Наука, 1983. С. 230-242.
42. Спур С.Г., Барнес Б.В. Лесная экология. – М.: Лесн. пром-сть, 1984. 478 с.
43. Сукачев В.Н. Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах // Труды по лесному опытному делу в России. Вып. IX. – СПб., 1908. С. 1-61.
44. Турский М.К. Об естественной смене древесных пород в лесу // Лесной журн. – 1887. № 4.
45. Тюрин Е.Г. Смена сосны елью в связи с рубками на Европейском Севере // ИВУЗ: Лесной журн. – 1989. № 3. С. 5-8.
46. Усольцев В.А. О некоторых принципах формирования и использования базы данных о фитомассе лесов // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. – Красноярск, 2004. С. 102-103.
47. Яруткин И.А. О взаимоотношении дуба и ели в Среднем Поволжье // Лесоведение. – 1968. № 5. С. 24-31.
48. Яруткин И.А. Влияние состава опада, подстилки и почвы на всхожесть семян и рост сеянцев ели // Лесоведение. – 1974. № 2. С. 50-56.
49. Яруткин И.А. Ельники Правобережья Средней Волги: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Сердловск, 1977. 28 с.

#### **THE DYNAMICS OF TIMBER STAND PRODUCTION AND COMPOSITION IN DIFFERENT ECOTYPES IN THE «GREAT KOKSHAGA» RESERVE**

Yu.P. Demakov, A.V. Isayev

The article presents data on the regularity in the dynamics of timber stand production and populations of some arborous plants species under various types of conditions, being measured through the stock of stem wood. It is stated that the reserve forests which contain complex spacious mosaics of plantations belonging to different composition and age being formed as the result of anthropogenic and natural destructions represent a well-organized self-developing successional system, which strives for the restoring of an original balanced state determined by the possibilities of the environment. As the result of successions in the reserve forests both species diversity of timber stand and their production will generally go down, which will influence the condition of the whole biota, that in its turn exerts influence on the forest restoring processes and change of species.