

УДК 635.054:556.5 (470.343)

ИЗУЧЕНИЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В ПОЙМЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ КОКШАГА

Т.Ю. Браславская

На территории заповедника и в его окрестностях проводилось описание разновозрастных пойменных лесов с целью оценить состояние популяций лесообразующих видов и вероятные направления их дальнейшей динамики. В связи с выраженной мозаичностью исследованных лесов, обусловленной неоднородностью экологического режима в пойме и взаимодействиями лесообразователей друг с другом, была разработана специальная методика геоботанического исследования, сочетающая приемы учетов популяций на временных площадках и крупномасштабного картирования растительного покрова. Эта методика позволила количественно охарактеризовать некоторые особенности распределения лесообразователей по местообитаниям поймы в зависимости от режима заливания и освещенности. По итогам исследования было сделано заключение, что на лесах достаточно сильно отразилось предшествующее природопользование, следствием которого стало ослабление популяций ели, дуба, пихты и клена, но, по-видимому, также и усиление ценотических позиций популяции липы.

Введение

При изучении растительного покрова пойм исследователи всегда обращают внимание на его тесную связь с резко выраженной мозаикой экотопов (местообитаний). Такая мозаика определяется, прежде всего, строением флювиального мезо- и микрорельефа, который представляет собой регулярное чередование линейных положительных форм (грив) и отрицательных (межгровных понижений), имеющих небольшие размеры в плане. Этому чередованию подчинено также варьирование механического состава почвы, так как в понижениях откладывается аллювий более тяжелого состава. От положения в рельефе и механического состава почвы зависит скорость дренажа воды с разных участков поймы, т.е. продолжительность поверхностного заливания во время сезонных паводков. Результатом взаимодействия вод, рельефа и механического состава почвы является большая пространственная изменчивость режима увлажнения и аэрации почвы. Часто участки (экотопы) поймы, соседствующие друг с другом, значительно различаются между собой по сезонной динамике увлажнения [7, 11].

Пространственной и временной неоднородности экотопов подчинено также размещение и сезонное развитие видов растений, различающихся своими экологическими амплитудами по отношению к увлажнению. В свою очередь, ограничения, накладываемые увлажнением на присутствие и обилие различных видов, регулируют конкурентные отношения в растительном покрове поймы и в итоге определяют его мозаичность и многолетнюю динамику. В частности, в облесенных поймах пространственная изменчивость режима увлажнения оказывает влияние на наличие/отсутствие и сомкнутость полога древостоя, т.е. на оконную структуру (гар-мозаику) лесов [4], поскольку разные лесообразующие виды деревьев по-разному относятся к этому фактору [3].

Таким образом, в исследованиях растительного покрова поймы требуется изучать наложение биотопической мозаики на экотопическую. Итоговая мозаика, получившаяся из такого наложения, состоит из элементарных биотопов – участков, внутренне однородных по экологическому режиму и по видовому составу (часто также – по ярусной структуре) растительного покрова. Нередко при этом соседние элементарные биотопы различаются между собой по видовому составу растительности на уровне классов эколого-флористической классификации. Например, многие окна, разрывающие полог леса, заняты болотно-травяной растительностью класса *Phragmiti-Magnocaricetea* или черноольховыми редколесьями класса *Alnetea glutinosae*, поскольку эти биотопы переувлажнены в течение всего лета, а гривы и склоны грив в поймах южной тайги или подтайги могут быть покрыты лесами класса *Quercus-Fagetea*.

В связи с этими обстоятельствами изучение мозаичного растительного покрова облесенных пойм сталкивается с двумя методическими проблемами. Во-первых, нередко (особенно в поймах малых рек) элементарные биотопы довольно малы по площади (менее 0,1 га). Поэтому один элементарный биотоп обычно можно рассматривать лишь как фрагмент растительного сообщества (а всю в целом мозаику таких биотопов – как растительный комплекс). Такой элементарный биотоп не способен вмещать демографически полночленные ценопопуляции лесообразующих видов деревьев и служит местообитанием лишь для их популяционных локусов [15]. Из-за своей заведомой демографической неполночленности популяционные локусы древесных видов в элементарных биотопах не могут быть стабильными в ходе многолетней динамики лесов. Поэтому оценку стабильности популяций древесных видов и их способности к самоподдержанию надо проводить на основе учетов, охватывающих большое число элементарных биотопов, чтобы было отражено достаточное разнообразие популяционных локусов у каждого

вида. При этом соседние популяционные локусы одного и того же вида могут сильно отличаться по условиям (если виду свойственна относительно широкая экологическая амплитуда); из-за таких резких различий совокупность этих локусов трудно считать ценопопуляцией в широко известном смысле этого термина [12]. Находящиеся же в однотипных экологических условиях локусы одного и того же вида обычно разобщены в составе общего комплекса пойменной растительности на несколько десятков метров. Все это требует особых методов описания структуры растительности (в частности – проведения демографических популяционных учетов и анализа их результатов) и охвата довольно большой территории в каждом исследовании.

Во-вторых, в этом мозаичном растительном покрове имеют большую протяженность и относительно большую ширину экотонные зоны между различными по экологическим условиям биотопами. Причем, например, у режима увлажнения переходное состояние в экотонах проявляется в том, что его характеристики подвержены разногодичным флуктуациям (в зависимости от условий весеннего половодья и других паводков), которые сближают его то с одним из соседних биотопов, то с другим. Это затрудняет выделение элементарных биотопов и анализ экологических различий между ними. В то же время, как бы ни было сложно исследовать экотонные участки и очень малые по размерам элементарные биотопы, недопустимо их игнорировать, поскольку при этом может быть потеряна важная информация о древесных видах, имеющих в лесном массиве низкую численность и встречаемость.

Лесной массив в пойме р. Большой Кокшаги как раз является территорией, на которой все перечисленные специфические особенности выражены очень наглядно. В то же время особый интерес к изучению этой территории связан с ее относительно хорошей сохранностью. Несмотря на проводившиеся с конца XIX и до середины XX века заготовки и сплав древесины, к моменту завершения сплава облесенность поймы Большой Кокшаги в среднем и нижнем течении составляла около 90%. При этом на ее территории сохранились участки старовозрастных лесов, не подвергавшихся сплошным рубкам; в настоящее время максимальный возраст деревьев в них достигает 120-140 лет. Для средней полосы Европейской России такие пойменные леса можно рассматривать сейчас как наименее нарушенные и редко встречающиеся, особенно с учетом того, что в пойме сохранился естественный гидрологический режим. Изучение же свойств наименее нарушенных лесов – одно из важных направлений в современной лесной экологии [4], поскольку это

позволяет лучше понять естественные закономерности пространственно-временной организации лесного покрова.

Поэтому в лесах поймы Большой Кокшаги в пределах заповедника и его окрестностей было проведено исследование старовозрастных лесов с целью охарактеризовать закономерности популяционной структуры древесных видов-эдикторов в них. Для этого необходимо было решить традиционные задачи – репрезентативно описать в растительном покрове видовой состав всех ярусов, демографическую структуру популяций древесных видов и количественные характеристики напочвенного покрова. Для обеспечения репрезентативности исследования на территории поймы подбирались в качестве ключевых для исследования обширные участки, покрытые старовозрастными лесами. Вместе с тем, одной из первоочередных задач стала разработка подходящей методики для описания пространственной структуры лесного покрова на выбранных ключевых участках.

Полевые исследования

Сведения о ключевых участках, в которых в 2002-2004 гг. были заложены временные пробные площади для исследований, приводятся в табл. 1. Эти участки были предварительно выбраны с использованием материалов лесоустройства 1994 г. по признаку присутствия в древостое деревьев широколиственных или темнохвойных видов, имеющих VI или более высокий класс возраста. Места для закладки пробных площадей подбирались в ходе маршрутного обследования выбранных лесо-таксационных выделов по следующим критериям: 1) обязательное присутствие в составе древостоя старых (в онтогенетическом состоянии g_2 или g_3) деревьев как широколиственных, так и темнохвойных лесообразующих видов, 2) отсутствие или минимальное участие в древостое мелколиственных видов (берез, осины) как свидетельство того, что во второй половине XX века на участке не было сплошных рубок или других воздействий, уничтожающих древостой на большой площади одновременно, 3) визуально заметное разнообразие лесной флоры (видов неморальной и бореальной эколого-ценотических групп) в подлеске и в напочвенном покрове лесов на высоких уровнях поймы. Выбранные участки расположены на территории старой части поймы [7, 11], которую традиционно называют также «центральнопойменной зоной» или «центральной поймой» [16]; при этом некоторые из этих участков входят на подмываемый высокий берег русла.

Таблица 1

Характеристики временных пробных площадей, на которых проводились исследования

№ ПП	Землепользователь	Квартал	Выдел	С.Ш.*	В.Д.	Год обследования	Число квадратов 20×20	Число площадок 2×2
1	ГПЗ «Большая Кокшага»	77	10 (юго-восток)	56°38'18,1"	47°17'54,9"	2002	25	100
2	ГПЗ «Большая Кокшага»	77	10 (юго-восток)	56°38'18,1"	47°17'54,9"	2002	25	100
3	ГПЗ «Большая Кокшага»	77	10 (северо-запад)	не определялось **	не определялось	2002	25	100
4	ГПЗ «Большая Кокшага»	64	31	не определялось ***	не определялось	2003	25	150
5	ГПЗ «Большая Кокшага»	64	31	не определялось ***	не определялось	2003	4	24
6	ГПЗ «Большая Кокшага»	77	1	не определялось ****	не определялось	2003	25	150
7	ГПЗ «Большая Кокшага»	63	13	не определялось *****	не определялось	2003	4	24
8	ГПЗ «Большая Кокшага»	35	14 16	56°36,021' 56°42,123'	47°17,928' 47°15,356'	2004	6 6	30 30
9	Старожильское л-во	6	≈29 или 40	56°36,021'	47°17,928'	2004	25	125
10	Старожильское л-во	18	≈44	56°34,953'	47°18,397'	2004	25	125

Примечание: * Координаты участков указаны в датуме WGS 1984.

** ПП 3 располагалась на расстоянии 1 км по аз. 70° от пункта с координатами: 56°38'28,8" с.ш., 47°17'55,2" в.д.

*** ПП 4 располагалась на расстоянии ≈ 0,8-1 км к югу от корд. Шимаево, выходя на левый берег русла; ПП 5 – там же, на расстоянии 150 м от русла вглубь поймы, практически на спуске с террасы в пойму.

**** ПП 6 располагалась на расстоянии ≈ 1-1,5 км от корд. Шимаево к югу, выходя на левый берег русла.

***** ПП 7 располагалась на расстоянии ≈ 1-1,5 км к югу от д. Шушеры, в 15 м от правого берега русла.

Для выявления демографической структуры популяций древесных видов, а также ценотической мозаики пойменных лесов, в подходящих местах закладывались временные пробные площади по 0,16-1 га, внутри которых делалась разметка сетки из квадратов 20×20 м. В пределах каждой пробной площади было закартировано на миллиметровой бумаге в масштабе 1:500 расположение грив и межгривных понижений; при картировании различались верхушки грив, днища межгривных понижений и склоновые участки. Кроме того, было закартировано положение разрывов (окон) в пологе леса. Границы между лесными (с проективным покрытием полого древостоя более 30%) и безлесными биотопами проводились по вертикальным проекциям крон полого. При этом среди лесных биотопов различались сомкнутые (общее покрытие полого древостоя и подроста, т.е. ярусов А и В, более 50%) и разреженные (общее покрытие двух ярусов не более 50%). Среди безлесных биотопов различались мелкие окна (имеющие хотя бы один линейный размер менее 20 м, т.е. меньше высоты примыкающего древостоя) и крупные окна (имеющие линейный размер более 20 м в нескольких направлениях).

Для измерения перепадов высотных отметок на пробных площадях использовался гидроуровень, применяемый в строительных работах [8]. Реперами в ходе измерения служили деревья, помеченные цветными полиэтиленовыми лентами (по 4-9 реперов на пробной площади). Возле этих реперных деревьев во время весеннего половодья в 2003 г. (22 апреля в 9.00-11.00) и в 2004 г. (20 апреля в 9.00-12.00) был измерен уровень стояния воды. В те же дни сотрудниками заповедника в утренние часы проводились плановые замеры уровня воды на водомерном посту заповедника (кордон Шимаево, в 2-3 км от большинства ключевых участков). Благодаря этому относительные высотные отметки нескольких пробных площадей были привязаны к высотной отметке условного нуля водомерного поста [2] путем приравнивания уровня возле каждого репера к уровню, зарегистрированному утром того же дня на водомерном посту.

Популяции деревьев и кустарников исследовались путем проведения демографических учетов с указанием онтогенетического состояния и уровня жизненности особей, согласно [5]. Взрослые кусты и деревья с диаметром более 3 см (на высоте 1,3 м) учитывались в ходе сплошного перечета в квадратах 20×20 м, с указанием положения в рельефе (на «гриве», на склоне или в ложбине) и положения в гар-мозаике растительности (в облесенном участке, покрытом пологом древостоя, или в крупном окне). Древесные растения начальных онтогенетических состояний (р, j, im и v с диаметром до 3 см) учитывались на площадках

размером 2×2 м, заложенных в пределах пробной площади случайным образом. При этом в каждом квадрате 20×20 м в пределах каждого закартированного биотопа, в зависимости от занятой им площади, закладывалось по 1-4 площадки размером 2×2 м. Для каждой учетной площадки 2×2 м давалась характеристика ее расположения в рельефе и в гар-мозаике по критериям, описанным выше (для большинства площадок были измерены и высотные отметки).

Напочвенный покров был описан на тех же площадках 2×2 м, на которых учитывалось возобновление древесных видов. Для каждой площадки составлялся полный флористический список травянистых сосудистых растений с указанием баллов проективного покрытия по шкале Браун-Бланке, в ряде случаев делались примечания об особенностях субстрата, на котором произрастает вид (на валеже, кочках, приствольных повышениях деревьев, вывальных буграх, вывальных ямах). Также для каждой площадки определялось общее проективное покрытие полога древесной синузии над ней (яруса А), полога кустарниковой синузии (яруса В), травяного покрова (яруса С) и мохового покрова (яруса D), наличие воды на поверхности и ее покрытие. Видовой состав напочвенных и эпифитных мхов не исследовался (нужно указать, что в исследуемой растительности виды этих синузий совершенно не играют эдификаторной роли: например, проективное покрытие синузии мхов на почве, корнях деревьев и валеже обычно составляет 1-2%).

Методика обработки полевых данных

Для характеристики продолжительности заливания (поемности) обследованных участков весенним половодьем были проанализированы ежедневные данные об изменении уровня воды в русле в период с середины апреля до конца августа, снимавшиеся на водомерном посту заповедника. В период обработки полевого материала такие данные имелись только за 2003 г., поэтому полученные на их основе оценки продолжительности заливания различных высотных отметок поймы (табл. 2) можно рассматривать только как ориентировочные. Продолжительность заливания была рассчитана для условий свободного поверхностного стока (т.е. для участков на вершинах и склонах пойменных грив), так как именно для них ход уровней воды можно прямо увязывать с ходом уровня воды в русле [2]. Для каждой высотной отметки продолжительность заливания рассчитывалась как сумма числа дней, когда вода стояла на данной отметке, и числа дней, когда вода стояла на более высоких отметках.

**Оценка продолжительности заливания разных высотных уровней поймы
(на основе данных ежедневных наблюдений в 2003 г.)**

Режим заливания: классификация по продолжительности [13]	Уровни поймы (см)*, заливаемые в апреле – августе	Уровни поймы (см), заливаемые после начала вегетационного периода**
Особо долгопоемный – более 40 дней	0-175	0-155
Долго-среднепоемный – 15-40 дней	176-365	156-225
Краткопоемный – не более 14 дней, не ежегодно	более 365	более 225

Примечание: * - Значения высотных отметок указаны относительно условного нуля водомерного поста заповедника «Большая Кокшага» (кордон Шимаево). ** При расчете принималась среднемноголетняя дата начала вегетационного периода 3 мая [1].

Обработка данных картирования пространственной и демографической структуры популяций лесообразующих видов проводилась на основе следующих соображений. Чтобы проводить анализ варьирования состава и плотности их популяционных локусов в различных элементарных биотопах, необходимо измерять площадь каждого такого биотопа. Однако применявшаяся методика картирования не давала возможности с большой точностью проводить границы между закартированными контурами, а позволяла только определять общий характер их взаимного пространственного расположения. Поэтому участками с точно измеренной площадью в проведенном картировании были только учетные квадраты 20×20 м, общее число которых на заложенных пробных площадях составило 195. В связи с этим наиболее подходящим и простым способом анализа было признано сравнение популяционных локусов в учетных квадратах.

Для этого необходимо было провести классификацию квадратов и распределить их по категориям, отличающимся друг от друга по экологически информативным признакам. В качестве основы для классификации был выбран характер сочетания и взаимного наложения элементов экотопической мозаики и биотопической мозаики, закартированных во всех квадратах. Как было сказано выше, различие между элементами экотопической мозаики проводилось по их положению в мезорельефе (что в некотором приближении адекватно отражает различия экотопов по режиму поемности). Различие между элементами биотопической мозаики проводилось по ярусной структуре растительности: прежде всего – по наличию/отсутствию полога древесных крон (что отражает различия биотопов по режиму освещенности). Выявленное в собранном материале разнообразие наложений и сочетаний элементов этих мозаик было подвергнуто генерализации (главным образом, из-за того что

сильно различалась повторность у разных первоначально учтенных комбинаций). Разработанная в результате этой генерализации классификационная схема вариантов экологического режима и распределение учетных квадратов 20×20 м по этим вариантам представлены в табл. 3. Примеры классификации конкретных квадратов, закартированных в составе пробных площадей, представлены на рис. 1.

Таблица 3

**Классификация вариантов экологического режима и их представленность
в обследованных ключевых участках**

Варианты экотопа (по положению в мезо-рельефе, т.е. срокам заливания) Варианты биотопов (по ярусной структуре, т.е. освещенности)	Верх гряды	Верх и склон гряды	Склон гряды	Склон гряды и понижение	Понижение	Верх, склон гряды и понижение
Сомкнутый полог	№ 1* 22	№ 5 14	№ 9** 5	№ 13 0	№ 17 0	№ 21 1
Сочетание сомкнутого полога с разреженным (в том числе с небольшими окнами)	№ 2 13	№ 6 25	№ 10 19	№ 14 11	№ 18 0	№ 22 12
Сочетание сомкнутого полога с разреженным (в том числе с небольшими окнами) и с крупными окнами	№ 3 1	№ 7 11	№ 11 8	№ 15 28	№ 19 0	№ 23 18
Крупные окна	№ 4 0	№ 8 0	№ 12 0	№ 16 3	№ 20 4	№ 24 0

Примечание: * - в ячейках таблицы – №№ вариантов и число квадратов 20×20 м, отнесенных к каждому из них. **Серой заливкой ячеек отмечены варианты, по которым в собранном материале нет или недостаточно данных; светло-серой заливкой – варианты, по которым данных недостаточно для анализа частот.

Данные геоботанических описаний, выполненных на площадках 2×2 м, использовались для уточнения выявленных при картировании характеристик растительности и местообитания в учетных квадратах 20×20 м. В каждом квадрате по соответствующей выборке площадок 2×2 м были определены диапазоны значений покрытия разных ярусов растительно-

сти, диапазоны рассчитанных по шкалам Цыганова балловых оценок экологических режимов. Для большинства квадратов были также определены по данным измерений гидроуровнем (на площадках 2×2 м и/или в других характерных точках) диапазоны относительных высотных отметок и, с учетом данных о продолжительности заливания, предварительно оценены параметры режима поемности. Для каждого варианта экологического режима, по выборке относящихся к нему учетных квадратов, были определены диапазоны всех перечисленных характеристик; примеры см. в табл. 4.

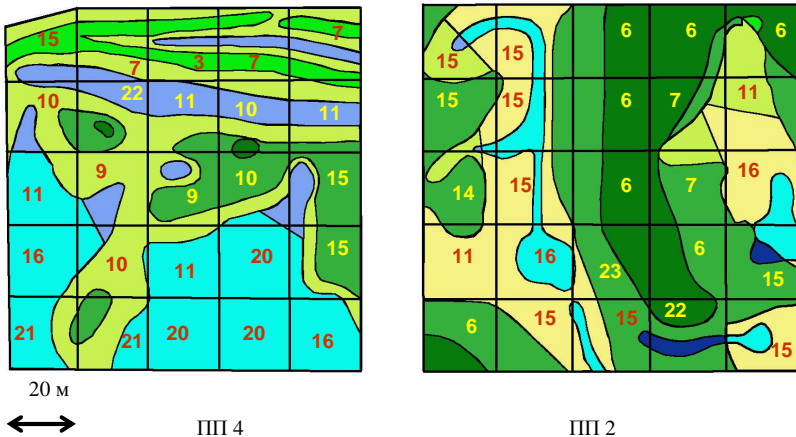


Рис. 1. Примеры картирования пробных площадей и классификации учетных квадратов 20×20 м по экологическому режиму.

Условные обозначения закартированных биотопов		
на гривах	на склонах	в межгривных понижениях
– сомкнутый полог леса	– сомкнутый полог леса	– сомкнутый полог
– опушечная зона или небольшие окна (линейный размер ≤ 20 м)	– опушечная зона или небольшие окна	– опушечная зона или небольшие окна
	– крупные окна (линейный размер >20 м)	– крупные окна

Цифры внутри квадратов сетки – №№ вариантов экологического режима (см. табл. 3).

Таблица 4

**Наиболее характерные тенденции в распределении лесообразующих видов
на ключевых участках в зависимости от изменений увлажнения и освещенности**

Параметры	Вариант экологического режима		
	№ 1 (верх гривы; лес с сомкну- тым пологом)	№ 10 (склон гривы; лес с небольшо- ми окнами в пологе)	№ 15 (переход склона гривы в дно понижения; опушка между сомкнутым лесом и крупным окном)
Варьирование характеристик экотопа и биотопа* в пределах квадрата 20 × 20 м			
Относительные высотные отметки, см*	380-412	339-375	298-339
Режим заливания: в целом за период весеннего половодья и летней межени во время периода вегетации	краткопоемный	кратко- и среднепоемный	среднепоемный
Сомкнутость яруса А, %	0,4-0,8	0,1-0,6	0,1-0,5
Проект. покрытие яруса В, %	15-70	20-85	15-70
Проект. покрытие яруса С, %	35-60	15-50	30-80
Баллы по шкале увлажнения	10,7-12,8	13,1-14,1	13,2-15,5
Баллы по шкале освещенности	4,1-5,1	4,5-5,1	3,3-4,6
Частота встречаемости демографических групп у лесообразователей			
Дуб (<i>Quercus robur</i>)	v	13,6±7,3	47,4±11,5
	g ₁	36,4±10,3	63,2±11,1
Липа (<i>Tilia cordata</i>)	v	100,0±0,0	100,0±0,0
	g ₁	95,5±4,4	89,5±7,0
Вяз (<i>Ulmus laevis</i>)	v	72,7±9,5	84,2±8,4
	g ₁	36,4±10,3	42,1±11,3
Клен (<i>Acer platanoides</i>)	v	36,4±10,3	10,5±7,0
	g ₁	отсутствует	отсутствует
Ель (<i>Picea x fennica</i>)	v	63,6±10,3	47,4±11,5
	g ₁	68,2±9,9	10,5±7,0

Примечание: * Характеристики экотопов и биотопов определены по выборкам площадок 2×2 м, относящихся к соответствующим квадратам. Диапазоны для экотопов указаны от минимального до максимального значения в этих выборках. Балловые оценки увлажнения и освещенности рассчитаны для этих же площадок по шкалам Д.Н. Цыганова.

Для частоты встречаемости после символа «±» приведено значение выборочной ошибки.

После распределения квадратов 20×20 м (единиц популяционных учетов) по категориям, различным в экологическом отношении, их можно было сопоставлять между собой либо по присутствию/отсутствию (встречаемости) разных видов и их популяционных фракций, либо по плотности соответствующих популяционных локусов. Анализ варьирования встречаемости разных демографических фракций у разных видов в зависимости от экологического режима был проведен

для вариантов, представленных в материале не менее чем 4 учетными квадратами. В ходе анализа для каждой из учитываемой в квадратах демографической фракции (т.е. для v – виргинильной, g_1 – молодой генеративной, g_2 – средневозрастной генеративной и g_3 – старой генеративной) вычислялась встречаемость (процент и ошибка процента) [9]. Полная сводка данных о встречаемости разных древесных видов при разных вариантах экологического режима помещена в табл. 5.

Анализ варьирования плотности популяционных локусов в учетных квадратах сталкивается с той трудностью, что эта плотность в очень большой степени определяется соотношением площадей разных элементарных биотопов, попавших в пределы каждого квадрата, а эти площади в ходе учета не измерялись точно. Однако можно провести нормирование популяционной плотности по отношению к ее общему усредненному значению – по всем 195-ти квадратам, взятым в учет, – или хотя бы ранжировать относительно этой общей средней величины разные значения плотности (конкретные – из отдельных квадратов, или тоже усредненные, но по более мелким выборкам, соответствующим разным вариантам экологического режима). Поэтому выборочные средние значения плотности вместе с соответствующими выборочными ошибками [9] были также рассчитаны для разных видов и разных демографических фракций в разных вариантах экологического режима. Полная сводка этих результатов помещена в табл. 6, а их сопоставление со значениями плотности, усредненными по всему массиву данных, представлено для важнейших лесообразующих видов на рис. 2.

Результаты и обсуждение

В результате анализа разнообразных экологических условий, в которых можно наблюдать растительность в пойме среднего течения Большой Кокшаги, было выделено 24 обобщенных варианта экологического режима (табл. 3). При их выделении учтены те факторы, которые традиционно считаются ведущими для пространственно-временной организации пойменной растительности и лесной растительности вообще – продолжительность заливания [3, 11, 13] и освещенность [4, 15].

В ходе исследований были сделаны попытки дополнить визуальные оценки экологического режима результатами более тщательных измерений. Эти попытки включали промеры перепадов высотных отметок в разных экотопах поймы и использование прямых наблюдений за русловым режимом реки для уточнения режима продолжительности заливания и увлажнения почвы. Промеры относительных высотных отметок в

Таблица 5

Общие сведения о встречаемости древесных видов в учетных квадратах с разным экологическим режимом (%)

[illegible]

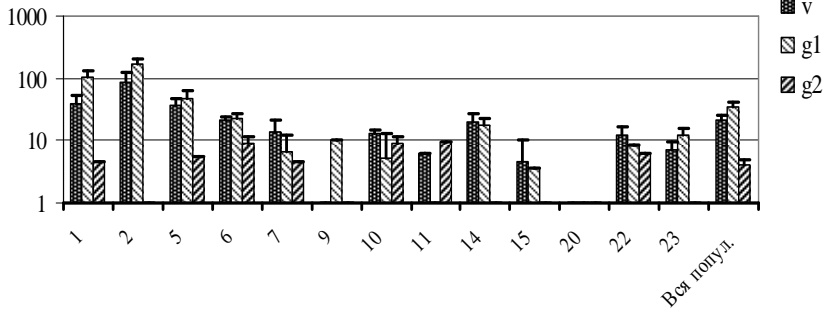
Продолжение таблицы 5

[illegible]

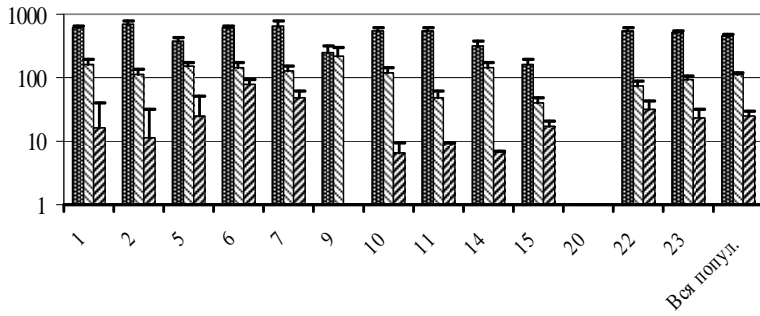
Окончание таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Калина (<i>Viburnum opulus</i> L.)	v	-	-	-	-	-	20,0±17,9	5,3±5,1	-	9,1±8,7	-	-	-	-
	g ₁	-	-	-	4,0±3,9	-	-	10,5±7,0	12,5±11,7	18,2±11,6	17,9±7,2	-	8,3±8,0	-
	g ₂	-	-	-	-	-	-	5,3±5,1	12,5±11,7	9,1±8,7	21,4±7,8	-	-	-
Свидина белая (<i>Swida alba</i> (L.) Opiz)	v	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,3±8,0	-
	g ₁	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10,7±5,8	-	8,3±8,0	11,1±7,4
	g ₂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,3±8,0	-
Роза майская (<i>Rosa majalis</i> Hertm.)	v	-	-	-	-	-	-	-	12,5±11,7	27,3±13,4	3,6±3,5	-	-	5,6±5,4
	g ₁	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10,7±5,8	-	8,3±8,0	22,2±9,8
	g ₂	-	-	-	-	-	-	-	-	9,1±8,7	3,6±3,5	-	-	-
Волчегородник (<i>Daphne mezereum</i> L.)	v	-	7,7±7,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Смородина черная (<i>Ribes nigrum</i> L.)	g ₁	-	-	-	-	-	-	5,3±5,1	-	18,2±11,6	21,4±7,8	25±21,7	-	16,7±8,8
	g ₂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,6±3,5	-	-	-
Ива пепельная (<i>Salix cinerea</i> L.)	v	-	-	-	-	9,1±8,7	-	-	-	-	14,3±6,6	25±21,7	-	5,6±5,4
	g ₁	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17,9±7,2	75±21,7	-	5,6±5,4
	g ₂	-	-	-	4,0±3,9	-	-	-	-	9,1±8,7	25,0±8,2	50,0±25	-	11,1±7,4
	g ₃	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25±21,7	-	-

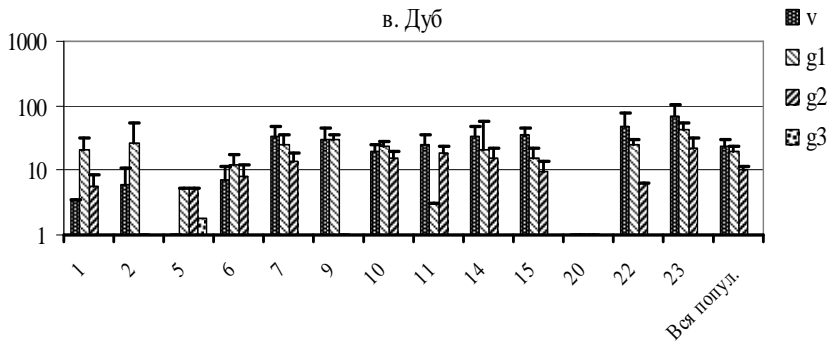
а. Ель



б. Липа



в. Дуб



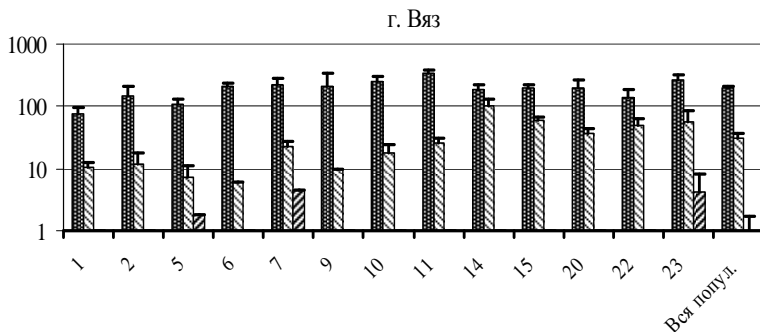


Рис. 2. Варьирование средней плотности локусов разных популяционных фракций важнейших лесообразующих видов при разных вариантах экологического режима.

Условные обозначения. По оси абсцисс: 1-23 – №№ самых распространенных вариантов экологического режима (см. табл. 3); «вся популяция» – усреднение плотности по всем учетным квадратам. По оси ординат – плотность (шт./га) в логарифмическом масштабе.

исследованных участках прирусловой и центральной поймы показали, что вершины грив обычно имеют отметки более 300 см (выявленный максимум – 480 см), т.е., вероятнее всего, характеризуются краткопоемным (в понимании Л.Г. Раменского [13]) режимом заливания во время вегетации. Склоны грив обычно имеют отметки в диапазоне 200-430 см, т.е. во время вегетации режим заливания в этих экотопах варьирует от среднепоемного до краткопоемного (табл. 2, 4). Таким образом, в исследуемых мезофильных лесных сообществах предварительно можно оценить влияние заливания на большинство видов как очень слабое. Существенным регулятором видового состава и динамики лесной растительности заливание является только в нижней части склонов грив.

Относительные высотные отметки менее 200 см в исследованных участках поймы характерны для межгривных понижений, большинство которых – бессточные. Поэтому уровни поймы с такими высотными отметками обычно находятся в условиях долгопоемного режима заливания, хотя при свободном поверхностном стоке верхняя часть этого интервала характеризуется среднепоемным режимом. Наряду с этим, в некоторых замкнутых бессточных понижениях долгопоемный режим может распространяться даже на участки с высотными отметками более 300 см.

Таблица 6

Плотность популяционных локусов древесных видов в квадратах с разным экологическим режимом

[illegible]

Продолжение таблицы 6

[illegible]

Окончание таблицы 6

[illegible]

Вместе с тем, согласно представлениям, которые развивал Ю.П. Бяллович [3], влияние заливания на растения сильно зависит от соотношения его сроков со сроками вегетационного периода. Для большинства растений началом этого периода на территории Республики Марий Эл считаются первые числа мая [1], тогда как максимум паводка на Большой Кокшаге проходит несколько раньше – в третьей декаде апреля [14]. Однако у некоторых видов, в том числе древесных, вегетация начинается раньше – еще в апреле, т.е. частично перекрывается со сроками прохождения весеннего половодья. Например, к таким видам относятся зимнезеленые хвойные лесообразователи – ель (*Picea x fennica*) и пихта (*Abies sibirica*), начинающие активно фотосинтезировать уже при малых положительных среднесуточных температурах [10]. Кроме того, у клена остролистного (*Acer platanoides*) довольно рано начинается появление всходов из семян – сразу после стаивания снега, то есть еще до максимума весеннего половодья в пойме (Евстигнеев О.И., устное сообщение), поэтому в пойме всходы клена могут выжить только на участках с кратковременным режимом. В литературе [3] перечисленные лесообразователи тоже рассматриваются как наименее устойчивые к заливанию. Можно ожидать, что для этих и других мезофильных видов, начинающих вегетировать в апреле (всей популяцией или только некоторой ее частью), экстремальными экотопами должны быть не только нижние части склонов, но и средние части с относительными отметками до 365 см.

По поводу проведенной классификации экологических режимов в учетных квадратах нужно сделать еще несколько замечаний. Во-первых, поскольку в основу классификации положены постепенные изменения каждого из учитываемых факторов и сама классификация имеет нечеткий характер, то степень приуроченности популяций к разным выделяемым вариантам также изменяется постепенно в ряду и не очень резко отличается у двух смежных категорий любого ряда. Поэтому только при сравнении самых контрастных вариантов наглядно выявляются (статистически достоверны) различия растительного покрова по видовому составу и структуре популяций лесообразователей. Так, в имеющемся материале наиболее показательно сравнение контрастных друг другу и широко представленных вариантов – № 1 (верхушка, сомкнутый полог древостоя) и № 15 (на стыке склона гряды и понижения сомкнутого полога сменяется крупным окном). Различия этих вариантов по используемым в классификации признакам показаны в табл. 4; для иллюстрации там приведены также данные об одном широко представленном промежуточном варианте – № 10 (склон гряды, на котором по-

лог частично разрежен). Подчеркнем, что эти варианты контрастны по режиму обоих учитываемых факторов сразу – как поемности, так и освещенности. При сопоставлении репрезентативно представленных вариантов, в которых экологический режим контрастен не по обоим этим факторам вместе, а только по одному из них (например, №№ 2 и 10 или 2 и 14), обычно не прослеживается статистически значимая разница по большинству параметров популяционных локусов древесных видов.

Анализ наблюдаемого в пойме Большой Кокшаги распределения лесообразующих и других древесных видов по экотопам показывает, что режим поемности во многих случаях не является здесь основным регулятором растительного покрова. Так, от него мало зависит липа (*Tilia cordata*) – наиболее многочисленный лесообразователь, доминирующий в древостое почти во всех исследованных старовозрастных лесах и везде формирующий демографически полночленные популяции. Такой же полночленной структурой и высокой плотностью (рис. 2) характеризуются и небольшие локусы липы практически во всех экотопах, за исключением самых глубоких бессточных межгрядных понижений (вариант № 20). Возможно, благополучие липы в среднепоемных экотопах (не отмечавшееся исследователями в других поймах) связано с уже обсуждавшимся прохождением максимума паводка до начала вегетационного периода, что не характерно для многих рек, более крупных, чем Большая Кокшага, на которых проводилось большинство исследований. Не исключено также, что устойчивость особей липы в переувлажненных участках обеспечивается их вегетативным происхождением и долго сохраняющейся связью через одревесневшие корневища (ксилоризомы) с родительскими деревьями, растущими на соседних краткوپоемных участках.

Другим массовым лесообразователем в исследованных лесах является вяз (*Ulmus laevis*). Его распространение по экотопам даже шире, чем у липы, так как он способен заселять длгопоемные, в том числе обводненные до конца лета межгрядные понижения (вариант № 20), где приживается на приствольных повышениях ольха. В то же время локальная популяция вяза в пойме Большой Кокшаги демографически менее полночленна (следовательно – менее стабильна и благополучна), чем у липы, так как во всех обследованных ключевых участках очень мало количество особей в онтогенетическом состоянии g_2 (рис. 2). Возможно, это в большей степени определяется ранней гибелью многих генеративных деревьев вяза от голландской болезни ильмовых, хотя их неустойчивость к возбудителю этой болезни может зависеть и от ценотической обстановки (см. ниже). Однако благодаря высокой способности вяза к

вегетативному (корнеотпрысковому) размножению уже на ранних этапах онтогенеза, его позиции в обследованных старовозрастных лесах гораздо стабильнее, чем у всех менее массовых лесообразующих видов, рассматриваемых далее.

У этих видов – дуба (*Quercus robur*), ели, пихты и клена остролистного – больше выражена неравномерность распределения популяций по участкам с различным экологическим режимом, причем эта неравномерность по-разному проявляется у разных демографических фракций в их популяциях. Поэтому при обсуждении этой неравномерности необходимо рассматривать не только режим поемности, но и другие экологические факторы, влияние которых на растения может быть различным в зависимости от онтогенетического состояния.

В связи с таким дифференцированным подходом надо сразу отметить, что для поймы Большой Кокшаги следует признать неинформативным анализ связей между экологическим режимом и современным варьированием встречаемости и плотности размещения особей зрелой генеративной (g_2) демографической фракции в популяциях дуба, клена и темнохвойных видов. Дело в том, что у перечисленных видов именно особи, достигшие сейчас этого онтогенетического состояния, в прошлом были подвержены изъятиям в ходе выборочных рубок. Для выявления естественных закономерностей пространственно-временной организации лесного покрова более информативно в настоящее время изучение варьирования в виргинильной (v) и молодой генеративной (g_1) демографических фракциях, которые формировались в популяциях после снижения интенсивности или прекращения рубок.

К тому же эти фракции являются во многом ключевыми в анализе состояния популяций [15]. Виргинильные особи – это многолетний подрост, уже приспособившийся к условиям местообитания и формирующий популяционный резерв; отсутствие или малое участие этой группы в давно существующей популяции указывает, что возобновление оказывается бесперспективным. Молодые генеративные особи – одна из основных по конкурентоспособности групп, создающая структуру современной популяции и обеспечивающая самоподдержание; отсутствие или малое участие этой группы указывает, что позиции популяции в сообществе очень нестабильны (либо еще не успели упрочиться, либо уже давно подорваны). Анализ частот встречаемости групп v и g_1 у разных видов по этим критериям позволяет оценить, какую роль способен играть каждый вариант экологических условий в их популяционной жизни и в самоподдержании.

Переходя к анализу популяций, можно отметить, что у дуба, например, наблюдается увеличение частоты встречаемости v особей при экологическом режиме варианта № 15 по сравнению с вариантами №№ 1, 2 (см. табл. 4, 5). Это закономерно, так как для развития подроста дуба до v состояния требуется высокая освещенность [6], т.е. не годятся участки под сомкнутым пологом, который в лесах поймы Большой Кокшаги чаще всего формируют g_1 и g_2 особи липы, а также (иногда) g_1 особи ели. Вместе с тем, хотя наибольшая встречаемость v подроста дуба характерна для самых нижних частей склонов (вариант № 15), но при этом встречаемость g_1 особей в этих условиях существенно ниже, чем на средних частях склонов (вариант № 10). Вероятно, влияние периодически повторяющихся сильных паводков все-таки негативно для нормального развития дуба до онтогенетического состояния g_1 . Поэтому, если дуб будет из-за сильного затенения в лесном покрове вытеснен с высоких позиций рельефа (где сейчас подрост встречается реже) в наиболее низкие позиции, то его популяциям не удастся достигнуть полной стабильности и смертность в них будет довольно высокой.

При этом современное состояние дуба в обследованных старовозрастных лесах в настоящее время уже и так нестабильно, так как при всех вариантах экологического режима количество не только v особей, но также g_1 и g_2 особей дуба меньше, чем количество особей липы и других видов, растущих в тех же условиях (рис. 2).

Интересно отметить, что в проведенных исследованиях была отмечена для дуба на вершущках грив при сомкнутом пологе леса (варианты №№ 1, 2) несколько более высокая встречаемость g_1 особей, чем v особей. Произрастание молодого генеративного дуба в таких условиях наблюдалось преимущественно на ПП 10 (Старожильское лесничество) – в участке, где доминантом древостоя была ель, а также было довольно велико участие в нем пихты (деревья обоих видов – в состоянии g_1). Присутствие в настоящее время дуба в этом древостое, причем с заметной регулярностью, можно рассматривать как свидетельство того, что древостой формировался после широкомасштабного осветления – видимо, после интенсивной рубки. Возможно, что в ходе этой рубки был добросовестно сохранен подрост всех видов, что и обеспечило успешное восстановление древостоя. Не исключено также, что на этом участке (находящемся очень близко от пос. Старожильск) мог быть специально проведен уход за молодняками с удалением вегетативного возобновления липы, чтобы оно не заглушало возобновление хозяйственно ценных пород – дуба и ели. Таким образом, эта особенность в полученных результатах представляется следствием факторов, связанных с ис-

торией природопользования. Вместе с тем она показывает, что оптимальными для нормального развития и взросления деревьев дуба вовсе не являются исключительно условия на склонах грив.

У ели, пихты и клена встречаемость v и g_1 особей, наоборот, сильно уменьшается по мере усиления переувлажнения – например, в варианте № 15 по сравнению с вариантами №№ 1 и 2 (табл. 4, 5). При этом даже в условиях, где эти виды имеют высокую встречаемость, их популяционные локусы остаются малочисленными и неполночленными по набору демографических фракций (рис. 2). У ели и пихты в таких локусах количество v особей никогда не превышает количества g_1 особей. У клена, наоборот, практически нет генеративных особей в обследованных лесах. Все это показывает, что состояние популяций темнохвойных видов и клена нестабильно, причем наличие в пойме некоторого количества экотопов, благоприятных для произрастания этих видов, не помогло им стабилизироваться с тех пор, как были прекращены рубки. Видимо, одной из существенных причин такого положения было то, что липа, меньше лимитированная режимом заливаний, захватывала эти экотопы быстрее, чем темнохвойные виды и клен.

При этом тот факт, что у ели и клена в пойме Большой Кокшаги v особи (у ели – также и g_1) нередко обнаруживаются даже на довольно низких позициях в мезорельефе (варианты № 14, 15), заслуживает внимания, с учетом того, что эти виды считаются неустойчивыми к продолжительному заливанью. Для ели произрастание на склонах (в том числе на их нижних частях) обычно связано с успешным приживанием всходов на валежинах, падающих с гривы в сторону понижения (рис. 3) или других положительных формах микрорельефа (рис. 4). Выросшие таким образом особи ели формально регистрируются при учете как растущие на границе склона и межгрядного понижения, а фактически растут на более высоких отметках рельефа, где меньше страдают от переувлажнения. Однако такие особи, вероятно, не могут играть существенной роли в поддержании популяций ели и расширении их местообитаний, так как их количество лимитировано количеством валежа, а в то же время риск гибели в годы экстремальных паводков для них довольно велик.

В отличие от ели, у клена в обследованных лесах не наблюдается ни частого приживания всходов на валеже, ни какой-либо аналогичных приспособительных реакций. Вероятно, выявленная при обработке материала довольно высокая встречаемость v особей клена в квадратах, приуроченных к нижним частям склонов, – это случайный результат, возникший из-за нечеткости применявшейся классификации квадратов.



Рис. 3. Генеративные деревья ели, березы и вяза, выросшие на старом стволе дуба, упавшем с облесенной гряды в сторону межгрядного понижения. ПП 6. Фото Т.Ю. Браславской.



Рис. 4. Виргинильное дерево ели, прижившееся на пне, стоящем на склоне пойменной гряды (пень за время роста этой ели почти разрушился). ПП 9. Фото Т.Ю. Браславской.

Еще один пример отличий в приуроченности разных демографических фракций к экологическим условиям прослеживается у вяза. Самой массовой в локальной популяции этого вида является виргинильная фракция, и встречаемость его v подростов не очень сильно варьирует при разных условиях. Количество g_1 деревьев вяза в обследованных ключевых участках меньше, и при этом их встречаемость оказывается самой высокой на склонах грив и в межгривных понижениях, в ситуациях, когда там велика освещенность или хотя бы имеется подсветка из небольших окон (варианты №№ 11, 14, 15, 20, 22, 23). По-видимому, при таком экологическом режиме особи вяза менее угнетены, лучше проходят свое нормальное онтогенетическое развитие и поэтому чаще проявляют устойчивость к голландской болезни ильмовых, которая в других условиях не позволяет им долго жить в генеративном состоянии. По имеющимся данным трудно заключить, какой из учитываемых факторов – поемность или освещенность – обеспечивает при этом оптимальность условий для вяза, т.к. встречаемость g_1 особей вяза может достигать довольно близких (хотя и меньших) значений также на верхних частях грив при наличии высокой освещенности (вариант № 7) и на склонах в условиях сильного затенения (вариант № 9).

Заключение

Проведенное исследование показало, что в современных старовозрастных лесах поймы Большой Кокшаги у большинства лесообразующих видов популяционные позиции нестабильны из-за низкой численности и нарушений в демографической структуре. Основной причиной этого, как и причиной относительного благополучия массовых лесообразователей (липы и вяза), представляется предшествующее природопользование. В результате его длительного воздействия в исследованных участках поймы были подорваны популяции видов с более узкими экологическими амплитудами – светолюбивых, как дуб, или неустойчивых к весеннему заливанью, как темнохвойные и клен, – и только экологически пластичные толерантные виды – липа и вяз – смогли захватить господство. Разнообразие экологического режима в пойме позволяет видеть, угнетенным в результате природопользования, находить некоторые местообитания, где гипотетически возможно самоподдержание их популяций, поскольку ослаблены позиции массовых лесообразователей. Однако в настоящее время нет признаков, что популяционная динамика этих видов в обозримой перспективе приведет к их стабильности в обследованных участках.

Следует отметить, что собранный материал по популяциям лесообразующих видов не отражает полностью всю картину состояния их локальных популяций в пойме, так как, например, охватывает даже не все варианты, предполагаемые в разработанной классификации экологических режимов. Это связано с тем, что некоторые из этих вариантов не характерны для современных старовозрастных пойменных лесов, служивших главным объектом исследования. Наиболее показательно в этом отношении отсутствие в собранном материале квадратов, в которых на верхних частях грив и их склонах имелись бы крупные окна (варианты №№ 4, 8, 12, 24). Это связано с тем, что такое сочетание условий свойственно только сенокосным лугам, не включенным в обследование по применявшейся методике. Отсутствие некоторых других вариантов связано со случайными причинами. Все это позволяет заключить, что сделанные в данной работе оценки общего состояния локальных популяций древесных видов в пойме Большой Кокшаги могут быть скорректированы при сборе дополнительного материала в других ключевых участках поймы.

Несмотря на то, что прослеженные закономерности структуры популяций лесообразователей и всего лесного покрова все же, как оказалось, нельзя отнести за счет естественной пространственно-временной организации и приходится связывать их с антропогенными воздействиями, сам по себе опробованный подход к анализу мозаичности растительного покрова представляется перспективным. Он ориентирован на выявление связей между разной степенью проявления экологических факторов и параметрами растительного покрова, на достаточно подробное изучение экотонных участков. При этом используется изучение экотонов на больших пробных площадях, а не относительно узких линейных transectaх, поэтому обеспечивается более высокая вероятность зафиксировать информацию о некоторых редких явлениях (например, присутствии каких-то видов или их демографических групп), особенно если их редкость обусловлена случайными последствиями антропогенных нарушений.

Благодарности

Участие в полевых исследованиях принимали студенты и аспиранты МПГУ и МГУ им. М.В. Ломоносова: Т.С. Проказина, Е.Ю. Бакун, И.В. Соколов, М.В. Гаврилова, О.В. Воронцова, С.Е. Петрова, сотрудники заповедника «Большая Кокшага»: А.В. Исаев и А.Н. Актемежев. В работе использованы данные ежедневных гидрологических наблюдений,

проведенных в 2003 г. А.Н. Актемежев. Помощь в организации полевых исследований оказали сотрудники заповедника «Большая Кокшага» А.И. Попов, С.Э. Попова, М.Г. Сафин, Г.А. Богданов. В период полевых исследований работа была частично профинансирована РФФИ (03-05-64238). В период обработки данных работа была поддержана Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Библиографический список

1. Агроклиматический справочник по Марийской АССР. – Йошкар-Ола, 1961. 124 с.
2. Алексеев Л.Н. К методике использования гидрологических материалов для характеристики условий развития пойменной растительности // Вестн. ЛГУ. Геология. География. 1973. № 18. С.111-122.
3. Бялович Ю.П. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению // Бот. журн. 1957. Т.42. № 5. С.734-740.
4. Восточноевропейские леса. Т.1. / Под ред. О.В.Смирновой. – М.: Наука, 2004. 479 с.
5. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина. – М., 1989. 104 с.
6. Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету // Биол. науки. 1991. Т.8. № 332. С. 20-29.
7. Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения пойм. – М.: Изд. ВАСХНИЛ, 1936. 100 с.
8. Кавунец Д.Н. Гидростатическое нивелирование на строительной площадке. – М.: Геодезиздат, 1961. 118 с.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
10. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. Физиология древесных растений. – М.: Лесная пром-сть, 1974. 421 с.
11. Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм /АН СССР, Башкирский филиал. – М.: Наука, 1974. 172 с.
12. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Т.1. 1950. С. 465-483.
13. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. – М.: Огиз, Сельхозгиз, 1938. 620 с.
14. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т.12. Вып. 1. / Гос. ком. по гидрометеорологии и контролю природной среды.– Л.: Гидрометеиздат, 1971. 411 с.
15. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий. – Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. 92 с.
16. Шенников А.П. Луговоеведение. – Л.: Изд. ЛГУ, 1941. 511 с.

**STUDY ON DEMOGRAPHY AND SPATIAL STRUCTURE OF TREE SPECIES
POPULATIONS IN THE KOKSHAGA-RIVER FLOOD PLAIN**

T.Yu. Braslavskaya

Within the reserve and adjoining areas, old-aged flood-plain forests were examined in order to estimate the state of forest-forming tree species populations and imagine probable directions of their future dynamics. Expressed mosaic structure of the examined forest stands, due to irregular ecological regime in the flood-plain and to forest-forming trees' interactions, demanded to develop special methods for phyto-sociological research, in order to combine the population inventory on provisional record plots and the vegetation cover large-scale mapping. This allowed to obtain quantitative characteristics of the forest trees' distribution by the flood-plain sites as dependant upon flooding and light conditions. The results of the study made to conclude, that the forests were heavily affected by the previous nature management; as an outcome, populations of the spruce, oak, abies and maple appeared weakened, but coenotic positions of the lime populations seemed to turn stronger.