

УДК 581*55+519

*А.Ф. Ибрагимова, М.Б. Фардеева***ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ *PICEA FENNICA* (REGEL) КОМ. В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА**

Хвойно-широколиственные леса на территории Республики Татарстан (РТ) находятся на южной границе ареала, поэтому испытывают наряду с постоянным антропогенным давлением воздействие всех природных факторов. Основной целью исследования было изучение устойчивости хвойно-широколиственных сообществ на основе определения структуры популяций лесообразующих видов деревьев – *Picea fennica*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica* с выявлением особенностей их популяционной динамики за 12-летний период с 2004 по 2016 гг. В качестве модельных объектов для исследования были выбраны хвойно-широколиственные леса на территории Волжско-Камского государственного биосферного заповедника (ВКГПБЗ) и елово-широколиственные леса на территории государственного природного заказника (ГПЗ) регионального значения «Кичке-Тан» в Агрызском районе РТ. Воздействие на хвойно-широколиственные леса ураганов, засухи и насекомых-вредителей в некоторой степени могут заменить функциональную роль пожаров в лесах и способствуют циклическим волнам возобновления других хвойных пород – сосны и пихты. В целом природные катастрофические явления – засуха и последующая за ней эпифитотия привели к резкому снижению численности подроста *Picea fennica* – 40 % погибло в 2010 г. и 30 % в 2014 г., а также к снижению жизнеспособности и постепенному усыханию генеративных особей ели. *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica* оказались более устойчивыми к засухе и последующему повреждению насекомыми-короедами. Влияние климатических факторов на популяции *P. fennica*, *P. sylvestris* и *A. sibirica* на северо-западе и северо-востоке РТ неоднозначно и зависит от комплекса абиотических условий экотопа хвойно-широколиственных лесов. Так, в долиново-террасовых комплексах рек на бедных супесчаных почвах устойчивость популяции ели ниже, чем на водораздельных участках, богатых по минеральному составу суглинках. По объему древесины и ее потерям можно отметить, что за 5 лет, с 2009 по 2014 г., потери древесины составили для прегенеративных особей 5933,5 м³, а для генеративных – 393818,7 м³ на 2500 м², на 1 га леса в 4 раза больше. Однако достоверных отличий между показателями объемов древесины *Picea fennica* за 2009–2014 гг. в разных фитоценозах не выявлено, что обосновывается резким снижением численности в первую очередь прегенеративных групп.

Ключевые слова: *Picea fennica*, *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica*, популяция, заповедник, заказник, динамика численности.

Хвойно-широколиственные леса на территории республики Татарстан (РТ) находятся на южной границе ареала, поэтому испытывают наряду с постоянным антропогенным давлением воздействие всех природных факторов. Особенно это сказывается на популяции *Picea fennica* (Regel) Kom., так как вид, произрастая на естественной границе своего ареала, часто подвергается действию неблагоприятных факторов среды, в результате чего происходит усыхание еловых древостоев. Это обусловлено периодически возникающими жаркими летними сезонами (2009–2010 и 2016 гг.) и ветровалами (2007 г.) последнего десятилетия, а также поражением лесных массивов короедом-типографом и усачом (2011–2013 гг.). Общая площадь лесного фонда РТ и лесов, не входящих в лесной фонд, составляет 1271,1 тыс. га или 18,7 %, площадь еловых насаждений составляет только 6,6 % от лесопокрытой площади, а естественные ельники составляют только 20 % от площади всех еловых насаждений [1]. И хотя для лесного севера Поволжья ель типична, южнее она вытесняется широколиственными породами, особенно дубом и липой, а по долинам рек сосной.

Важным показателем характеристики лесного фонда является его возрастная структура, в хвойных лесах республики она характеризуется неравномерным распределением насаждений по классам возраста. По хвойным породам на долю спелых и перестойных насаждений приходится лишь 4,3%, приспевающих насаждений – 8,4 %, а молодняки и средневозрастные составляют 87,3 % – это, как правило, искусственные посадки. В целом возрастная структура хвойных насаждений на территории республики неудовлетворительна [1; 2].

Кроме того, еловые, елово-сосновые и елово-широколиственные леса на территории РТ представляют особый интерес и потому, что к ним приурочено много редких для региона бореальных видов растений и животных. Именно это определяет своевременность и актуальность многолетних исследований популяционной динамики *Picea fennica* как в естественных природных комплексах, так и на территории искусственных насаждений. Вследствие этого основной целью исследования было

изучение устойчивости хвойно-широколиственных сообществ на основе определения структуры популяций лесообразующих видов деревьев – *Picea fennica*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica* с выявлением особенностей их популяционной динамики за 12-летний период с 2004 по 2016 гг.

Как отмечает О.В. Смирнова с соавторами, «лесная фитоценология не имеет достаточного набора теоретических и методических подходов в изучении и прогнозировании состояния лесных фитоценозов, нарушенных как деятельностью человека, так и воздействием катастрофических природных явлений» [3]. В связи с чем, для оценки состояния фитоценозов в современных условиях следует применять методы популяционной экологии, так как определение структуры, состава и состояния популяций основных лесообразующих видов деревьев, выявление механизмов их адаптации к различным воздействиям, оценка состояния и восстановления их популяций позволяет разобраться в сложной организации фитоценозов.

В данной статье мы остановимся на особенностях динамики популяции ели в сравнении с другими хвойными на примере только двух участков, отличающихся друг от друга почвенными условиями: на северо-западе РТ – Раифский участок ВКГПБЗ и на северо-востоке в ГПЗ «Кичке-Тан».

По природному районированию РТ [4] территория Волжско-Камского заповедника располагается в пределах Западно-Казанского террасово-долинного района Восточно-европейских сосновых и широколиственно-сосновых подтаежных лесов на высоких надпойменных террасах Волги. Раифа располагается в пределах Раифской низины, в основе которой лежит опустившийся и размывтый участок четвертой надпойменной террасы Волги, рельеф имеет дюнно-бугристый характер с лощинами и древними балками. Пески и супеси здесь чередуются с глинистыми и суглинистыми прослойками. На небольшой территории Раифы сочетаются все основные формации трёх лесных зон – южной тайги, смешанных и широколиственных лесов, а также почти весь спектр вторичных, производных от них, формаций. Ель и пихта находятся здесь на южной границе своего распространения, дуб – близко к северной границе ареала. Выявляется более 60 растительных ассоциаций, принадлежащих 7 формациям, выделяемых по признаку доминирования в ведущем ярусе и наличию диагностических видов в соподчиненных ярусах [4].

Природный заказник «Кичке-Тан» относится к Вятско-Камскому равнинному региону темнохвойно-широколиственных неморальных лесов [4], располагаясь в междуречье Вятки и Камы, средние высоты водораздела 120–140 м. На водоразделах и водораздельных склоновых поверхностях в условиях дерново-подзолистых почв на мергелях и суглинках развиваются елово-пихтовые с липой кислично-неморальные леса. Территория заказника представляет собой волнистую равнину, расчлененную балками и оврагами. Почвенный покров представлен темноцветными и иловато-болотистыми глинистыми, торфяными и луговыми черноземными тяжелосуглинистыми почвами, которые подстилаются карбонатными породами: известняками, доломитами, мергелями. Редко отмечены супесчаные слабозадерненные пески. Особенностью территории являются сохранившиеся долинные леса восточного (предуральского) типа. Основными лесообразующими деревьями являются ель, липа и пихта, а также отмечаются дуб, ильм, осина, к выходам песчаников приурочена сосна [5].

Материалы и методика исследования

В качестве модельных объектов были выбраны хвойно-широколиственные леса на территории Волжско-Камского государственного биосферного заповедника (ВКГПБЗ), пригородного лесопарка «Лебяжье» г. Казань, искусственные насаждения ели на территории Арского лесничества и елово-широколиственные леса на территории государственного природного заказника (ГПЗ) регионального значения «Кичке-Тан» в Агрызском районе РТ. Основными объектами наших исследований были популяции лесообразующих хвойных видов деревьев – *Picea fennica*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica*.

Для изучения динамики фитоценозов и популяций лесообразующих видов на территории Раифы был заложен профиль, протяженностью 3 км с юга на север, от широколиственных лесов на юге к хвойно-широколиственным на севере, где исследования проходили с 2004 по 2016 гг. Всего было заложено 10 учетных площадок, размером 50×50 м – 2500 м². На территории ГПЗ «Кичке-Тан» было заложено 3 учетные площадки, размером 25×25 м – 625 м², на которых исследования проходили с 2010 по 2016 гг. Изучаемые фитоценозы отличались фитоценотическими, эдафическими, орографическими и гидрологическими условиями, что позволяло рассмотреть динамику усыхания и затем восстановления деревьев на участках с разными экологическими условиями, на двух из которых были еще проведены санитарные рубки. Все деревья на учетных площадях картировались.

В Раифе *Picea fennica* отмечалась по профилю часто вместе с сосной в 8 фитоценозах: Липняк снытево-пролесниковый – 5ЛЗВ1Е+Д (пл. 3); Ельник с березой снытево-страусниковый - 9Е1Б. (пл. 4); Ельник с сосной и липой кислично-волосистоосоковый – 4Е4С2Л+Д (пл. 6); Ельник с сосной чернично-кислично-мшистый – 5Е4С1Б+Л (пл. 7); Сосняк с елью бруснично-чернично-мшистый – 7С3Е (пл. 8); Сосняк вейниково-кислично-мшистый – 8С2Е (пл. 9); Сосняк бруснично-вейниковый – 10С+Б. (пл. 10); Сосняк чернично-костянично-мшистый 8С1Е1Л (пл.11). В заказнике «Кичке-Тан» *Picea fennica* и *Abies sibirica* изучались в 3 фитоценозах: Пихтарник с кленом и елью – 7ПЗЕ+К (пл. 1); Ельник с пихтой и липой мшистый – 6ЕЗП1Л (пл. 2); Ельник мшистый – 10Е (пл. 3).

Фитоценозы и популяции деревьев описаны по общепринятым геоботаническим и популяционным методам. В Microsoft Excel была создана база данных, содержащая информацию об онтогенетических группах, морфометрических показателях (высота и диаметр ствола) и пространственном расположении древесных пород на заложенных площадках. Для сравнения динамики популяций деревьев на двух участках показатели численности и объемов древесины пересчитывались на 1 га. Объем ствола определяли по формуле Губера – $V = G * L$, где L – длина ствола, м; G – площадь сечения на середине высоты в м², определяя диаметр (d) ствола, площадь сечения рассчитывалась как: $G = \pi d^2 / 4$ [6]. Для подтверждения выявленных результатов использовались методы статистики.

Результаты и их обсуждение

На заложенном профиле в Раифе *P. fennica*, *P. sylvestris* отмечались в фитоценозах, последовательно расположенных по эколого-топографическому ряду: липняк снытево-пролесниковый единично с елью (пл. 3); ельник снытево-страусниковый (посадка 60-х г. XX столетия, пл. 4); ельник кислично-волосистоосоковый с сосной и липой (пл. 6); ельник чернично-кислично-мшистый с сосной (пл. 7); сосняк бруснично-чернично-кислично-мшистый с елью (пл. 8); сосняк вейниково-кислично-мшистый с елью (пл. 9); сосняк вейниково-мшистый (посадка 60-х г. XX столетия, пл. 10); сосняк чернично-костянично-мшистый с елью и липой (пл. 11). Используя экспресс-метод О.В. Смирновой, основанный на оценке возрастной структуры и распределении видов деревьев по ярусам, можно составить общее представление о состоянии ЦП деревьев и возможностях их самоподдержания в различных сообществах. Разные онтогенетические группы деревьев имеют определённые диапазоны высоты и входят в разные ярусы. При сопоставлении участие видов деревьев по ярусам можно получить представление о степени устойчивости и перспективах существования их ЦП (табл. 1).

Таблица 1

Поярусное распределение видов деревьев в разных фитоценозах

Год	Название вида	Ельники и ельники с сосной (пл. 4; 6; 7)	Сосняки с елью (пл. 8; 9)	Посадка сосны (пл. 10)	Сосняки с елью и липой (пл. 11)
2004	<i>Pinus sylvestris</i>	A1A2B2	A1A2B1B2C2	A1A2B1B2C1	A1A2B2C1
	<i>Picea fennica</i>	A1A2B1B2	A1A2B1B2C1C2	A2B1B2C1	A2B2C1C2
2009	<i>Pinus sylvestris</i>	A1A2B2	A1A2B1B2C2	A1A2B1B2C1	A1A2B2C1C2
	<i>Picea fennica</i>	A1A2B1B2C1	A1A2B1B2C1C2	A2B1B2C1	A2B2C1C2
2010	<i>Pinus sylvestris</i>	A1A2B2	A1A2B1B2C2	A1A2B1B2	A1A2B2C1
	<i>Picea fennica</i>	A1A2B1B2	A1B1B2C1	A2B1	A2B2C1
2014	<i>Pinus sylvestris</i>	A1A2B2	A1A2B1B2C2C1	A1A2B1B2	A1A2B2C1
	<i>Picea fennica</i>	A1A2B1	A1B1B2	B1C2	A2B2C1
2016	<i>Pinus sylvestris</i>	A1A2B2	A1A2B1B2C1C2	A1A2B1B2	A1A2B2C1C2
	<i>Picea fennica</i>	A2B1C2	A1B1B2C1C2	B1C1C2	A2B2C1C2

Примечание. А; В; С – это ярусы: древесный, подрост и подлесок, травостой, цифрами даны подъярусы. В табл. цветом отмечено изменение в распределении сосны и ели по ярусам за счет усыхания мелких елей и сосен (2010 – 2013 гг.) или их возобновления (2009; 2010, 2014, 2016 гг.).

P. fennica на заповедной территории встречается в елово-сосновых и сосново-елово-широколиственных зеленомошных лесах и в сосняках зеленомошных почти во всех ярусах (отсутствует только в ярусе А1). С 2002 по 2009 г. ЦП ели были нормальные и полночленные; ель является основным содоминантом сосны. Возрастной спектр *P. fennica* имеет два максимума на группе молодых генеративных и прегенеративных особей, отсутствуют только постгенеративные группы. Казалось, что позиция ели устойчива и перспективна в развитии, процессы самоподдержания были не нарушены, но после затяжной засухи 2010 г. состояние популяции ели изменилось.

В долинно-террасовом комплексе крупных рек отмечается бугристо-западинный рельеф и численность хвойных часто зависит от абиотических условий мезо- и микрорельефа. В Раифе проанализировали общую численность, численность генеративных и прегенеративных особей *Picea fennica* и *Pinus sylvestris*, ее изменение в различных фитоценозах за 12 лет (рис. 1).

Численность *Picea fennica* в хвойно-широколиственных лесах заповедника была значительной в елово-сосново-кислично-неморальных лесах (пл. 6, 7) и в искусственных насаждениях (пл. 4). Популяция *P. sylvestris* в подобных условиях представлена только зрелыми генеративными особями, из-за сильного затенения возобновление сосны здесь отсутствует. Увеличение численности подроста ели в лесах Раифы к 2009 г. было обусловлено выпадением старых деревьев во время урагана 2007 г. Однако засушливые летние периоды последних лет (2009 г., 2010 г., 2012 г.) привели к гибели уже сформировавшихся к 2009 и 2010 г. проростков, ювенильных и иматурных особей, поэтому численность снизилась в среднем на каждой площадке более чем на 100 деревьев. Численность молодых особей особенно зависит от влажности. В 2013 г. данные особи уже были погибшие – в основном это старый сухостой. В 2014 г. наблюдалось дальнейшее усыхание генеративных ослабленных елей, что особенно отмечалось на равнинных и бугристых участках (пл. 4; 6; 7).

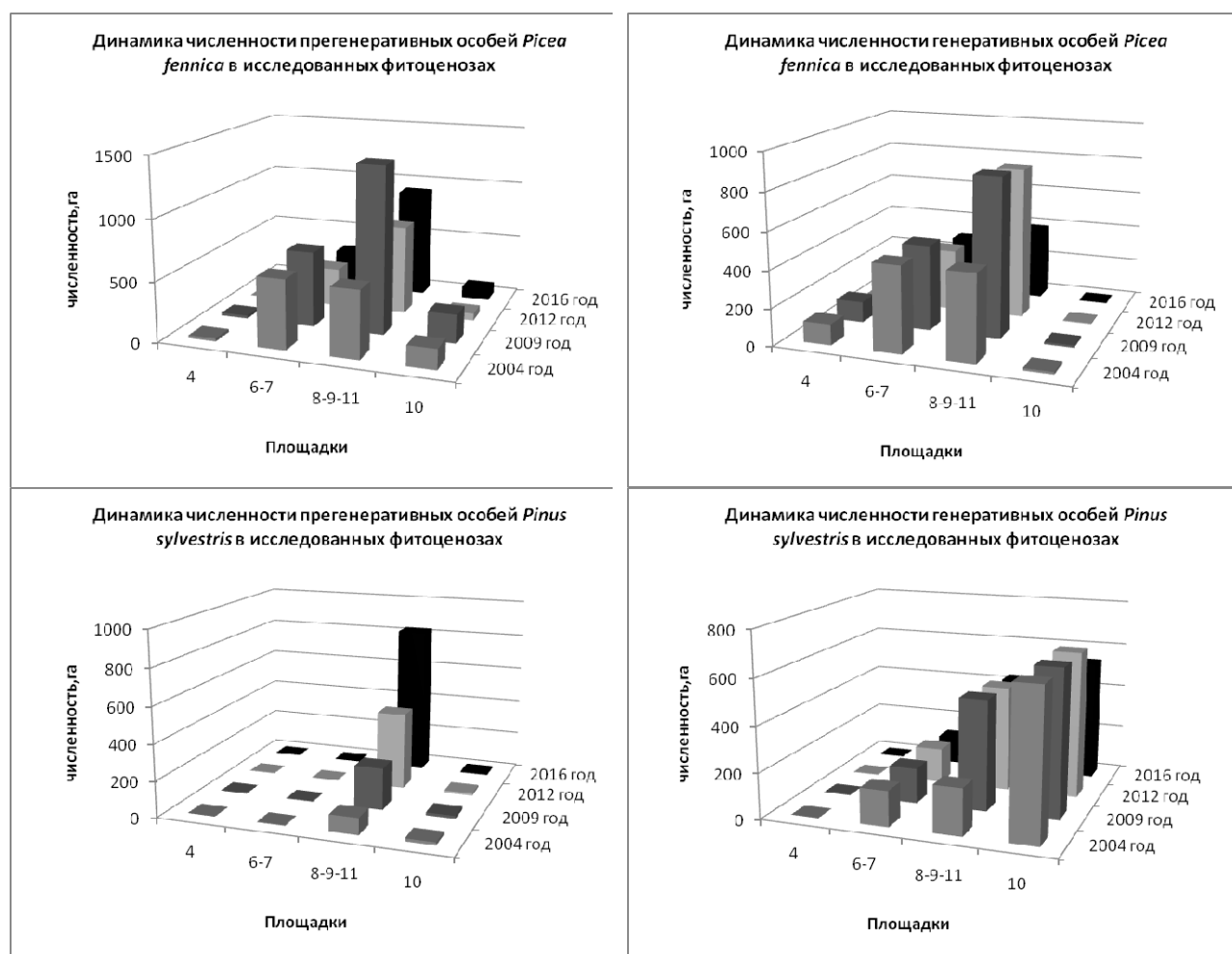


Рис. 1. Динамика численности *Picea fennica* и *Pinus sylvestris* в исследованных площадках Раифы на 1 га леса за 2004 и 2016 г.

В местообитаниях, расположенных в понижениях рельефа – около или вдоль болота (кв. 52/42 – пл. 8; 9) или в западинах и овражках (кв. 42 – пл. 11), где влага сохранялась за счет близкого расположения грунтовых вод, ель с 2007 г. хорошо возобновлялась. Затем, начиная с 2010 г., большая часть подростка высыхает, остаются только зрелые особи ели, да и то часть их тоже постепенно усыхает. За 12 лет наблюдений отмечались частые и наиболее существенные флюктуации численности проростков, ювенильных и имматурных групп как *P. fennica*, так и *P. sylvestris* (рис. 2). Численность *P. sylvestris* с 2011 г. в светлых сосняках зеленомошных и вейниковых (пл.8; 9; 10; 11), расположенных в долине р. Сербулак, возрастает по сравнению с елово-сосново-кислично-неморальными лесами (пл. 6 и 7).

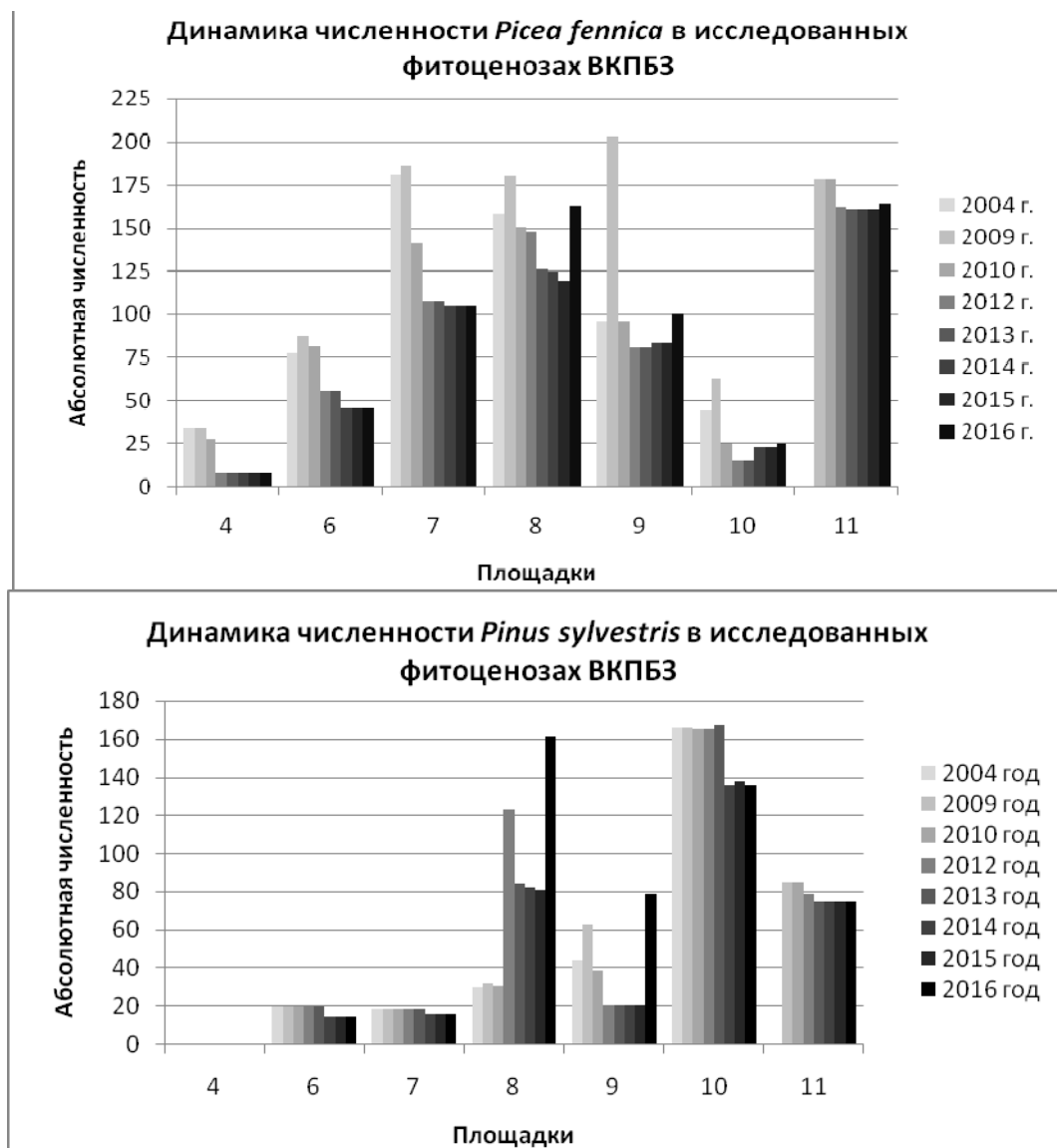


Рис. 2. Динамика численности *Picea fennica* и *Pinus sylvestris*

Популяционная структура сосны в сосняках зеленомошных и вейниковых (пл. 8; 9; 10; 11) полночленная, хотя подрост не значительный. Начиная с 2011–2012 гг. отмечаются периодические всплески численности проростков сосны, часть из которых закрепилась и устойчиво развивается, а часть отмирает либо выкапывается кабанами. В результате к 2016 г. численность *P. sylvestris* здесь увеличилась за счет новых имматурных и ювенильных особей, появившихся в результате интенсивного высыхания подростка ели и появления «светлых», хорошо прогреваемых свободных участков – «окон». В целом можно отметить, что в результате засушливого и жаркого лета 2010 г. начался процесс ослабления и усыхания *P. fennica*, что привело первоначально к массовой гибели подростка (2–4-

летних и 6–9-летних особей). В пересчете на 1 га леса численность ели в период после засухи 2010 г. снизилась в разных фитоценозах в 1,5–4 раза, доля деревьев с баллом **жизненности 4, 5 и 6 – сухостой** варьирует от 20 до 80 % (табл. 2). При этом, в елово-сосновых ценозах (пл. 6 и 7) и сосняках с елью (пл. 9) высохли как генеративные, так и прегенеративные ели, а в сосняках с елью и липой (пл. 10; 11) произошло значительное усыхание многочисленного подроста *Picea fennica* – в 2010 г. погибло 40 %, в 2014 г. – 30 %.

Таблица 2

Численность *Picea fennica* в пересчете на 1 га леса в Раифе, шт.

Параметры	Номер площадки						
	4	6	7	8	9	10	11
2004 г.	136	312	724	632	384	180	712
2014 г.	32	184	420	500	336	92	644
Доля сухостоя, %	76,5	41,0	42,0	20,9	12,5	48,9	9,6

Засуха и возникшая за ней вспышка численности жуков-короедов привели к ослаблению, усыханию и потере доминантных позиций *P. fennica* в хвойно-широколиственных лесах заповедника. Можно сказать, что в Раифе начался процесс *экзодинамической* смены ели сосной. Подобная экзогенная стихийная сукцессия в сосняках с елью зеленомошных и вейниково-зеленомошных приведет, очевидно, к восстановлению позиции *Pinus sylvestris*. Что, по-видимому, обусловлено еще и характером почв: супесчаные почвы характеризуются плохой влагоудерживаемостью, бедным минеральным составом, в долинных комплексах рек способствуют устойчивости сосны, а ель значительно уступает сосне к комплексу подобных экологических факторов.

Подобное исследование возрастной структуры популяций *P. fennica* и *Abies sibirica* было проведено и в елово-широколиственных сообществах на территории ГПЗ Кичке Тан (табл. 3; рис. 3). На территории заказника *P. fennica* встречается в пихтарниках, ельниках с пихтой на водораздельном плато и сосняках с елью по долинам малых рек. До 2010 г. ель и пихта являлись содоминантами елово-пихтовых и елово-широколиственных сообществ. После 2010 г. в пихтарниках структура ели становится неполночленной, начинают высыхать генеративные и постгенеративные особи. Популяция ели в пихтово-еловых сообществах, несмотря на ее усыхание, довольно устойчива и вместе с *Abies sibirica* ель присутствует во всех ярусах.

A. sibirica в 2010 г. встречалась во всех исследованных фитоценозах. Популяционная структура в елово-пихтовых сообществах – полночленная, при этом отмечается высокая численность проростков. В ельнике с липой *A. sibirica* встречается единично, преобладает подрост и популяция имеет инвазионный характер. Последствия засухи частично сказались на состоянии популяции пихты и к 2014 г. также стали отмечаться усыхающие пихты.

Таблица 3

Поярусное распределение видов деревьев в фитоценозах «ГПЗ Кичке Тан»

Год	Название вида	Пихтарник с елью (пл. 1)	Ельник с пихтой и липой (пл. 2)	Ельник (пл. 3)
2010	<i>Picea fennica</i>	B1B2C1C2	A1A2B1B2C1C2	A2B1B2
	<i>Abies sibirica</i>	A1A2B1B2C1C2	A1A2B2C1C2	C2
2014	<i>Picea fennica</i>	B2C1	A1A2B1B2C1	A2B1B2
	<i>Abies sibirica</i>	A1A2B1B2C1C2	A1B2C1C2	C1C2
2015	<i>Picea fennica</i>	B2C1	A1A2B1B2C1	A2B1B2
	<i>Abies sibirica</i>	A1A2B1B2C1C2	A1B2C1C2	C1C2
2016	<i>Picea fennica</i>	B2C1	A1A2B1B2C1	A2B1B2
	<i>Abies sibirica</i>	A1A2B1B2C1C2	A1B2C1C2	C1

Примечание. А; В; С – это ярусы: древесный, подрост и подлеска, травостой, цифрами даны подъярусы. В табл. 3 цветом отмечено изменение в распределении ели и пихты по ярусам.

Усыхание ели на северо-востоке РТ (Агрызский район) менее значительно, чем на северо-западе Татарстана. В основном значительное усыхание отмечалось в ельниках с пихтой (пл. 2), в пересчете на 1 га численность с 1015 особей снизилась уже к 2014 г. до 510 шт., то есть в 2 раза. В пихтарниках с елью (пл. 1) и в посадке ели (пл. 3) численность практически не изменилась, изменения произошли в возрастной структуре посадки ели за счет роста численности генеративных групп (рис.3), обусловленного одновременным переходом основной части виргинильных особей в генеративную стадию. По-видимому, даже в засушливые годы на северо-востоке РТ, по водораздельным участкам показатели влажности как воздуха, так и почвы, лучше или близки к норме. Существенное значение имеет структура и состав почв – в целом дерново-подзолистые суглинистые почвы на мергелях и элювиях карбонатных и пермских пород водораздела Волги и Камы обладают большей влагоудерживаемостью и богатым минеральным составом. Вследствие этого под пологом естественных лесных фитоценозов (пл. 1 и 2) при ослаблении позиций ели (из-за частичного ее усыхания) отмечается интенсивное развитие подроста пихты. Сопутствуя ели на северо-востоке, пихта отличается большей теневыносливостью и требовательностью к минеральному богатству почв, поэтому под сохранившимся пологом леса хорошо возобновляется и развивается.

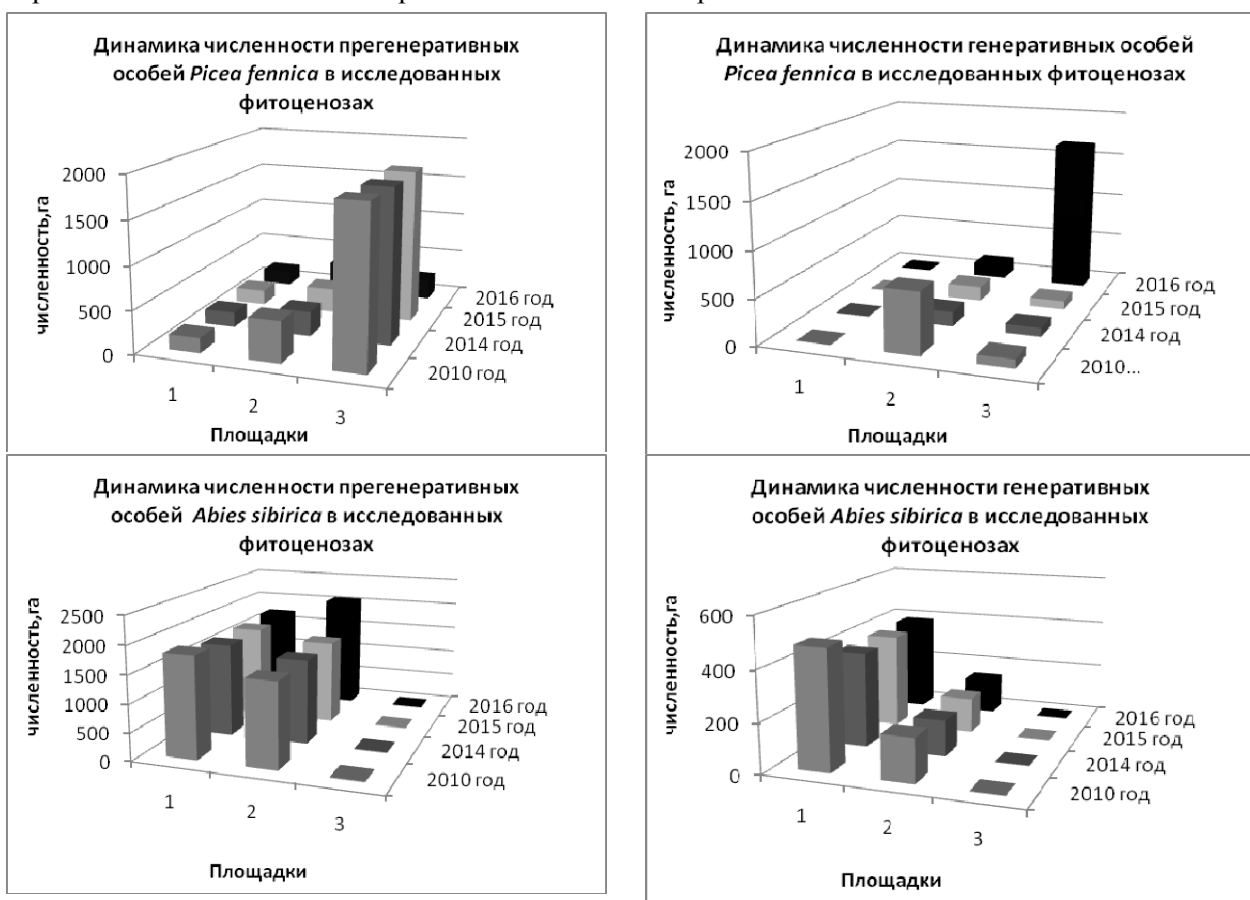


Рис. 3. Динамика численности *P. fennica* и *A. sibirica* в исследованных фитоценозах на территории Агрызского района на 1 га леса за 2010–2016 г.

Засушливые летние периоды последних лет и последующая за ней эпифитотия (увеличение численности насекомых-вредителей) привели к усыханию и гибели зрелых генеративных особей *P. fennica*. При этом до сих пор наблюдается большое количество зараженных короедом деревьев ели, а пихта почти не заражена. Таким образом, *Abies sibirica* на северо-востоке РТ оказалась более устойчивой к засухе и к увеличению численности вредителей и при снижении конкурентных позиций ели стала быстро возобновляться.

Установлено несколько причин масштабного усыхания еловых, елово-сосновых, елово-пихтовых и елово-неморальных лесов. Это – старение деревьев, жаркие летние сезоны последнего десятилетия, сильные ветровалы и поражение лесных массивов короедом-типографом и усачом. Мы сравнили климатические характеристики разных лет с данными численности различных онтогени-

ческих групп *Picea fennica*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica*. Были использованы следующие климатические характеристики вегетационного периода текущего и предыдущего годов: средняя температура, влажность воздуха, количество выпавших осадков и число солнечных дней (табл. 4). Связь климатических характеристик с численностью определялась только для прегенеративных групп, так как численность генеративных особей за 10 лет исследований изменилась только из-за высыхания елей после засухи, то есть это только последствие климатических факторов.

Минимальные значения потребности в свете *Picea fennica* демонстрирует на начальных стадиях онтогенеза, что обусловлено ее теневыносливостью, поэтому подрост ели практически не зависит от количества солнечных дней, а у ювенильных возникает даже отрицательная корреляция. Отмечается прямая, незначительная зависимость увеличения численности подрост елей от количества осадков, что обусловлено её поверхностной корневой системой и необходимостью влаги для роста. Средние показатели температуры в летний период существенного влияния на варьирование численности не оказывают. Данные корреляции эффективны при высокой численности и, соответственно, выборке, которая отмечается в формациях хвойно-широколиственных лесов ВКГПБЗ (Раифа).

Таблица 4

Влияние климатических факторов на *Pinus sylvestris* и *Picea fennica* в Раифе

Параметры	Сосна			Ель		
	Возраст					
	j	Im	v	j	im	v
Осадки, мм	0,50	0,07	0,07	0,43	0,40	0,42
Дни с солнечным сиянием	-0,64	0,24	0,40	-0,33	-0,13	0,12
Относительная влажность, %	0,46	-0,38	-0,53	0,12	-0,09	-0,39
Температура, °С	-0,42	0,32	0,54	-0,04	0,16	0,29

Зависимость численности подрост *P. sylvestris* от климатических факторов несколько отличается от ели, что обусловлено светолюбием сосны. В частности прослеживается слабая положительная корреляция численности иматурных и виргинильных особей сосны с температурой и, напротив отрицательная с показателями относительной влажности воздуха. Напротив, для ювенильных групп сосны прослеживается положительная корреляция с осадками и влажностью воздуха и отрицательная – с показателями температуры и количеством солнечных дней. Начиная с 2011–2012 гг., в сосняках зеленомошных на супесчаных почвах, после высыхания подрост ели и увеличения освещенности участков началось массовое возобновление сосны. Увеличение осадков в 2011 г. стимулировало прорастание семян *P. sylvestris*, что способствовало росту численности сосны в Раифе.

Выявить зависимость динамики численности от климатических факторов в условиях ГПЗ «Кичке-Тан» не удастся, так как исследования ведутся только 6 лет.

Под биологической продуктивностью сообществ понимается продукция растений за год на единицу площади или на единицу объёма, ее можно выразить для определенной популяции в виде биомассы или численности. Для упрощения оценки динамики продуктивности в некоторых случаях первоначально рассчитываются объемы древесины. Вследствие этого для определения продуктивности популяций *Picea fennica*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica* в хвойно-широколиственных лесах Раифы и заказника мы использовали показатели процентного соотношения численности и объема древесины разных видов деревьев, построенных на основе электронной базы с учётом возрастных групп и объемов древесины.

За 12-летний период продуктивность популяции ели в хвойно-широколиственных сообществах Раифы снизилась. Напротив, увеличились в процентном отношении объемы древесины сосны в естественных насаждениях и березы в искусственной посадке ели. Для примера приводятся данные соотношений численности и объемов древесины разных видов в различных формациях (пл. 6 и 8) хвойно-широколиственных лесов Раифы (рис. 4). Объем древесины ствола всегда больше у генеративных особей (g_1 , g_2), поэтому, несмотря на высокую численность, ель по биомассе уступает сосне, а пихта – ели. Даже высокая численность и почти полночленная структура ели, березы и липы не даёт возможности этим видам занимать ведущее положение в хвойно-широколиственных сообществах Раифы, так как сосна в долинно-террасовых комплексах рек на дерново-подзолистых супесчаных почвах имеет явные преимущества.

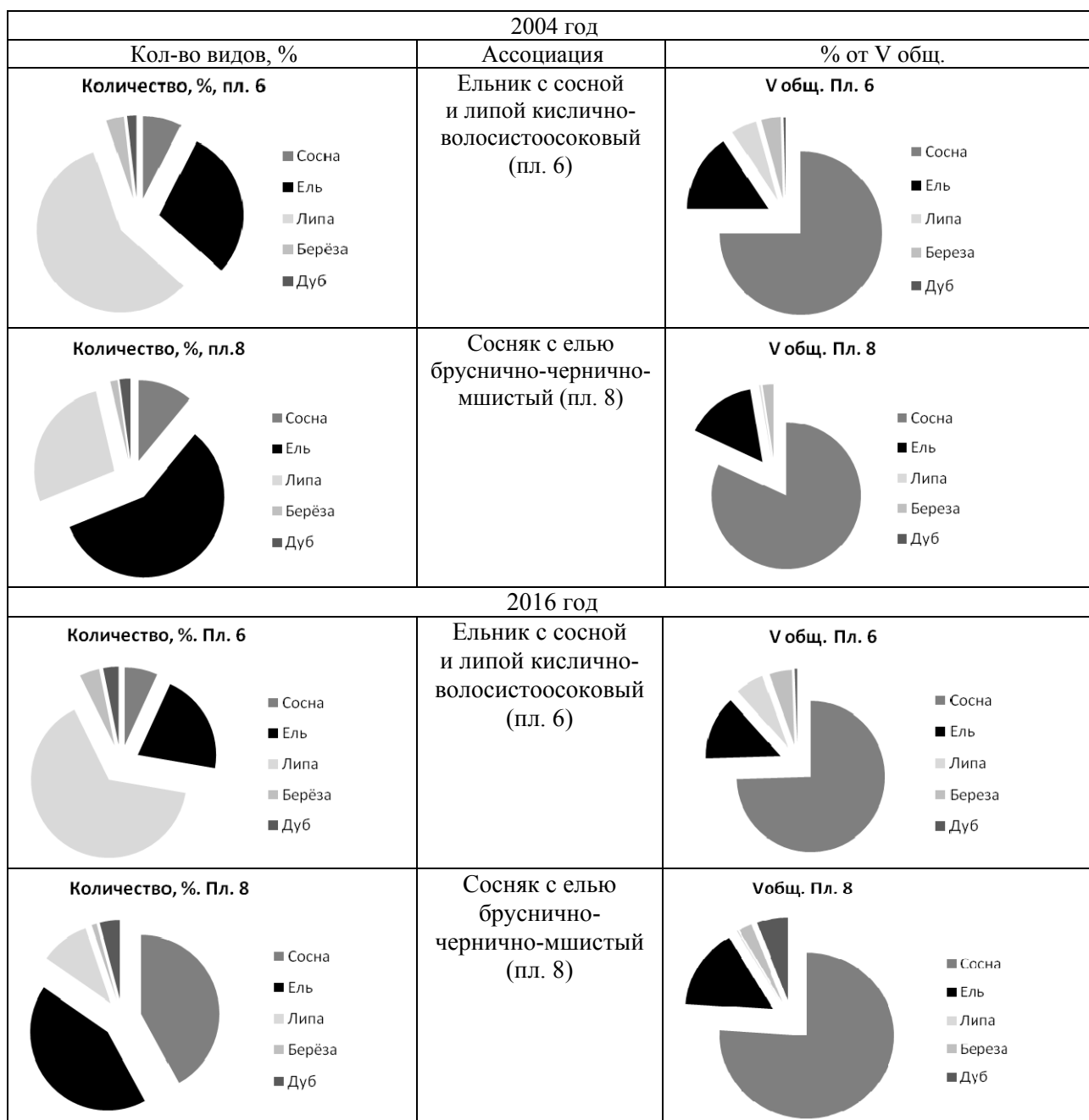


Рис. 4. Динамики объемов древесины за 12-й период, на примере ельника с сосной и липой кислотно-неморального (пл. 6) и сосняка с елью зеленомошного (пл. 8) на территории Раифы

Нами также был рассчитан средний экономический ущерб для Раифского участка ВКГПБЗ, который представлен в табл. 5. Средняя стоимость усыхающей на корню древесины составляет 181,9 руб. В ППЗ «Кичке-Тан» усыхания пихты практически не отмечалось в 2010 г. и только в 2014 г. появились ослабленные усыхающие пихты, поэтому сумма ущерба оказалась больше у ели, чем у пихты (табл. 6).

Таблица 5

Объем негодной древесины *Picea fennica* и оценка ущерба в ВКГПБЗ

Год	Объем негодной древесины (м ³)		Сумма ущерба (руб.)	
	на 2500 м ²	на 1 га	на 2500 м ²	на 1 га
2010 год	30,93	123,72	5627,57	22510,17
2014 год	90,25	361	16406,04	65624,2

Таблица 6

Объем негодной древесины *Picea fennica*, *Abies sibirica* и оценка ущерба в «Кичке-Тан»

Ель	объем (м ³)		сумма ущерба (руб.)	
	на 625 м ²	на 1 га	на 625 м ²	на 1 га
2010 год	0	0	0	0
2014 год	11,74	188,2	270,4	4327
Пихта	объем (м ³)		сумма ущерба (руб.)	
	на 625 м ²	на 1 га	на 625 м ²	на 1 га
2014 год	1,9	30	43,2	576,3

Заключение

Воздействие на хвойно-широколиственные леса ураганов, засухи и насекомых-вредителей в некоторой степени могут заменить функциональную роль пожаров, способствуя циклическим волнам возобновления других хвойных пород – сосны и пихты. Волны возобновления численности популяций *Picea fennica*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica* в хвойно-широколиственных лесах за 12-летний период носили характер мелкомасштабных флуктуаций экзогенного и эндогенного типа. В первый более влажный период XXI в. до 2009 г. более динамичной была численность *P. fennica*, после катастрофической засухи 2010 г. резко увеличилась численность подроста сосны и пихты.

В целом природные катастрофические явления – засуха и последующая за ней эпифитотия привели к резкому снижению численности подроста *P. fennica* – 40 % погибло в 2010 г. и 30 % в 2014 г., а также к снижению жизнеспособности и постепенному усыханию генеративных особей ели. *P. sylvestris* и *A. sibirica* оказались более устойчивыми к засухе и повреждению насекомыми-короедами. Влияние климатических факторов на популяции *P. fennica*, *P. sylvestris* и *A. sibirica* на северо-западе и северо-востоке РТ неоднозначно и зависит от комплекса абиотических условий экотопа хвойно-широколиственных лесов. Так, в долинно-террасовых комплексах рек на бедных супесчаных почвах устойчивость популяции ели ниже, чем на водораздельных участках, богатых по минеральному составу суглинках. Потери древесины, на основе расчетов объемов древесины за 5 лет с 2009 по 2014 г. на Раифском участке заповедника, составили у прегенеративных особей 5933,5 м³, у генеративных – 393818,7 м³ на 2500 м², на 1 га леса в 4 раза больше. Однако достоверных отличий между показателями объемов древесины *P. fennica* за 2009–2014 г. в разных фитоценозах не выявлено, что обосновывается резким снижением численности в первую очередь прегенеративных групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Государственный доклад о состоянии окружающей среды за 2008 г. Казань, 2011. 435 с.
2. Гаянов А.Г. Леса и лесное хозяйство Татарстана. Казань: Идел-пресс, 2001. 240 с.
3. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстегнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушино: Изд-во АН СССР, 1990. 92 с.
4. Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 495 с.
5. Государственный реестр особо охраняемых природных территорий в Республике Татарстан. 2-ое изд. Казань: Изд-во «Идел-Пресс», 2007. 408 с.
6. Тишин Д. В. Оценка продуктивности древостоев. Казань: Казан. ун-т, 2011. 31 с.

Поступила в редакцию 20.12.16

A.F. Ibragimova, M.B. Fardeeva

**FEATURES OF POPULATION DYNAMICS OF PICEA FENNICA (REGEL) KOM.
IN CONIFEROUS-DECIDUOUS FORESTS ON THE SOUTHERN BORDER OF THE AREA**

Coniferous and deciduous forests in the Republic of Tatarstan (RT) are located on the southern border area and so experience a constant human pressure and the impact of all environmental factors. The main objective of the study was to

investigate the stability of the coniferous-deciduous community-based population structure of forest-forming species of trees - *Picea fennica*, *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica* and to identify the characteristics of their population dynamics for 12 years (2004–2016). Coniferous-deciduous forests on the territory of the Volga-Kama State Biosphere Reserve and spruce-deciduous forests on the territory of the state natural reserve of regional importance "Kichko-Tan" in the Agryz district of the Republic of Tatarstan were selected as the model objects for our study. The impact of hurricanes, droughts and pests on the coniferous-deciduous forests can replace, to some extent, the functional role of forest fires and contribute to the resumption of cyclic waves of other conifers - pine and fir. In general, natural catastrophic events - drought and the subsequent epiphytotics led to a sharp decrease in the number of undergrowth *Picea fennica* – 40 % perished in 2010 and 30 % in 2014, as well as to a decrease in viability and to a gradual drying up of generative firs. *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica* were more resistant to drought and insect damage by bark beetles. The influence of climatic factors on the study objects in the northwest and northeast of the Republic of Tatarstan is ambiguous and depends on a complex of abiotic conditions of the ecotope of coniferous-deciduous forests. In the valley and terrace complex of rivers on poor sandy soils the stability of the *Picea fennica* population is lower than that in the watershed areas of loams rich in minerals. As regards the volume of timber and its losses, it may be noted that in 5 years (2009–2014), wood losses for pregenerative trees were 5933.5 m³, while for generative trees they were 393818.7 m³ per 2,500 m², four times more per 1 hectare of forest. However, significant differences between the indices of the volume of wood in different plant communities of *Picea fennica* were not revealed for 2009–2014, which is due to a sharp decline in the number of, primarily, pregenerative groups.

Keywords: *Picea fennica*, *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica*, population, nature reserve, forest, population dynamics.

REFERENCE

1. *Gosudarstvennyj doklad o sostojanii okruzhajushej sredy za 2008 g* [State report on the state of the environment in 2008], Kazanj, 2011, 435 p. (in Russ).
2. Gajanov A.G. *Lesa i lesnoe hozjajstvo Tatarstana* [Forests and forestry of Tatarstan], Kazanj: Idel-press, 2001, 240 p. (in Russ).
3. Smirnova O.V., Chistjakova A.A., Popadjuk R.V., Evstegneevev O.I., Korotkov V.N., Mitrofanova M.V., Ponomarenko E.V. *Populjacionnaja organizacija rastitel'nogo pokrova lesnyh territorij (na primere shiroko-listvennyh lesov evropejskoj chasti SSSR)* [Population Organization vegetation forest areas (for example, a wide-deciduous forests of the European part of the USSR)], Puschino: Izd-vo AN SSSR, 1990, 92 p. (in Russ).
4. Bakin O.V., Rogova T. V., Sitnikov A. P. *Sosudistyje rastenija Tatarstana* [Vascular Plants of Tatarstan], Kazanj: Izd-vo Kazan. un-ta, 2000, 495 p. (in Russ).
5. *Gosudarstvennyj reestr osobo ohranjaemyh prirodnyh territorij v Respublike Tatarstan. 2-oe. izd.* [The State Register of Protected Areas in the Republic of Tatarstan. 2nd. ed.], Kazanj: Idel-Press, 2007. 408 p. (in Russ).
6. Tishin D.V. *Ocenka produktivnosti drevostoev* [Evaluation of forest stands productivity], Kazanj: Kazan. un-t, 2011. 31 p. (in Russ).

Ибрагимова Альбина Фаритовна, магистрант
E-mail: Albinochka101992@mail.ru

Фардеева Марина Борисовна,
доктор биологических наук, доцент
E-mail: orchis@inbox.ru

ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский)
федеральный университет»
420008, Россия, г. Казань, ул. Кремлевская, 18

Ibragimova A.F., master degree student
E-mail: Albinochka101992@mail.ru

Fardeeva M.B.,
Doctor of Biology, associate Professor
E-mail: orchis@inbox.ru

Kazan (Volga) Federal University
Kremlevskaya st., 18, Kazan, Russia, 420008