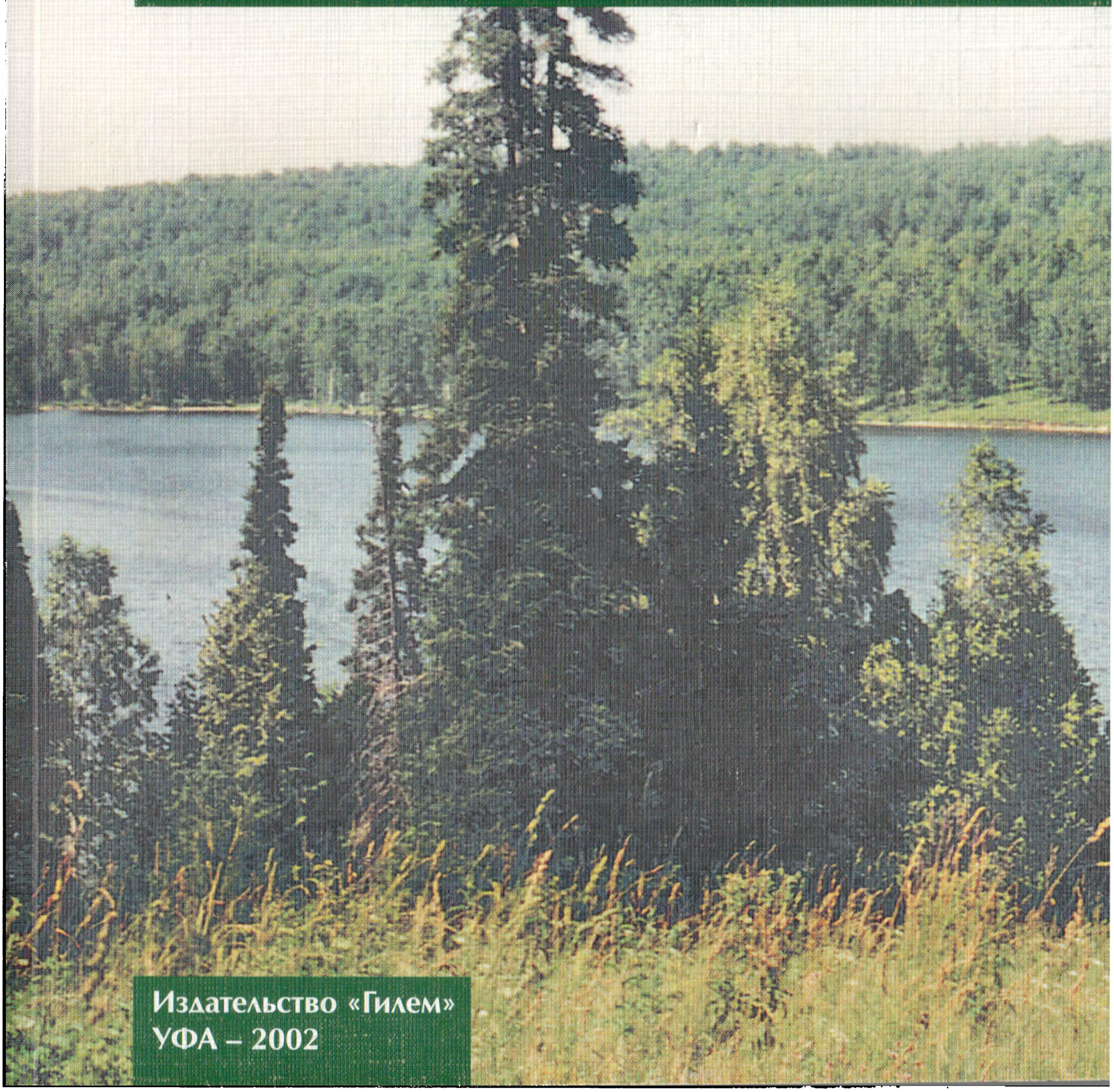
Н. А. Мартьянов, А. А. Баталов, А. Ю. Кулагин

ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫЕ ЛЕСА УФИМСКОГО ПЛАТО



Издательство «Гилем»
УФА – 2002

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УФИМСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Н.А.Мартьянов, А.А.Баталов, А.Ю.Кулагин

ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫЕ ЛЕСА УФИМСКОГО ПЛАТО

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ

Издательство «Гилем»
УФА– 2002

УДК [630.231] : 470.5
ББК 43.4 (235.55)
М25

Монография подготовлена и издана при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №96-15-97070 и №00-04-48688) и Фонда фундаментальных исследований Академии наук Республики Башкортостан

Мартьянов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю. Широколиственно-хвойные леса Уфимского плато: фитоценотическая характеристика и возобновление. Уфа: Гилем, 2002. 222 с.

ISBN 5-7501-0304-8

В монографии приводятся результаты исследований закономерностей естественных лесовозобновительных процессов, динамики семеношения и изучения эколого-биологических особенностей основных лесообразующих видов растений.

На основании 30-летних наблюдений выявлены закономерности, характер и направленность лесовозобновительных процессов, оценено значение различных факторов в динамике лесной растительности, обоснован прогноз сукцессионных смен состава и качества лесов.

Предназначена для специалистов в области лесоведения, практического лесоводства, экологии, охраны природы, ботаников и студентов вузов биологических специальностей.

Под редакцией
доктора биологических наук, профессора А.Ю.Кулагина

Рецензенты:
доктор биологических наук А.И.Соломещ
доктор биологических наук В.П.Путенихин

© Мартьянов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю.,2002
© Издательство «Гилем», 2002

ISBN 5-7501-0304-8

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 5

1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ УФИМСКОГО ПЛАТО 7

2. ИССЛЕДОВАНИЯ ЛЕСОВ УФИМСКОГО ПЛАТО (обзор публикаций) 12

3. ЭКОЛОГО-ЛЕСОВОДСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИУФИМСКОГО НИЗКОГОРНОГО ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНОГО РАЙОНА 19

3.1. Природное зонирование и районирование Уфимского плато 19

3.2. Лесорастительные условия Приуфимского низкогорного района 21

3.3. Факторы образования, стабильности и генезиса лесорастительных условий водоохранно-защитной полосы Уфимского плато 29

3.4. Коренные и производные типы леса 37

3.5. Анализ флоры лесов 45

3.6. Анализ флоры по типам лесорастительных условий 54

3.7. Видовой состав мохового покрова в насаждениях зеленомошной группы типов лесорастительных условий 69

3.8. Синузии травяно-мохового покрова 75

3.9. Характеристика древостоев по типам лесорастительных условий 88

4. ОСОБЕННОСТИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В УСЛОВИЯХ ПРИУФИМСКОГО НИЗКОГОРНОГО ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНОГО РАЙОНА 111

4.1. Естественный лесовозобновительный процесс под пологом лесов 111

4.2. Общая характеристика подпологового возобновления в различных типах леса 113

4.2.1. Естественное возобновление хвойных 116

4.2.2. Естественное возобновление широколиственных пород 126

4.2.3. Естественное возобновление мелколиственных деревьев 136

4.3. Семенное и вегетативное размножение лесных деревьев 141

4.4. Синузии травяно-мохового покрова и возобновление 143

5. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОДРОСТА ДЕРЕВЬЕВ И КОНКУРЕНТНЫЕ ОТНОШЕНИЯ ДРУГ С ДРУГОМ И ПОДЛЕСОЧНЫМИ КУСТАРНИКАМИ 157

6. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ПОДПОЛОГОВОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД 172

7. СИСТЕМА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ 180

Заключение 196

Литература 198

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга посвящена лесам Уфимского плато. В ней подведены итоги многолетних исследований закономерностей естественных лесовозобновительных процессов, динамики семеношения и эколого-биологических особенностей основных лесообразующих видов в различных лесорастительных условиях. Изученный регион относится к подзоне широколиственно-хвойных лесов и представляет собой арену стыковки и совмещения трех флоро-ценотических комплексов: неморального, бореального и степного. Своим геоморфологическим, флороценотическим и лесорастительным своеобразием Уфимское плато отличается от прилегающих ландшафтов.

Разнообразный породный состав лесов, конкурентные взаимоотношения в растительных сообществах, нарушение природного соотношения хвойных и широколиственных пород в результате эксплуатационных рубок и других антропогенных воздействий накладывают отпечаток на характер и направленность возобновительных процессов под пологом различных типов леса. На относительно ограниченном пространстве лесов Уфимского плато представлено значительное многообразие лесорастительных условий, на фоне которого проявляется сложное взаимодействие биотических и абиотических факторов, контролирующих процесс естественного лесовозобновления.

Все это пробудило у биологов особый интерес к данному объекту. Начало исследований, результаты которых излагаются в данной работе, относится к 70-м годам XX столетия, когда профессором Ю.З.Кулагиным с сотрудниками было проведено маршрутное обследование водоохранно-защитных лесов Уфимского плато, разработана обобщенная лесотипологическая схема и начато систематическое изучение возобновительных процессов с регулярными наблюдениями за динамикой семеношения основных лесообразующих видов. К настоящему времени на изучаемой территории сложилась сеть

постоянных пробных площадей и эколого-топографических профилей, охватывающая многообразие лесорастительных условий и представительство всех лесообразующих видов. Это дало возможность получить и проанализировать значительный объем фактического материала. Были охарактеризованы эколого-биологические особенности древесных пород-лесообразователей и динамика возобновительных процессов во взаимосвязи со спецификой лесорастительных условий.

По итогам 30-летних наблюдений выявлен ряд закономерностей, позволяющих составить более полное представление о характере и направленности лесовозобновительных процессов, оценить значение различных факторов в динамике лесной растительности, обосновать прогноз сукцессионных смен состава и качества лесов.

Отдавая дань глубокого уважения доктору биологических наук, профессору Ю.З.Кулагину, положившему начало изучению обсуждаемой проблемы, авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам, принимавшим участие в изучении естественного возобновления, флоры и растительности этого интересного и своеобразного природного объекта Башкирского Предуралья.

Авторы длительное время сотрудничали с лесоводами Б.Ф.Окишевым, Н.И.Мушинской (Кем), О.Б.Горюхиным, почвоведом А.Х.Мукатановым, энтомологом В.В.Шепелевичем, геоботаником Н.И.Федоровым. Неоценимую помощь в полевых исследованиях в различные годы оказали сотрудники лаборатории лесоведения Э.М.Яфаев, Н.П.Федоренко, Л.Т.Кужлев, Н.Г.Кужлева, Р.Х.Гиниятуллин, И.Р.Кагарманов, Р.В.Уразгильдин, Г.А.Зайцев.

Представляемые вниманию читателя материалы могут стать полезными для углубления представлений о характере и направленности естественных лесовозобновительных процессов и оказаться интересными для специалистов в области лесоведения, практического лесоводства, экологии, охраны окружающей среды, ботаников и студентов вузов биологических специальностей.

1

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ УФИМСКОГО ПЛАТО

Уфимское лесное плато имеет общую площадь около 1 млн га и своей северной оконечностью заходит на территорию Свердловской и Пермской областей (рис. 1). В пределах Республики Башкортостан его площадь более 600 тыс.га, из них покрыто лесом 585 тыс.га, или 74,9% [Рябчинский, 1961 а,б, 1962; Левицкий, Письмеров, 1962, 1963]. Восточную границу Уфимского плато принято проводить по линии: Метели – Ярославка – Тастуба – Урмантау, западную: Кашкино – Байки – Мрясимово – Седяш – Бедеева Поляна – Красная Горка, которые смыкаются в районе хребта Каратау, относящегося уже к Южно-Уральской горной системе [Мукатанов,1992]. Протяженность Уфимского плато с запада на восток 60–80 км, с юга на север (на территории республики) 100–115 км. Крайняя западная точка плато $56^0$23’ в.д., восточная – $57^0$00’ в.д., южная – $55^0$12’ с.ш., северная – $56^0$20’ с.ш. Плато долиной р.Уфы рассекается на две неравные части: меньшую западную правобережную (около 20%) и большую восточную левобережную, которая, в свою очередь, разделяется на две примерно равные части долиной р.Юрюзань, впадающей в р.Уфу. Кроме того, в районе Уфимского плато р.Уфа принимает с правого берега р.Тюй и р.Сарс, сливающихся перед самым их впадением, левобережный приток р.Ай. Остальные немногочисленные реки малые, часто исчезающие, с постоянным водотоком только в весеннее время (Яман-Елга и более мелкие – Ургуш, Айдос, Сюньда, Атерь и многие другие).

Уфимское плато имеет общий уклон к западу. На правобережье абсолютные высоты вершин увалов 310–320 м над ур.м., в приречной левобережной части – 370–380 м и на восточной окраине плато – 460–520 м. Плато в среднем возвышается над окружающей местностью на 150–200 м. На территории плато глубина вреза (от вершины увалов до днищ логов и долин) может достигать 250 м. Расчлененность рельефа в целом 2–2,5 км/км^2, она выше по окраинам плато и

особенно в приречной полосе, меньше в центральной части, где рельеф более спокойный и склоны положе [Письмеров, 1973; Гарифуллин, Ивонина и др.,1976]. В приречной же части распространены склоны с крутизной 40–45^0, а ландшафты носят ярко выраженный горный (полугорный) характер. Причем, как отмечает А.В.Письмеров [1971], «гористость» на Уфимском плато выражена сильнее, чем в типичной среднегорной части Южного Урала, где при больших абсолютных отметках рельеф имеет более спокойный характер. В целом по Уфимскому плато около 60% площади приходятся на склоны с крутизной более 8^0 [Письмеров, 1964], в приречной части таких площадей уже около 70%.

Возникшее около 250 млн лет назад Уфимское плато, благодаря мощному кристаллическому фундаменту, не подверглось перестройкам Уральской горной страны, а свой низкогорный характер приобрело исключительно за счет денудационных процессов [Мукатанов, 1992]. Плато сложено легкокарстующимися сакмаро-артинскими известняками и отчасти известковидными доломитами, на западе также кунгурскими гипсами, известняками и доломитами [Кадильникова, 1967; Ишкузина, Смирнова, Абзалов, 1977]. Эти породы часто кремнистые [Абдрахманов, 1993], а на отдельных участках сильно фосфоритизированы, вплоть до пластовых фосфоритов [Вахрушев, 1960]. Поверх этих пород в большинстве случаев развит маломощный элювио-делювий из хрящеватых глин и тяжелых суглинков, чаще всего сильно карбонатных, но в центральной части плато по правобережью р. Юрюзань во многих местах коренные породы перекрыты третичными (пермскими) бескарбонатными глинами, которые встречаются изредка и в других частях плато [Вахрушев, 1960]. По днищам долин и логов мощные аллювиально-делювиальные отложения, древние карстовые депрессии заполнены континентальными осадками (глины, пески, галечники) олигоцена и неогена [Ишкузина, Смирнова, Абзалов, 1977]. Современные поверхностные карстовые проявления редки, но глубинные активны до сего времени, отмечаются случаи «исчезновения» рек, сток которых переходит из поверхностного в подземный. В конце 60-х годов, в частности, такой рекой стала Ясюньга, впадающая в р.Уфу в районе пос. Октябрьский.

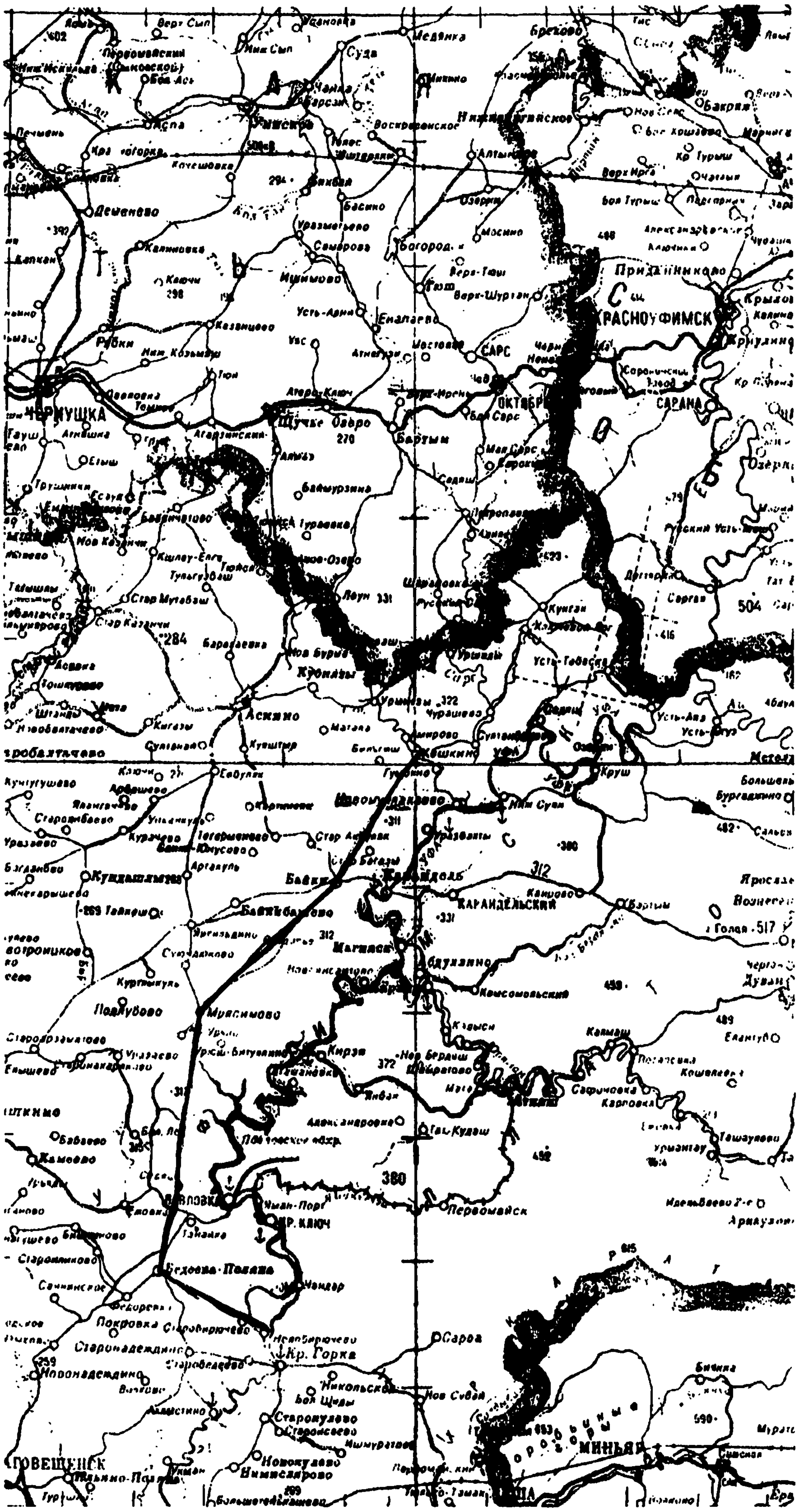


Рис. 1. Карта района исследований

Высокая водопроницаемость подстилающих горных пород, их сильная трещиноватость создают условия высокой дренированности всей территории Уфимского плато с его редкой сетью поверхностнотекущих рек и ручьев, а разгрузка стоков идет в нижнепермский (артинский) водоносный слой, дренируемый глубоковрезанными долинами крупных и средних рек. Часто встречаются крупные ключевые источники, например – Красный Ключ и Сарва [Письмеров, 1973а; Балков, 1977; Муратов, 1981, 1989; Абдрахманов, 1993].

Климат Уфимского плато умеренно прохладный (сумма положительных температур 1900–2200^{0}С; выше +5^{0}С – 1600–2100^{0}С; выше 10^{0}С – 1500–1800^{0}С; выше 15^{0}С – 800–1150^{0}С), влажный (осадков в среднем 574 мм, за летние месяцы – 197 мм, за весь теплый период – 250–300 мм) [Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР, 1976]. Гидротермический коэффициент (по Селянинову) изменяется от 1,4 до 1,8. Средние данные температур и осадков по месяцам приведены в табл. 1 (метеостанция Караидель, данные 1945–1993 гг.). Самый холодный месяц – январь, а теплый – июль. Среднемесячные температуры положительны 7 месяцев в году, но безморозный период в среднем всего 113 дней, по годам до 151 (1987 г.). С.Ф.Курнаев [1958] относил Уфимское плато к самому холодному району хвойно-широколиственных лесов, однако приводимые им данные значительно отличаются от официальных, в частности представленных в издании «Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР» [1976] и обзорах Уфимской гидрометобсерватории за 1979–1996 гг. В связи с сильной изрезанностью рельефа на Уфимском плато четко выражено явление температурной инверсии, когда наиболее холодными являются узкие лога и нижние трети склонов, а самыми теплыми – верхние трети склонов и плато. Это влияет на формирование типов леса и успешность возобновления [Письмеров, 1964; Муратов, 1981]. Однако арктические зимы, последние из которых отмечены в сезоны 1968–1969 и 1979–1980 гг., значительно повреждают насаждения широколиственных пород деревьев, особенно дуба и клена, на склонах всех экспозиций и на плато. Самые сильные морозы в – 40–45^{0}С регулярно повторяются из года в год и чаще всего в декабре и январе, реже в феврале. В теплые зимы иногда самыми морозными бывают мартовские ночи во время продолжительных антициклонов (температурный минимум зимы 1980/81 г. в -34,7^{0}С отмечен 15 марта).

Таблица 1

Среднемесячные температуры (t^0 С) и осадки (мм)

Показатель	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура	-14,8	-14,0	-7,3	3,2	11,3	14,5	18,2	15,7	10,2	2,5	-5,9	-12,1
Осадки	32	24	26	33	47	56	79	62	66	65	46	38

В 1961 г. в связи с заполнением чаши Павловского водохранилища пойма и береговые склоны увалов были залиты до отметки 139 м (140 м в верховьях). Водохранилище постоянного уровня протянулось в среднем течении р. Уфы от пос. Павловка до пос. Новомуллакаево, что составляет более 120 км. В настоящее время склоновые леса спускаются непосредственно до уреза воды. Лишь в небольшой степени проявляется краевой эффект в виде усиленного возобновления, большего количества кустарников, поселения ив, ольхи серой непосредственно у уреза воды. Волновая переработка берегов небольшая, наблюдается в основном в местах выходов пермских глин.

Из-за влияния водохранилища чаще стали туманы, особенно в осенний период до ледостава, безморозный период также увеличился в основном за счет осени. Рассмотрение характеристик климата за период 1960–1992 гг. показало значительное (до 1^0С) увеличение до +2,1 5^0С среднегодовой температуры воздуха при сохранении среднего количества осадков, равного 564 мм [Жданова, Лапиков, 1998]. Но следует учесть, что это проявляется на фоне общемирового потепления климата.

2

ИССЛЕДОВАНИЯ ЛЕСОВ УФИМСКОГО ПЛАТО (обзор публикаций)

Уфимское плато, как интереснейший природный объект, издавна привлекал внимание исследователей: лесоводов, лесоведов, ботаников, экологов. Каждая уральская школа внесла вклад в исследование лесов Уфимского плато, где в наиболее сложной из-за богатства лесообразующих пород и разнообразия условий произрастания лесной обстановке ученые «оттачивали» свои знания, которые впоследствии позволяли им решать многочисленные задачи в более просто устроенных лесах.

Наиболее ранней, известной нам, работой по лесоводству на Уфимском плато является публикация В.Н.Быстрова [1938], в которой автор дал характеристику естественного возобновления под пологом лесов запретной полосы среднего и нижнего течения р. Уфы. В 1941–1945 гг. Башкирская лесная опытная станция ВНИИЛМ, сотрудником которой являлся В.Н.Быстров, была законсервирована. Научные исследования лесов Уфимского плато были возобновлены в середине пятидесятых годов и проводились в центральной части плато, ставшего к этому времени основной базой лесозаготовок в регионе. Концентрированные рубки с использованием механизмов остро поставили проблему восстановления елово-пихтовых лесов из-за повсеместного облесения вырубок лиственными породами – березой, липой, осиной. К 1980 г. елово-пихтовые насаждения занимали на Уфимском плато всего 23% площадей, а мягколиственные – около 63% [Чурагулов, Рябчинский, 1980]. Первоначально оценивались результаты самозарастания концентрированных вырубок, заготовка леса на которых проводилась в 30–40-х годах [Сахарова, 1954, 1958; Сахарова, Письмеров, 1961; Левицкий, Царегородцев, 1962; и др.], были испытаны и оценены различные технологии таких рубок с целью сохранения подроста древесных пород [Левицкий, 1962; Пись-

меров, 1962; Ханбеков, 1973]. В процессе исследований были составлены классификация и даны лесоводственные характеристики типов леса на Уфимском плато [Левицкий, 1962; Левицкий, Письмеров, 1962, 1963; Письмеров, 1964, 1967, 1971, 1973; Чурагулов, Рябчинский, 1980], установлены закономерности естественного возобновления, семеношения главного лесообразователя – ели [Сахарова, 1964, 1974]. Изучение площадей концентрированных вырубок показало, что происходит редукция разнообразия лесорастительных условий. При различных способах рубок и очистки лесосек формируются всего три типа вырубок: вейниковый (основные площади); кипрейно-паловый на тех же площадях, но с огневой очисткой лесосек; и, наконец, злаково-широкотравный, характерный только для днищ логов [Левицкий, Письмеров, 1961, 1962 а,б; Письмеров, 1962]. Многолетние исследования позволили сделать вывод, что сплошно-лесосечные рубки даже с сохранением подроста не соответствуют природе неморальных типов леса, на долю которых приходится до 70% площади Уфимского плато [Письмеров, Рябчинский, Ханбеков, 1973]. Были заложены опытные делянки по применению различных видов несплошных рубок, в дальнейшем показавшие высокую экономическую и лесоводственную эффективность в связи с большей сохранностью подроста предварительного возобновления при разработке лесосек и лучшей выживаемостью его благодаря небольшим изменениям среды произрастания [Рябчинский, Положенцев, 1964, 1973; Письмеров, Рябчинский, Ханбеков, 1973; Рябчинский, Возяков, 1974; Возяков, 1974 а, б; 1978]. Как меры содействия естественному лесовозобновительному процессу при облесении вырубок различных типов изучались оставление семенных деревьев, подсев семян и, наконец, в случаях сплошного задернения вырубок различные способы создания лесных культур [Левицкий, 1961 а, б, в; Левицкий, Письмеров. 1962; Письмеров, Халфина, 1965; Письмеров, Усманов, 1965 а, б; Усманов, 1965].

Еще при исследованиях возобновления естественных лесов и зарастания вырубок сотрудниками БЛОС было начато изучение изменений почв, связанных с их инфильтрационными свойствами [Письмеров, 1964, 1970]. Это послужило основой для развертывания работ по изучению водорегулирующих свойств лесов на Уфимском плато в конце 60-х годов. Проведенные исследования показали высокую роль лесов в предотвращении поверхностного стока во время весеннего снеготаяния и ливневых осадков в летнее время. В то же время

было показано, что значительный поверхностный сток наблюдается на волоках, что вырубки, расположенные выше по склону, ухудшают водорегулирующие свойства лесных почв за счет плоскостной эрозии и кольматирующего эффекта [Письмеров, Ханбеков, 1971 а, б; Исаев, Муратов, Ханбеков, 1973; Муратов, 1981; Чурагулов, Муратов, Яскевич, 1981; Чурагулов, 1999]. Было установлено, что водорегулирующие функции при зарастании вырубок быстрее восстанавливаются на пологих до 10–15^0 склонах, чем на крутых в 25–30^0 [Ханбеков, Письмеров, 1973]. Многолетние исследования водорегулирующих свойств лесов Уфимского плато, в том числе и на стационаре при изучении небольшого водосборного бассейна, позволили установить, что: во-первых, леса Уфимского плато в целом питают артинский водоносный горизонт; во-вторых, здесь недопустимы сплошные концентрированные рубки; в-третьих, леса этого района требуют перевода в режим водоохранных на всей площади [Письмеров, 1973; Муратов, 1980, 1981, 1989]. Тем самым с других позиций было показано, что в лесах Уфимского плато нельзя применять сплошные концентрированные рубки.

Изучение лесов северной части Уфимского плато в пределах Свердловской и Пермской областей началось с широкомасштабного изучения хвойных лесов Урала, предпринятого в конце 40-х – начале 50-х годов под руководством П.Л.Горчаковского [1954, 1956, 1959]. Были выявлены основные типы еловых, пихтовых и сосновых лесов, закономерности их возобновления, флористический состав травяно-мохового покрова. Дальнейшими исследованиями были уточнены закономерности естественного лесовозобновительного процесса в сосняках водоохранной полосы р.Уфы [Клинцов, 1956], особенности строения древостоев елово-пихтовых насаждений в зависимости от типа леса и возраста [Лесков, 1956]. Углубленные исследования водоохранно-защитных лесов северной части Уфимского плато проводились лабораторией лесоведения Института биологии Уральского филиала АН СССР с конца 50-х годов. Для этой части Уфимского плато были составлены типологии лесов [Зубарева, 1973], вырубок, изучено восстановление коренных типов леса [Зубарева, 1968а,б]. Е.П.Смолоногов ым в результате многолетнего изучения закономерностей естественного возобновления под пологом широколиственно-темнохвойных лесов и динамики древостоев была предложена оригинальная схема циклического возрастного развития коренных пихтоельников. Согласно этой схеме, выделяются три периода и семь

стадий развития древостоев, охватывающие цикл в 180–200 лет, причем обычно представлены три поколения – каждое с возрастом, различающимся не более чем на 40 лет, и, как правило, с разрывом между поколениями также около 40 лет. По мере распада наиболее старшего поколения хвойного древостоя господствующее положение занимают деревья следующего, а образующиеся «окна» полога древостоя и прогалины служат местом поселения и интенсивного роста молодых поколений деревьев. Для каждой стадии развития древостоя дается характеристика его состава и возобновления [Смолоногов, 1956, 1959, 1970, 1971, 1972]. Изучение вырубок 1900–1931 гг. позволило не только оценить динамику восстановления коренных типов леса [Теринов, 1970а, 1972], но и объяснить широкое представительство пихтачей хозяйственной деятельностью человека [Теринов, 1970б]. Во всех типах леса исключительна роль предварительного возобновления хвойных пород, только при сохранении которого возможно формирование хвойных и смешанных молодняков после вырубок коренных насаждений [Смолоногов, 1956; Зубарева, 1968 а, б; Теринов, 1970а, 1972; Исаева, Луганский, 1975; Исаев, 1998].

Одним из центров изучения лесов Башкирской части Уфимского плато был Институт биологии БФАН СССР, где лесоводственные исследования проводились в лабораториях растительных ресурсов и физиологии древесных растений. Известны публикации Б.И.Федорако [1963, 1965] о ельниках Предуралья и зимостойкости широколиственных пород деревьев, Л.И.Сергеева и Г.В.Попова [1973] о проблемах лесоводства в связи с усыханием дубняков после арктической зимы 1968\69 г., когда в той или иной степени были повреждены насаждения всех широколиственных пород деревьев. Г.В.Поповым была проведена большая работа по истории освоения лесных площадей [1973], географии распространения древесных пород [1974а, 1981], эндемичной и реликтовой лесной флоре [1971], распространению и производительности ельников, пихтачей и сосняков в регионе [1974б, 1975, 1980]. Уфимское плато признано одним из рефугиумов неморальной флоры в ледниковый период [Попов, 1969, 1971, 1980]. Однако интенсификация исследований лесов на Уфимском плато связана с организацией в 1970 г. в составе Института биологии Башкирского филиала АН СССР лаборатории лесоведения под руководством профессора Ю.З.Кулагина. Первоначально были продолжены исследования водного режима главных лесообразователей Уфимского плато – ели и пихты – в связи с их зимостойкостью, заморозко-

устойчивостью и засухоустойчивостью на вырубках [Окишев, 1969, 1970а,б, 1972, 1973; Ю.Кулагин, 1970; Ю.Кулагин, Окишев, Яфаев, 1971], затем изучены некоторые показатели устойчивости в первый год жизни сеянцев липы и клена [Кем, 1974а,б], сосны и лиственницы [Баталов, Мартьянов, Горюхин, 1982]. Одновременно с этим в лаборатории осуществлялась программа по изучению естественного подпологового возобновления древесных пород в лесах водоохранно-защитной полосы р.Уфы, была разработана оригинальная схема классификации лесов [Ю.Кулагин, 1978а]. На лесотипологической основе с учетом строения травяно-мохового покрова в коренных и производных насаждениях проанализированы закономерности естественного возобновления ели и пихты [Окишев,1970в, 1975, 1978, 1981, 1987; Окишев, Мартьянов, 1974], сосны и лиственницы [Мартьянов, 1975, 1981, 1983; Баталов, Мартьянов, 1978], широколиственных пород [Кем, 1975; Баталов, 1981; Мушинская, 1997а], поселения ив на островах Павловского водохранилища [А.Кулагин, 1981]. Как способ ликвидации бесхвойной стадии в развитии лесов после рубок рассмотрена способность лесных культур к самовозобновлению [Мартьянов, Баталов, 1980]. В ряде публикаций изучены вопросы взаимоотношения хвойных лесообразователей друг с другом и с широколиственными породами [Ю.Кулагин, Окишев, 1975; Ю.Кулагин, Окишев, Яфаев, 1973; Ю.Кулагин, 1975а, 1978б; Баталов, Мартьянов, 1986; Баталов, Мартьянов и др., 1978; Мартьянов, 1996; Мартьянов, Баталов, А.Кулагин, 1999], влияние многолетней почвенной мерзлоты на возобновление и производительность лесов водоохранно-защитной полосы р.Уфы [Окишев, 1974; Ю.Кулагин, 1976]. На основе созданной классификации лесов, изучения естественного возобновления и строения древостоев были очерчены экологические ареалы пород-лесообразователей, обоснована концепция видоспецифичности ареалов лесных деревьев [Ю.Кулагин, 1978а, 1979]. В лаборатории проведены исследования начальных этапов онтогенеза пород деревьев [Мартьянов, 1978, 1987, 1996, 1997], основанные на описанной Ю.З.Кулагиным [1984, 1985] периодизации онтогенеза и системы адаптаций по его защите. Изучение закономерностей цветения и семеношения лесных деревьев первоначально было начато для липы [Кем, 1974а, 1978] и клена [Мушинская, 1976, 1977, 1997б; Мушинская, Баталов, Мартьянов, 1978], для них были выявлены критические периоды, во время которых при неблагоприятных условиях наиболее вероятны прерывания процесса семенного размножения

[Ю.Кулагин, Мушинская, 1982, 1984]. С 1975 г. исследования были сосредоточены на хвойных деревьях, для чего был заложен ряд постоянных пробных площадей в приспевающих и спелых насаждениях. Опубликованы материалы о качестве семян пихты [Горюхин, 1983, 1985], о структуре семеносящих древостоев хвойных пород [Баталов, Мартьянов, Горюхин, 1985], взаимосвязи семеношения с радиальными приростами ствола [Мартьянов, Баталов, 1987, 1990], дан обзор семеношения хвойных пород с 1975 по 1996 год [Мартьянов, 1997]. Интересные материалы получены при изучении семеношения тонкомера ели и пихты на вырубках центральной части Уфимского плато [Окишев, Пугачев, 1980, 1983, 1985; Окишев, 1982].

Селекционно-лесоводственные и генетические исследования лесообразователей Уфимского плато проводились начиная с 60-х годов. Во-первых, это были исследования в Предуралье как зоне интрогрессивной гибридизации двух видов – елей европейской и сибирской. Было показано, что ель Предуралья, на Уфимском плато в частности, следует относить к ели сибирской и считать уральской вариацией этого вида [Некрасов, 1966; Мамаев, 1973; П.Попов, 1974, 1975]. В последующем этот вывод был подтвержден на генетическом уровне [Путенихин, 1995, 1997, 2000; Фарукшина, Путенихин, Бахтиярова, 1997], а Уфимское плато, отличающееся наибольшим разнообразием форм ели, признано плейстоценовым рефугиумом этого вида [Путенихин, 1997, 2000]. Подобные работы по сосне обыкновенной проводились также начиная с 60-х годов по программе выявления плюсовых деревьев и насаждений [Хазиагаев, 1970, 1973, 1974, 1981] и были продолжены в 80-х годах с привлечением новых методов. Было показано, что насаждения сосны на Уфимском плато относятся к двум популяциям – в западной части к Бельско-Камско-Уфимской, в восточной – тяготеют к горным популяциям этого вида [Путенихин, 1995, 2000].

Лиственница Сукачева на Уфимском плато занимает в географическом плане обособленное положение – расстояние до ближайших популяций этого вида более 100 км. Развитие насаждений здесь уже длительное время идет в небольших изолятах, и поэтому здешняя популяция фенотипически бедна, что подтверждается и анализом хемогрупп монотерпенов и изоферментов [Путенихин, 1986, 1990, 1993, 1995, 2000; Тимерьянов, 1993; Шигапов, Путенихин и др., 1998; Putenikhin, Martinsson, 1995]. Кроме исследований хвойных следует упомянуть и эколого-селекционные работы по березе

[Ганиев, 2000], клену остролистному [Садыков, 2000] и видам ивовых [Шабуров, 1963, 1970; А.Кулагин, 1981].

Своеобразие лесной растительности и флоры Уфимского плато издавна привлекало исследователей. Именно здесь отмечены местообитания многих редких видов растений, особенно из семейства орхидных [Определитель растений Башкирской АССР, 1966; Определитель высших растений Башкирской АССР, 1988, 1989], здесь за последние десятилетия обнаружены местообитания новых для Республики Башкортостан видов: лука-черемши, калипсо луковичной [Попов, 1980; Мулдашев, 1998; Мартьянов, Баталов и др., 1999]. Уникальность флоры, состав реликтовой флоры, проблемы охраны редких и исчезающих видов растений обсуждались неоднократно [Ю.Кулагин, Окишев и др., 1978; Попов, 1980; Смирнова, Бублиенко, 1980; Ю.Кулагин, Баталов и др., 1982; Мартьянов, Баталов и др., 1996, 1999; Мулдашев, 1998а, б]. Для лесов Уфимского плато выявлена дендрофлора [Попов, 1974, 1975, 1981; А.Кулагин, 1983; Мулдашев, 1998а, б], составлена карта распространения древесных видов на основе квартальной сети [Попов, 1981], учтены пищевые ресурсы лесов [Зигангиров, 1974]. Геоботанические описания лесов Уфимского плато включены в сводки по синтаксономии лесов Южного Урала [Соломещ, Григорьев, Алимбекова, 1992; Соломещ, Григорьев и др., 1993].

3

ЭКОЛОГО-ЛЕСОВОДСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИУФИМСКОГО НИЗКОГОРНОГО ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНОГО РАЙОНА

3.1. Природное зонирование и районирование Уфимского плато

Территории, занятые широколиственно-хвойными лесами, традиционно относят к лесной зоне, в отличие от территории широколиственных лесов, которые часто зонируются как лесостепные. Этот момент четко определен в зонировании лесов подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов и в лесорастительном районировании СССР, выполненных С.Ф.Курнаевым [1958, 1973]. Ранее при зонировании территории республики также все правобережье нижнего течения р.Белой, в том числе и Уфимское плато, относили к лесной зоне [Тахаев, 1959; Тайчинов, 1960; Тайчинов, Гарифуллин, Курчеев, 1963; Кадильников, 1967].Однако при крупномасштабном районировании территории СССР все Предуралье вплоть до западных предгорий Южного Урала целиком было отнесено к Заволжской провинции лесостепной зоны, и поэтому начиная с работы С.Н.Тайчинова [1973], разрабатывавшего вопросы агропочвенного районирования в республике, к лесной зоне стали относить лишь горную часть. Этому способствовало два обстоятельства: во-первых, наибольшая разработанность агропочвенного районирования, принятого в качестве основы для выделения зон ведения сельского хозяйства в регионе, во-вторых, современный лесостепной характер ландшафтов правобережья из-за интенсивного сельскохозяйственного освоения ранее лесных площадей, когда лесные ландшафты сохра-

нились на значительных площадях лишь на севере правобережья (Аскинский район) и на левобережье (р.Уфа) Уфимского плато. Такое зонирование принято в фундаментальном труде «Почвы Башкортостана» [Хазиев, Мукатанов и др., 1995], ряде работ А.Х.Мукатанова [1993, 1994], однако он уже в этих работах оговаривается, что правобережье нижнего течения р.Белой и Уфимское плато следует относить к лесной зоне как по климатическим показателям, так и по преобладающим почвам. В последних работах, касающихся районирования почвенного покрова [Мукатанов, 1999] и почвенно-лесорастительного районирования в объеме провинций [Мукатанов, Мартьянов, Соломещ, 2000], восстановлено отнесение Бельского правобережья и Уфимского плато к лесной зоне.

Выделение территории Уфимского плато в самостоятельный район очевидно практически при любом виде природного районирования. Уже гипсометрическое и орографическое районирование четко отделяет Уфимское плато от окружающих территорий [Кадильников, Тайчинов, 1973], что подтверждается своеобразием почвообразующих пород и их геохимией [Вахрушев, 1960; Кадильников, Тайчинов, 1973], своеобразием карстовых процессов [Кудряшов, 1981], гидрологии [Балков, 1977], почвенного покрова [Мукатанов, 1993, 1994, 1999;Хазиев, Мукатанов и др., 1995]. В различных вариантах физико-географического районирования учитывается это своеобразие Уфимского плато, которое выделяется в отдельный природный район [Кадильников, Кадильникова и др., 1964; Кадильникова, 1967; Ишкузина, Смирнова, Абзалов, 1977]. Отличия флоры и растительности также хорошо выражены, что отражается в выделении Уфимского плато в самостоятельный район при ботанико-географическом [Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941; Котов, 1966; Кадильников, Тайчинов, 1973; Кадильников, 1974; Кучеров, Мулдашев, Галеева, 1987; Горчаковский, 1998] и геоботаническом [Жудова, 1986] природных районированиях. При районировании лесов и лесного хозяйства республики территория Уфимского плато также выделяется в отдельные лесорастительный, лесотаксационный и лесоэкономический районы [Рябчинский, 1961а, б; Шестаков, 1975; Система рекомендаций ..., 1976].

Большинство исследователей, проводивших зонирование и районирование территории республики, выделяют Уфимское плато в самостоятельную природную категорию без деления на более мелкие единицы. Однако накопился целый ряд данных о неоднороднос-

ти природных условий плато, что, в частности, выражается в неоднородности климата [Агроклиматические ресурсы ..., 1967], гидрологии [Балков, 1977]; рельефа [Письмеров, 1967; Максютов, 1974], почвообразующих пород [Вахрушев, 1960], распространении лесообразователей [Попов, 1981], флористическом и типологическом своеобразии различных районов Уфимского плато [Письмеров, 1971; Ишкузина, Смирнова, Абзалов, 1977; Ю.Кулагин, Окишев и др., 1978; Мартьянов, Баталов и др., 1996]. В различных вариантах природного районирования на Уфимском плато выделяется от двух до четырех подрайонов. Не вдаваясь в подробности районирования в целом, укажем, что все исследователи обязательно выделяли Приуфимскую часть плато [Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1948; Вахрушев, 1960; Левицкий, Письмеров, 1963; Письмеров, 1971; Максютов, 1974; Агроклиматические ресурсы..., 1976; Балков, 1977; Ишкузина, Смирнова, Абзалов, 1977; Мартьянов, Баталов и др., 1996], которую предлагается назвать Приуфимским низкогорным районом [Абдулов, Ю.Кулагин, 1975; Ю.Кулагин, Окишев и др., 1978].

В целом Уфимское плато, особенно его Приуфимская часть, наиболее богатый по набору лесообразователей, разнообразию лесорастительных условий, типам леса лесной район Республики Башкортостан, что послужило причиной считать его центральным связующим звеном в схеме климаэкотопов Южного Урала [Ю.Кулагин, 1983].

3.2. Лесорастительные условия Приуфимского низкогорного района

К началу наших исследовательских работ уже существовали две достаточно подробно разработанные типологии водоохранно-защитных лесов Уфимского плато, созданные для водоохранно-защитной полосы северной части плато лабораторией лесоведения Института экологии растений и животных УФАН СССР [характеристику см.: Зубарева, 1973] и для лесов центральной части плато – Башкирской лесной опытной станции ВНИИЛМ [характеристику см.: Левицкий, Письмеров, 1962; Письмеров, 1967]. Тем не менее решено было создавать новую классификацию типов леса. Это было связано, во-первых, с замечаниями самих авторов вышеприведенных типологий о значительных отличиях приречной части по на-

бору лесообразователей и иному характеру геоморфологии. Во-вторых, уже в первый год работы (1971) было открыто явление многолетней почвенной мерзлоты (промерзание элювио-делювия известняка на глубине 4–5 м и глубже открыто при подготовке строительства Павловского водохранилища [Лыкошин, 1952]), и хотя еще была не ясна масштабность этого явления, очевидной являлась необходимость учета его в типологии. В-третьих, в разработанных типологиях не учитывались или слабо учитывались насаждения сосны и лиственницы, которые в районе наших исследований занимают значительные площади. В-четвертых, совершенно очевидной являлась большая роль широколиственных пород деревьев в сложении лесов Приуфимского низкогорного района, что отличает его от северной и центральной частей плато. В-пятых, создание и заполнение начиная с 1961 г. Павловского водохранилища, когда затопленными оказались пойменные земли и нижние части склонов, обусловили (даже без учета климатических изменений) формирование новой лесорастительной обстановки, а значительный приток туристов и стационарно отдыхающих повысил рекреационную и антропогенную нагрузку на леса водоохранно-защитной полосы. Эти обстоятельства и легли в основу решения о построении типологии лесорастительных условий (ЛРУ), а не коренных лесов. При этом схему типов ЛРУ было решено строить из ординационных рядов, применяя принцип центрального звена – такой единицы классификации лесорастительных условий, которая могла быть встроена во все выделяемые ряды. Так как на Уфимском плоскогорье, сильно расчлененном к настоящему времени эрозионно-карстовыми процессами и процессами денудации, имеется целая гамма переходов от ровных возвышенных участков до речных пойм, то целесообразно было использовать при выделении типов ЛРУ геоморфологический принцип, как, например, на Дальнем Востоке и Урале [Колесников, Зубарева, Смолоногов, 1973].

Было выделено 14 типов лесорастительных условий, фитоиндикаторами которых послужили доминирующие виды травяно-мохового покрова (сныть обыкновенная, лабазник вязолистный, напочвенные зеленые лесные мхи), подлеска (чилига или карагана кустарниковая), древостоя (липа сердцелистная) и виды-детерминаторы повышенного плодородия почв (щитовник мужской, крапива двудомная), повышенной инсолируемости и повышенной сухости почв (папоротник орляк, осока большехвостая, коротконожка перистая),

устойчивого почвенного увлажнения и затененности (хвощ лесной, кислица обыкновенная, голокучник трехраздельный), охлажденности и в связи с этим повышенной увлажняемости почв (сфагнум волосистолистный, зигаденус сибирский).

В водоохранно-защитной полосе Уфимского плато целесообразно выделить три формы рельефа на возвышенных водораздельных местоположениях: 1) узкие (менее 100 м) плато, 2) широкие плато и 3) верховья логов, представленные обычно серией постепенно сливающихся карстовых воронок, часто заполненных щебнисто-глыбистым и глинистым делювио-элювием известняка. Узкие плато – это перемычки между соседними логами; они имеют выпуклую поверхность и характеризуются маломощными почвами, развитыми на плитняковом элювии известняка. Периодическое, во время летних засух, иссушение этих почв связано не только с их малой влагоемкостью и отсутствием каких-либо, дополнительно к атмосферному, источников увлажнения, но и с открытостью иссушающим факторам – солнечным лучам и ветру. Уклон поверхности узких плато незначителен и не превышает $5–10^0$. Поэтому почва не подвергается значительной плоскостной и линейной водной эрозии. Однако с увеличением крутизны на инсолируемых склонах эрозия почв становится настолько сильной, что на дневную поверхность выходит не только щебень собственно почвенных (A_1, A_2, BC) горизонтов, но и плиты, и глыбы известнякового элювия. Этот тип ЛРУ мы отличаем от предыдущего, квалифицируя его как наиболее сухой, и называем чилиговым (чил). Чилига, или карагана кустарниковая, как один из засухоустойчивых подлесочных кустарников и в то же время постоянный компонент многих лесных сообществ, наблюдаемых нами на инсолируемых крутосклонах, может быть использована при фитоиндикации данного типа ЛРУ. Однако чилига выполняет роль индикатора наиболее засушливых условий только в сочетании со значительной (более 20^0) крутизной, южной экспозицией склона и каменистостью поверхности почвы. Это обстоятельство подчеркивается потому, что чилига встречается и в предыдущем типе ЛРУ. Но в нем мы видим сплошной почвенный покров без обильных выходов щебня и более крупных обломков известняка. Поэтому в качестве фитоиндикатора узких плато используется коротконожка перистая, а данный тип ЛРУ называется коротконожково-снытевым (кн-сн). Коротконожка весьма четко своим постоянством и высоким (не менее 30%) проективным покрытием индицирует узкие плато и их перегибы в инсоли-

руемые склоны при обязательном условии – отсутствии разрушения почвы водной эрозией.

Если к чилиговому типу ЛРУ непосредственно примыкают скалы и каменистые осыпи, которые не учитываются из-за их крайней незначительности по площади, то к коротконожково-снытевому типу ЛРУ тяготеют сухие участки плато, развитые на плотных красноцветных глинах. В этом случае характер травяного покрова определяется доминированием сныти и постоянным присутствием орляка, который может быть использован в роли индикатора пониженной влагоемкости почвы и повышенной инсолируемости. Последнее обусловлено не только приуроченностью участков к возвышенному плато, но и относительно невысокой (0,6–0,7) сомкнутостью крон дубового и березового древостоев. Индикаторная роль орляка обязана не столько его засухоустойчивости, сколько повышенному светолюбию с малой теневыносливостью. В этом убеждают наблюдения за распределением и обилием орляка по типам микросреды в пределах одного и того же типа леса. По гидротермическому режиму орляково-снытевый (орл-сн) тип ЛРУ более оптимален по сравнению с чилиговым, но менее влагообеспечен, чем следующий – крупнопапоротниково-снытевый (кп-сн), который приурочен к обширным ровным плато. На широких плато почвы представлены глубокими серыми лесными суглинками, подстилаемыми плитняковым элювием известняка. Его верхние слои (мощностью до 0,5 м), как правило, представлены рыхлой белесоватой массой, плотность которой в увлажненном состоянии мала и близка к плотности лесных суглинков. Увлажненность корнеобитаемой толщи устойчивая, а плодородие почвы таково, что обеспечивает мощное разрастание сныти с постоянным присутствием щитовника мужского.

В сфере карстовых воронок, т.е. в верховьях логов, по склонам и дну ложбин с дополнительным увлажнением за счет поверхностного и внутрипочвенного подтока возникает более влажный и плодородный тип ЛРУ. Здесь появляется страусник, массово разрастаются крапива двудомная и сныть, которые мы взяли для обозначения этого типа ЛРУ. Для крапивно-снытевого (кр-сн) типа ЛРУ характерно нитрофильное высокотравье, постоянным и мощным компонентом которого является именно крапива. Необходимо отметить, что он объединяет не только участки верховий логов, но и перегибы плато в теневые склоны, при обязательном условии дополнительного их

увлажнения стоком с плато. Поэтому это обычно теневые перегибы широких, а не узких, с ограниченным водосбором, плато. Естественный комплекс крупнопапоротниково-снытевого и крапивно-снытевого типов ЛРУ широко распространен в районе наших исследований, занимая обширные территории плато.

Итак, все рассмотренные нами типы ЛРУ могут быть размещены в такой последовательности, которая весьма наглядно и четко иллюстрирует ксеротрофитизацию лесорастительных условий: крапивно-снытевый – крупнопапоротниково-снытевый – орляково-снытевый – коротконожково-снытевый – чилиговый (первый экологический ряд типов ЛРУ). От крапивно-снытевого типа легко перейти и к ряду гидротрофитизации, в котором ведущую роль играет значительно возрастающий уровень увлажнения за счет поверхностного, внутрипочвенного, грунтового стоков и, наконец, весенних паводков. В этом втором экологическом ряду типов ЛРУ следует различать, во-первых, подошвы склонов всех экспозиций, объединение в рамках хвощево-кислично-снытевого (хв-кисл-сн) типа ЛРУ, во-вторых, плоские и слабо вогнутые днища логов, объединяемые в рамках лабазниково-кислично-снытевого (лбз-кисл-сн) типа ЛРУ, и, в-третьих, поймы речек в качестве снытево-лабазникового (сн-лбз) типа. Хвощ лесной в первом случае и лабазник во втором совместно с кислицей индуцируют повышенную и устойчивую влажность почвы. В производных типах леса разрастается сныть, которая своим постоянством и доминированием свидетельствует о достаточно высоком химическом плодородии почвы. Крайнее звено ряда типов ЛРУ – снытево-лабазниковый тип – отличается весьма высоким, близким к избыточному, увлажнением и в то же время высоким плодородием благодаря аллювию. Совершенно естественно поэтому и индицирование этих условий массовым разрастанием сныти и лабазника, известных в качестве мезотрофов и гигромезофитов.

Третий экологический ряд типов ЛРУ, выделенный на геоморфологической основе, характеризуется постепенным переходом от теневых склонов к инсолируемым. В начале этого ряда стоит липняково-зеленомошный тип, приуроченный к западным и восточным склонам с глубоким суглинисто-щебнистым делювием. Устойчивая влажность почвы в сочетании со сниженной инсоляцией обеспечивают необходимые условия для разрастания влаголюбивых зеленых лесных мхов. Именно они индицируют мезофитные условия на

достаточно крутых склонах, а липа – общее повышенное плодородие почвы. При смене восточной или западной экспозиции склона на южную неизбежно усиливаются инсоляция и иссушающие атмосферные факторы, что приводит к появлению в травяном покрове осоки большехвостой. Но сохраняющаяся устойчивая почвенная влажность обеспечивает существование сплошного покрова из зеленых лесных мхов. Таким образом, осочково-зеленомошный покров, становится надежным индикатором данного (ос-зм) типа ЛРУ. Конечным звеном этого ряда гелиопсихротрофитизации, обусловленного усилением инсоляции за счет экспозиции склона, являются южные склоны с многолетней почвенной мерзлотой. Этот своеобразный фактор через усиление внутрипочвенной конденсации влаги создает благоприятные условия для влаголюбивых зеленых лесных мхов. Толщина мохового покрова на холодных почвах достигает 15–20 (30) см; характерным флористическим признаком является присутствие зигаденуса сибирского – реликта азиатского происхождения с тяготением к светлохвойным лесам, проникшим на Урал и в Предуралье в плейстоцене. Тип ЛРУ, объединяющий южные мерзлотные склоны, именуется зигаденусово-зеленомошным (зиг-зм).

Четвертый экологический ряд типов ЛРУ, поскольку он объединяет экотопы северных склонов, включая и мерзлотные, можно назвать рядом сциопсихротрофитизации. Сциофитность, обязанная затененности склонов, здесь сочетается с постепенным охлаждением почв, т.е. с их психротрофитизацией. В начале этого ряда следует поставить северные пологие и средней крутизны склоны с плодородными, серыми лесными суглинками, не испытывающими прерывистости в увлажнении. Характерно и постоянное присутствие липы в древостое, а кислицы и сныти – в травяном покрове, что дает основание использовать название этих видов при обозначении этого типа ЛРУ. За липняково-кислично-снытевым (лп-кисл-сн) типом следует более холодный и менее плодородный мелкопапоротниково-зеленомошный. Сфагново-зеленомошный (сф-зм) тип, приуроченный к северным мерзлотным склонам, резко подчеркивает экологическую специфичность данного ряда.

Поскольку в основу выделения всех типов ЛРУ положена геоморфология изученной местности, а все их 4 ряда легко стыкуются с крапивно-снытевым типом (верховья логов и теневые перегибы плато), то совершенно естественно перед нами возникает обобщенная

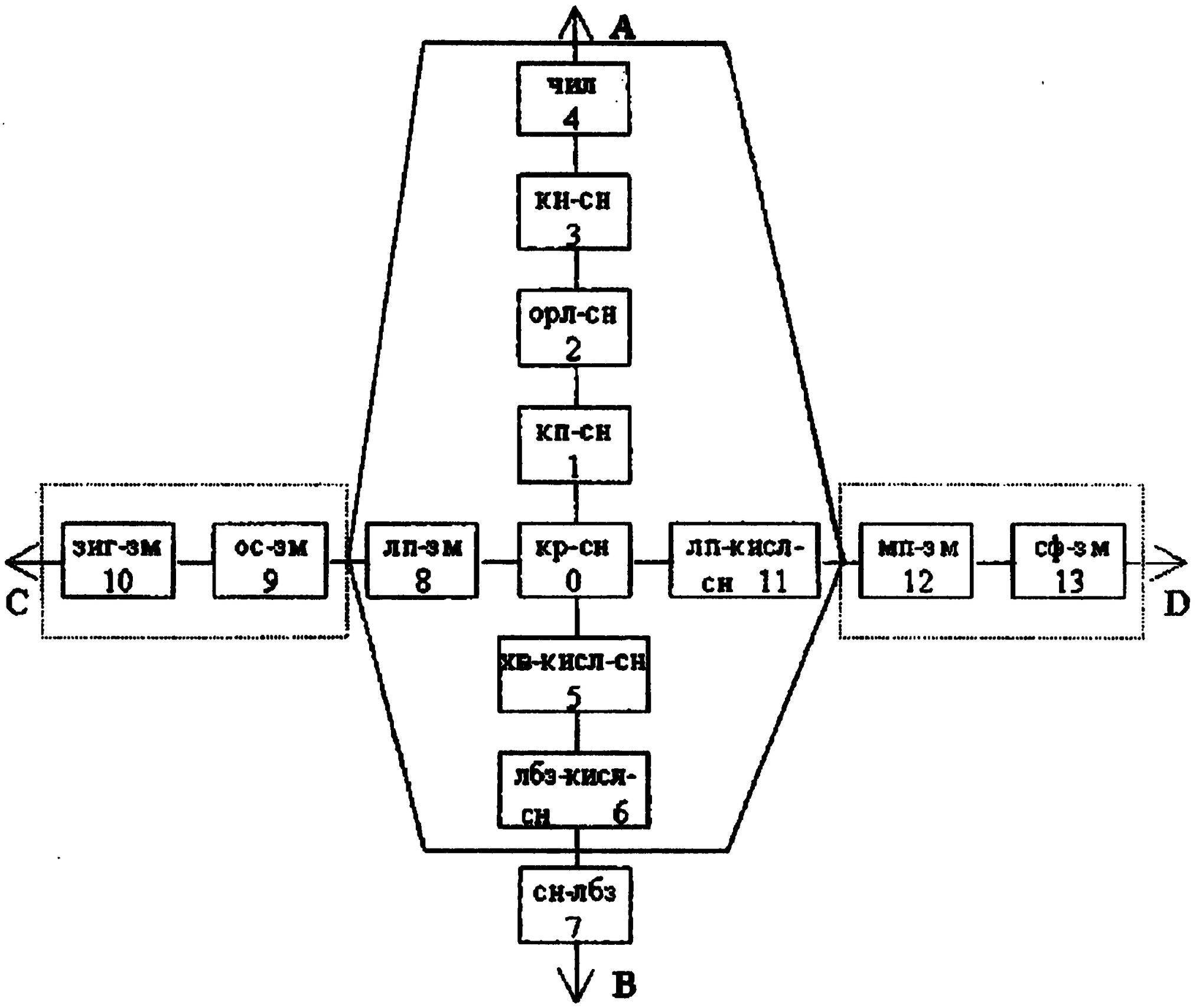
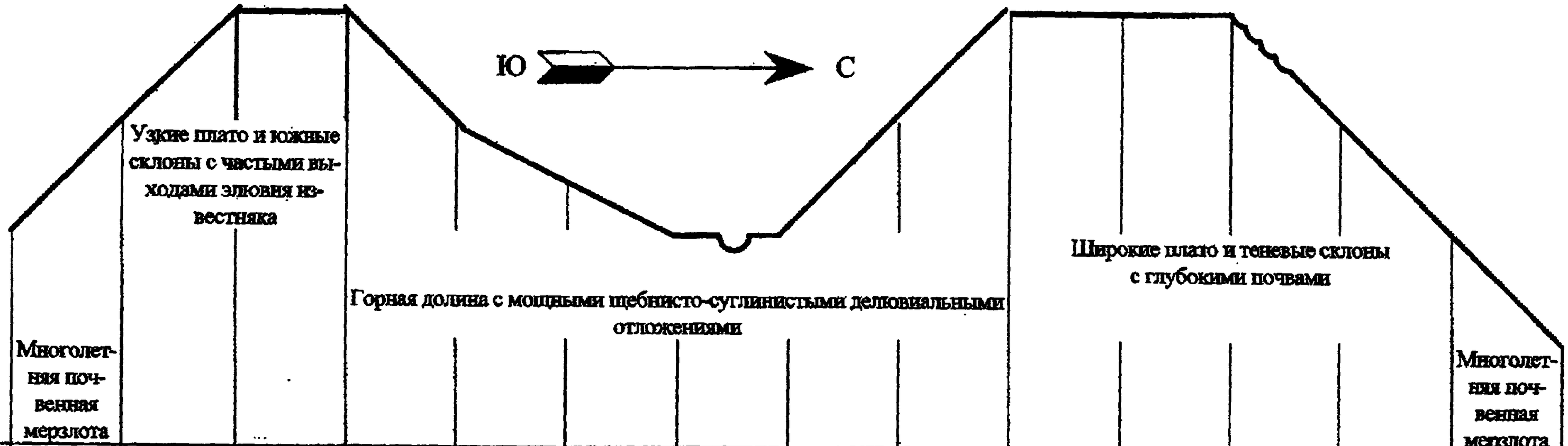


Рис.2. Обобщенная схема типов лесорастительных условий
(пояснения см. в тексте)

схема типов ЛРУ Приуфимского низкогорного лесорастительного района (рис.2).

Центральное положение крапивно-снытевого типа находит дополнительное подкрепление и в факте его пригодности для произрастания всех древесных лесообразователей благодаря устойчивому и повышенному увлажнению и плодородию почвы. В этом типе нами встречены нормально развитые деревья всех видов-лесообразователей, за исключением лишь ольхи серой. Только конкурентные взаимоотношения самосева и подроста деревьев с мощно развитым высокотравьем ограничивает число лесообразователей в этом типе ЛРУ. Отметим, что ряд ВА, включающий 8 типов лесорастительных условий, можно целиком рассматривать как ординационный ряд ксеротрофитизации, и тогда схема типов ЛРУ представляется состоящей из



	Многолетняя почвенная мерзлота														Многолетняя почвенная мерзлота
Типы ЛРУ водоохранно-защитной зоны	Зигаденусово-зеленомошный 10	Чилиговый 4	Коротконожково-снытевый 3	Липняково-кисличносныте-вый 11	Хвощево-кисличносныте-вый 5	Лабазниково-кисличносныте-вый 6	Снытево-лабазниковый 7	Осочково-зеленомошный 9	Липняково-зеленомошный 8	Орляково-снытевый 2	Крупнопапоротниково-снытевый 1	Крапивносныте-вый 0	Мелкопапоротниково-зеленомошный 12	Сфагново-зеленомошный 13
Типы коренных лесов севера Уфимского плато				Ельник сосняк липняковый	Ельник сосняк ягодниковый	Ельник приручевый	Ольшанник крупнотравный	Ельник осочковый	Ельник липняковый	Ельник высокотравно-хвощевый по микро- и мезопонижениям	Ельник кисличноразнотравный	Ельник кисличнокрупнотравный	Ельник травяно-зеленомошный	
Типы коренных лесов центра Уфимского плато				Ельник липовый склонов	Ельник хвощовый	Ельник лог		Ельник кисличный	Ельник липовый склонов	Ельник липовый плато				

Рис. 3. Обобщенный эколого-топографический профиль лесов Уфимского плато: северной части водоохранно-защитной полосы по Зубаревой [1973], центральной части плато по Левицкому, Письмерову [1962]

трех ординационных рядов. Интересно, что сложные типы лесов, исключая переходные (лп-зм, лп-кисл-сн), целиком тяготеют к обобщенному ряду ксеротрофитизации, а переходные типы являются ареной наиболее напряженных конкурентных отношений между хвойными и широколиственными лесообразователями.

На обобщенном эколого-топографическом профиле (рис.3) наглядно представлено местоположение выделенных типов лесорастительных условий, одновременно мы постарались показать отличие нашей типологии от типологий северной части водоохранно-защитных лесов этого региона [Зубарева, 1973; Колесников, Зубарева, Смолоногов, 1973] и центральной части плато [Левицкий, Письмеров, 1962; Письмеров, 1967 – по авторской схеме приуроченности типов елово-пихтового леса к элементам рельефа и экспозиции]. Отметим, что на схеме не отражены ельники сфагново-хвощевые, выделенные на незначительных площадях низких ровных пойм и низких междуречий в бессточных местоположениях севера плато, и что ельники с липой крупнотравные могут отмечаться на дренированных плато-образных вершинах [Зубарева, 1973].

На приведенной схеме достаточно ясно видно, что водоохранно-защитная полоса р.Уфы в пределах Башкортостана отличается от северной части лесов, с одной стороны, наличием такого уникального для подзоны хвойно-широколиственных лесов фактора, как многолетняя почвенная мерзлота, с другой – наличием ксеротрофных местообитаний с элементами остепненности. Еще меньшим набором лесорастительных условий характеризуется центральная часть плато за счет выположенности увалов, когда очень редки склоны с крутизной выше 25^0, исчезают сильно дренированные местоположения, теневые и инсолируемые крутосклоны. В обоих случаях редукция разнообразия лесорастительных условий в основном происходит за счет местоположений таежных (зеленомошных) типов леса, а не засушливых условий.

3.3. Факторы образования, стабильности и генезиса лесорастительных условий водоохранно-защитной полосы Уфимского плато

Рельеф. Приведенная выше схема типов лесорастительных условий построена на геоморфологической основе, что подчеркивает фундаментальную средообразующую роль рельефа [Зубарева, Смо-

лоногов, Фильрозе, 1983]. Поэтому отметим только те разности рельефа, которые были учтены при построении типологии водоохранно-защитных лесов Уфимского плато. Во-первых, как уже упоминалось, различаются узкие менее 100 м шириной выровненные плато, широкие плато. Склоны различаются по крутизне: 5–15^0 – пологие; 16–25^0 – средней крутизны и 26^0 и более – крутые (в приречной полосе до 45^0). По экспозиции склоны разделяются на теневые (северные, северо-восточные и северо-западные) и инсолируемые склоны остальных экспозиций. Причем западные, восточные и южные склоны выделяются отдельно. Различаются верхняя, средняя и нижняя части протяженных склонов, а также выположенная часть подошвы склонов. Отдельно рассматриваются северные перегибы плато (часто широких) в склоны, которые объединяются с верховьями логов, представленных, как правило, серией сливающихся карстовых воронок. Южные перегибы плато объединяются в один тип лесорастительных условий (кн-сн) с узкими плато. Днища суходольных логов и выположенные возвышенные части пойм также объединяются. Наконец, в логах с текущими с поверхности речками и ручьями выделяется самостоятельный тип лесорастительных условий (сн-лбз).

Высота местности. Разница высот днищ самых глубоких долин и уреза воды в реках (водохранилище) с вершинами увалов в водоохранно-защитной полосе составляет от 140 до 190 м по правобережью и от 150 до 210 м по левобережью р.Уфы, при абсолютных величинах 139 м уреза воды в Павловском водохранилище и вершин увалов 283–336 м в правобережной и 290–380 м в левобережной частях. В отличие от северной части Уфимского плато, где на склонах выше 300 м над ур.м. выделяются иные типы леса [Зубарева, 1973], в наших условиях в связи с меньшими абсолютными отметками высоты не удалось найти высотных границ типов ЛРУ. Отметим, что в водоохранно-защитной полосе р.Уфы за пределами республики абсолютные отметки вершин увалов составляют 384–504 м над ур.м., уреза р. Уфы – от 162 до 176 м над ур.м.

Почвообразующие породы. Почвообразующими породами почти повсеместно являются известняки и в меньшей степени доломиты, перекрытые элювиально-делювиальными сильно карбонатными глинами. В центральной части плато (севернее р.Юрюзань) и частично в иных местах известняки перекрыты бескарбонатными пермскими глинами, присутствие которых на широких водораздельных плато приводит к формированию особого типа лесорастительных условий –

орляково-снытевого, в отличие от крупнопапоротниково-снытевого, развитого также на широких плато, но без «глиняного плаща». Только на пермских глинах подземные водоносные горизонты могут формироваться по типу верховодки на глубинах менее 10 м, в отличие от остальных, когда артинский водоносный горизонт формируется на глубине 50–100 м [Абдрахманов, Попов, 1990].

Карстообразование, эрозия, денудация. Именно за счет карстообразования, эрозии и денудации первоначально бывшее ровным Уфимское плато приобрело современный горный облик. В историческом плане именно эти процессы создали тот рельеф, разнообразие которого, наряду с климатом, позволило сформироваться богатому набору лесорастительных условий и вместе с ними разнообразию типов леса. В настоящее время уже сложились постоянные подземные и поверхностные водотоки, карстовые воронки и лога заполнились аллювиально-пролювиально-делювиальными отложениями, имеющими гораздо меньшие свойства к карстообразовательному процессу, и поэтому поверхностный карст в водоохранно-защитной зоне р.Уфы мало выражен и проявляется явно только в вершинах логов. Однако глубинные процессы карстообразования активны. До сих пор наблюдаются «исчезновения» речек и ручьев, переходящих от поверхностного водотока к подземному. В таких случаях за довольно короткое время пойменный тип ЛРУ (сн-лбз) быстро преобразуется в лабазниково-кислично-снытевый и коренные сероольшатники сменяются на елово-пихтовые древостои, чаще это происходит через этап временного доминирования осины или березы. Эрозионные процессы в ненарушенных коренных и производных насаждениях обычно мало выражены из-за практически полного отсутствия поверхностного стока. Тем не менее на крутосклонах дренированных световых местоположений именно эрозия почвы в сочетании с периодической сухостью почв, усиленной инсоляцией, эвапорацией и вследствие этого разреженностью древостоя и травяного покрова, приводит к сносу почвы и выходу на дневную поверхность делювия известняка, где и формируется особый тип ЛРУ – чилиговый. В некоторой степени подобный процесс на небольших площадях ранее наблюдался в самой нижней части всех крутых южных склонов. В последние годы в связи с заполнением Павловского водохранилища в сочетании с волновой переработкой берегов (в целом мало выраженной) наблюдается интенсификация этого процесса. В таких случаях происходит практически полный смыв почвы и формируются каменисто-щебни-

стые осыпи из делювия известняка, которые очень медленно зарастают как травянистой, так и древесной растительностью. Подобные явления часто наблюдаются и при строительстве дорог на естественных или созданных террасах склонов (также преимущественно на склонах южной экспозиции). Аккумуляция почвенного и грунтового материала идет по подошвам склонов и в логах, но из-за малой в настоящее время активности этих процессов преобразований лесорастительных условий не отмечается.

Оползни. Это явление очень редко проявляется в водоохранно-защитной полосе р.Уфы, несмотря на значительную крутизну склонов. Как правило, это связано с армирующей ролью плитняка и щебня известняка и развитыми корневыми системами трав и деревьев. Небольшие пятна оползней наблюдаются при обрушивании деревьев от волновой переработки берегов, но большой роли они не играют. Тем не менее нам удалось в течение 30 лет наблюдать зарастание оползня в ельнике сфагново-зеленомошном, произошедшем в конце 60-х годов. Оползание склона крутизной 35–40^0 произошло на ширину до 10–12 м и до 70 м вверх по склону. Обрушился весь почвенный и подпочвенный слой до глубины 0,6–1,0 м. Зарастание шло интенсивно березой, ивой козьей, в нижней части ольхой серой. Хвойные – сосна, ель, лиственница – селились на 5–10 лет позже. За 30 лет сформировался сомкнутый молодняк с типичным для этого типа ЛРУ живым напочвенным покровом.

Инсоляция. Условия инсоляции тесно связаны с рельефом, когда крутые северные склоны могут получать на 15–20% энергии меньше, чем выровненные плато [Косарев, Таранков, 1991]. Южные склоновые местоположения в целом близки по поступлению солнечной энергии к выровненным, но весной получают на 15–20% больше, что приводит к более быстрому и более раннему таянию снега и является одной из причин неустойчивого режима почвенной влажности. Если в сомкнутых насаждениях на выровненных местоположениях господствующие деревья, как правило, сильнее развивают крону с южной стороны, то в склоновых (особенно на крутых склонах), независимо от экспозиции склона, мощнее развивается внешняя от склона часть кроны. Данное обстоятельство усиливает значение тяговых корней и древесины как защиты от вывала и слома. В целом повышенная инсоляция обусловливает интенсивное снеготаяние, способствует усилению эрозионных процессов и связана с генезисом типов лесорастительных условий.

Инверсия температур. Этот природный фактор в самой меньшей степени является преобразователем лесорастительных условий, но инверсия температур, по-видимому, больше других факторов влияет на распределение лесообразователей и слагаемых ими древостоев по элементам рельефа. В частности, совершенно очевидной является благоприятность (по богатству почв и режиму их влажности) экологических условий в местообитаниях логов, подошв склонов, припойменных местоположений для произрастания широколиственных пород, но тем не менее здесь только липа достаточно часто отмечается как в подлеске, так и среди подчиненного яруса. Остальные породы (дуб, клен, ильм) избегают местоположений отрицательных элементов рельефа, как менее морозостойкие и зимоустойчивые по сравнению с липой. По-видимому, по этой причине в Приуфимском низкогорном районе очень низка роль вяза гладкого, обычно широко распространенного на богатых пойменных почвах. Поэтому именно инверсия температур обеспечивает, с одной стороны, преимущество хвойных и в целом бореальных лесообразователей в отрицательных элементах рельефа с их более сильными морозами в зимний период, большей частотой интенсивных заморозков весной и осенью. С другой стороны, за счет инверсии теплых воздушных масс вверх по склону наиболее теплыми являются верхние части склонов, узкие и неширокие плато, где как раз наиболее сильны позиции теплолюбивых неморальных видов деревьев. Иных причин нет – естественное семенное возобновление широколиственных пород деревьев отмечается во всех типах ЛРУ.

Пожары. Нельзя понять историю лесов таежной зоны и прогнозировать их будущее, динамику, производительность, состав без учета пожаров, неоднократно проходивших в исторически обозримый период [Фуряев, 1988]. И хотя за период наблюдений и исследований (1970–2001 гг.) в лесах водоохранно-защитной полосы нами не наблюдались значительные пожары, постановка такого вопроса не лишена смысла, тем более что в Приуфимском низкогорном лесорастительном районе в 7 типах лесорастительных условий отмечаются насаждения сосны, гипотезы о пирофитности и пирогенных волнах, возобновления которой можно считать фактически доказанными [Санников, 1973, 1983, 1985, 1992 и др.]. Поэтому во всех склоновых местоположениях, где возможно произрастание сосны, нами были проведены исследования пожарных проявлений (зольные горизонты, следы угольков, обгоревшие части опада, следы огня на старо-

возрастных деревьях и пнях, пожарные подсушины). Свежий низовой пожар (проявления) отмечен в сосняке чилиговом с дубом (пр.пл.30). По-видимому, это был беглый низовой пожар, приведший к гибели мелкого и среднего подроста деревьев, кустарников. Следы пожара через 12–15 лет после него на коре растущих сосен почти не заметны. Выжили деревья сосны подчиненного яруса даже незначительного диаметра (8–10 см) и деревца дуба второго яруса древостоя. Возобновление началось с обильного разрастания караганы кустарниковой и крушины (до 100 тыс. шт/га) и обильного поселения сосны. Здесь было отмечено наибольшее количество подроста сосны из всех исследованных нами сосняков (25 пр. пл.), причем сосняки сложной группы типов ЛРУ (см. схему на рис.2) практически не возобновляются. Данный пожар отнесен нами к концу 50-х – началу 60-х годов XX столетия. Наиболее часто отмечены пожарные проявления (зольные слои, следы угольков, обгоревшие шишки в верхних слоях почвы, обгоревшие пни и корка растущих деревьев, подсушины), относимые к началу 20-х годов того же столетия. Однако возникновение сосняков с ними связать не удалось, тем более что подобные проявления обнаружены нами и в лиственничниках, ельниках и пихтачах более старшего, чем 60 лет, возраста (исследования проводились в 1978–1982 гг.), что свидетельствует о малой интенсивности пожаров. Более старые и более редкие проявления пожаров датируются нами 90-ми годами XIX столетия.

Таким образом, следует отметить, во-первых, редкую горимость лесов водоохранно-защитной полосы р.Уфы, во-вторых, малую интенсивность низовых пожаров, позволяющую выживать тонкомеру и молодым деревьям сосны, деревьям второго яруса и других хвойных и даже многим деревьям лиственных пород. Малая горимость лесов Приуфимского низкогорного района объясняется достаточно высокой влажностью климата, небольшим накоплением подстилки, из-за быстрой ее минерализации, быстрым разложением крупного опада и упавших стволов деревьев. Наиболее опасны в пожарном отношении сосняки, но они или зеленомошные с постоянным режимом влажности, или, если сухие, то неморальные с обильным вторым ярусом широколиственных пород, опад которых быстро минерализуется, способствуя минерализации и опаду хвои. Несмотря на это, по-видимому, возобновляемость сосняков сложных коренной породой зависит от периодических пожаров, так как без этого фактора возобновление или отсутствует, или крайне незначительное.

Почвы. Лесные почвы Уфимского плато достаточно хорошо изучены. Укажем на работу Р.С.Зубаревой [1973] для северной части плато, для центральной – работы И.И.Левицкого и А.В.Письмерова [1962] и А.В.Письмерова [1964, 1967, 1973], для Приуфимского района – серии работ Ю.З.Кулагина [Ю.Кулагин, 1976; Ю.Кулагин, Окишев и др., 1978], А.Х.Мукатанова [1986; 1992; 1994; 1997; 1998; 1999 а, б]. Обзор лесных почв Уфимского плато представлен в книге «Почвы Башкортостана» [Хазиев, Мукатанов и др., 1995]. Укажем главное отличие почв Приуфимского низкогорного лесорастительного района – малую выраженность процесса оподзоливания, которое отмечается только на глинистых делювиальных шлейфах подошв склонов в сочетании со светло-серыми почвами хвощево-кисличного-снытевого типа ЛРУ. Другой особенностью почв этого района является укороченность профиля (30–60 см) в сочетании с высоким содержанием гумуса. Наконец, отмечается малая зависимость типа почв от типа древостоя, когда тип почвы более определяется приуроченностью к тому или иному элементу рельефа, а в целом проявляется ведущая роль карбонатных почвообразующих пород. Дерново-карбонатные горно-лесные почвы в своем проявлении связаны исключительно со склоновыми местоположениями, чаще инсолируемыми (чил, лп-зм, ос-зм типы ЛРУ), но и с теневыми (мп-зм). Серые горно-лесные почвы развиваются как в условиях плато (кн-сн, орл-сн, кп-сн), на их перегибах в северные склоны и верховьях логов (кр-сн), так и на теневых склонах (лп-кисл-сн). Местами на плато могут отмечаться темно-серые горно-лесные, чаще остаточно карбонатные лесные почвы. На бескарбонатных наносах делювиальных глин отмечаются светло-серые горно-лесные оподзоленные почвы. В специфических местообитаниях с многолетней почвенной мерзлотой формируются перегнойно-карбонатные горно-лесные почвы. Дерново-глеевые почвы отмечаются в припойменных, а аллювиальные бурые – в пойменных местоположениях. В почвах суходольных типов леса (исключая сн-лбз) в верхних горизонтах высокос содержание гумуса (7,5–15%), реакция среды в почвенном профиле слабо кислая и близкая к нейтральной (pH водный 6,2–7,5; pH солевой 5,5–6,7), гидролитическая кислотность в пределах 1,0–6,0 мг.экв на 100 г почвы. Во всех почвах велика доля поглощенных оснований (Ca: 24,2–47; Mg: 6,0–10,3 мг.экв на 100 г почвы), при довольно высоком содержании общего азота и фосфора (N: 0,33–0,54; P: 0,11–

0,16 %) их подвижных форм немного, низкое содержание подвижных форм калия.

Режим влажности почв. Почвы Приуфимского низкогорного лесорастительного района подразделялись по степени и устойчивости увлажнения в объеме критериев, предлагаемых для оценки лесорастительных условий Р.С.Зубаревой [1971], причем из 7 предлагаемых ею групп отсутствуют только устойчиво сухие. Дерново-карбонатные горно-лесные почвы чаще всего свежие, но на дренированных инсолируемых склонах (чил тип ЛРУ) могут периодически пересыхать. Для серых горно-лесных почв подобный режим влажности более характерен и отмечается уже в двух лесорастительных условиях (кн-сн, орл-сн), но они могут характеризоваться как свежие (лп-кисл-сн, кп-сн) или свежие, периодически влажные (кр-сн). Светло-серые оподзоленные горно-лесные почвы характеризуются как стабильно свежие, перегнойно-карбонатные горно-лесные на южных склонах как свежие, периодически влажные, а на теневых – они уже стабильно влажные. В припойменных и пойменных местообитаниях дерново-глеевые почвы влажные, периодически сырые, а аллювиальные бурые характеризуются как стабильно сырые. Осадки обеспечивают режим влажности, в целом благоприятный для растений и характеризующийся как свежий.

Многолетняя почвенная мерзлота. Многолетняя мерзлота открыта гидрогеологом А.Г.Лыкошиным в начале 50-х годов XX-го столетия при изыскательских работах на Павловском створе [Лыкошин, 1952]. В 1971 г. мерзлотность грунтов была обнаружена на глубине 1–1,5 м при изучении зеленомошных ельников и сосняков сотрудниками лаборатории лесоведения Института биологии БФАН СССР под руководством Ю.З.Кулагина. В 1972 г. установлена приуроченность лиственничников к мерзлотным почвам, что было подтверждено в 1974 г. маршрутными исследованиями лиственничников и насаждений с участием лиственницы вплоть до устья р.Ай, т.е. до границ со Свердловской областью. В настоящее время многолетнее промерзание элювиально-делювиальной толщи известняка, нижних почвенных и подпочвенных слоев прослежено и ниже по течению от плотины Павловской ГЭС. В целом это явление прослеживается от д.Иркенлек (6 км ниже по течению от устья р.Симка) до устья р.Ай, т.е. на протяжении более 230 км вдоль р.Уфы. Почвенная мерзлота служит надежным признаком для выделения зигаденусово-зеленомошного типа ЛРУ на инсолируемых и сфагново-зеленомошного на

теневых склонах, под ее влиянием формируется бореальный тип ЛРУ – мелкопапоротниково-зеленомошный с охлажденными, но не мерзлотными почвами. Явление почвенной мерзлоты достаточно подробно охарактеризовано в фитоценотическом, почвенном, эколого-лесоводственном отношениях в работах Ю.З.Кулагина [1976] и Ю.З.Кулагина с сотрудниками [1978]. Приуроченностью многолетнего промерзания почв и делювия известняка к выклиниванию вод артинского водоносного слоя, приносящего холодные воды за счет охлаждения при образовании гидрокарбонатов из карбонатов при промывке их кислыми грунтовыми водами, можно объяснить отсутствие многолетней почвенной мерзлоты в водоохранно-защитной полосе р.Уфы в Свердловской области. Это восточный край Уфимского плато, а разгрузка артинского водоносного горизонта идет в р.Сарс, где возможны проявления многолетнего промерзания почв и подстилающих пород как свидетельства плейстоценового оледенения.

3.4. Коренные и производные типы леса

Из-за отсутствия торфяных отложений в пределах карбонатного Уфимского плато нет прямой датировки событий в истории становления лесов конца плейстоцена и всего голоцена. Однако существуют довольно точные датировки (в пределах 100–200 лет) событий голоцена всех сопредельных территорий. Для Башкирского Предуралья это реконструкция развития растительности, проведенная Т.П.Рябовой [1965], для Волжско-Камского района – В.Т.Шаландиной [1998], среднеуральского низкогорья – В.Г.Турковым [1981]. История горных лесов южноуральского среднегорья описана в ряде работ Н.К.Пановой [1981, 1986, 1990, 1996, 1997]. Для Уфимского плато реконструкция развития древесной растительности проведена на основе анализа плиоценовых и плейстоценовых реликтов Г.В.Повым [1967, 1971, 1980] и на основе рассмотрения популяционного разнообразия ели, сосны и пихты – В.П.Путенихиным [1990, 1997, 2000].

Для территории всего Урала и Предуралья реконструкция генезиса растительности от плиоцена до голоцена приведена П.Л.Горчаковским [1968, 1969]. Показано, что элементы флоры широколиственных лесов, в том числе и основные лесообразователи, могли сохраниться на Урале в плейстоцене в рефугиумах, к которым отне-

сены западные предгория Южного Урала, Белебеевская возвышенность и Общий Сырт.

Ориентируясь на приведенные выше публикации, кратко отметим некоторые моменты истории растительности, которые нас интересуют в контексте нашей работы. До начала плейстоцена (0,6–0,7 млн лет назад) на Уфимском плато господствовали флористически богатые широколиственные леса, включавшие наряду с присущими и в настоящее время дубом, кленом, липой, ильмом и вязом также берест, граб, ясень и др. Внедрение бореальных елово-пихтовых лесов с горной части Урала произошло в конце плиоцена – начале плейстоцена в связи с общим похолоданием климата. Развившаяся здесь бореальная тайга одновременно подверглась инвазии сибирских сосново-лиственничных лесов, получавших преимущественное развитие в термические минимумы плейстоцена. Широколиственные породы, ель и пихта сохранялись в рефугиумах, одним из которых признается и Уфимское плато. С началом голоцена (10–11 тыс. лет назад) ель и пихта как истинно лесные деревья, в отличие от сосны и лиственницы, несущих черты лесостепной (холодной) экологии, получают преимущественное развитие, оттесняя последние в специфические местообитания (засушливые, каменистые, мерзлотные). Но даже за столь короткое историческое время как голоцен климатические изменения приводили к значительным перестройкам лесного покрова, когда в термические максимумы преимущественное развитие получали широколиственные леса (атлантический период голоцена 4,5–7,0 тыс. лет назад; в раннюю фазу субатлантического периода 0,65–2,5 тыс. лет назад), а в термические минимумы – сосново-лиственничные леса и в целом бореальная сибирская флора (в бореальный период голоцена 7,9–9,3 тыс. лет назад, в период малого оледенения 0,2–0,65 тыс. лет назад). Следует признать, что при этих изменениях вследствие широкого набора лесорастительных условий, фронтального по отношению к влажным атлантическим переносам воздушных масс расположения Уфимского плато и его барьерного эффекта в целом здесь сохранялся сплошной лесной покров без значительного остепнения в засушливые теплые периоды голоцена или без отундривания (отмечавшегося даже в низкогорьях Среднего Урала) во время термических минимумов голоцена. Елово-пихтовая тайга при этих изменениях оставалась наиболее стабильной, мигрируя в теплые периоды на теневые, в том числе мерзлотные, склоны, а в холодные периоды расширяясь на инсолируемых склонах и внедряясь на

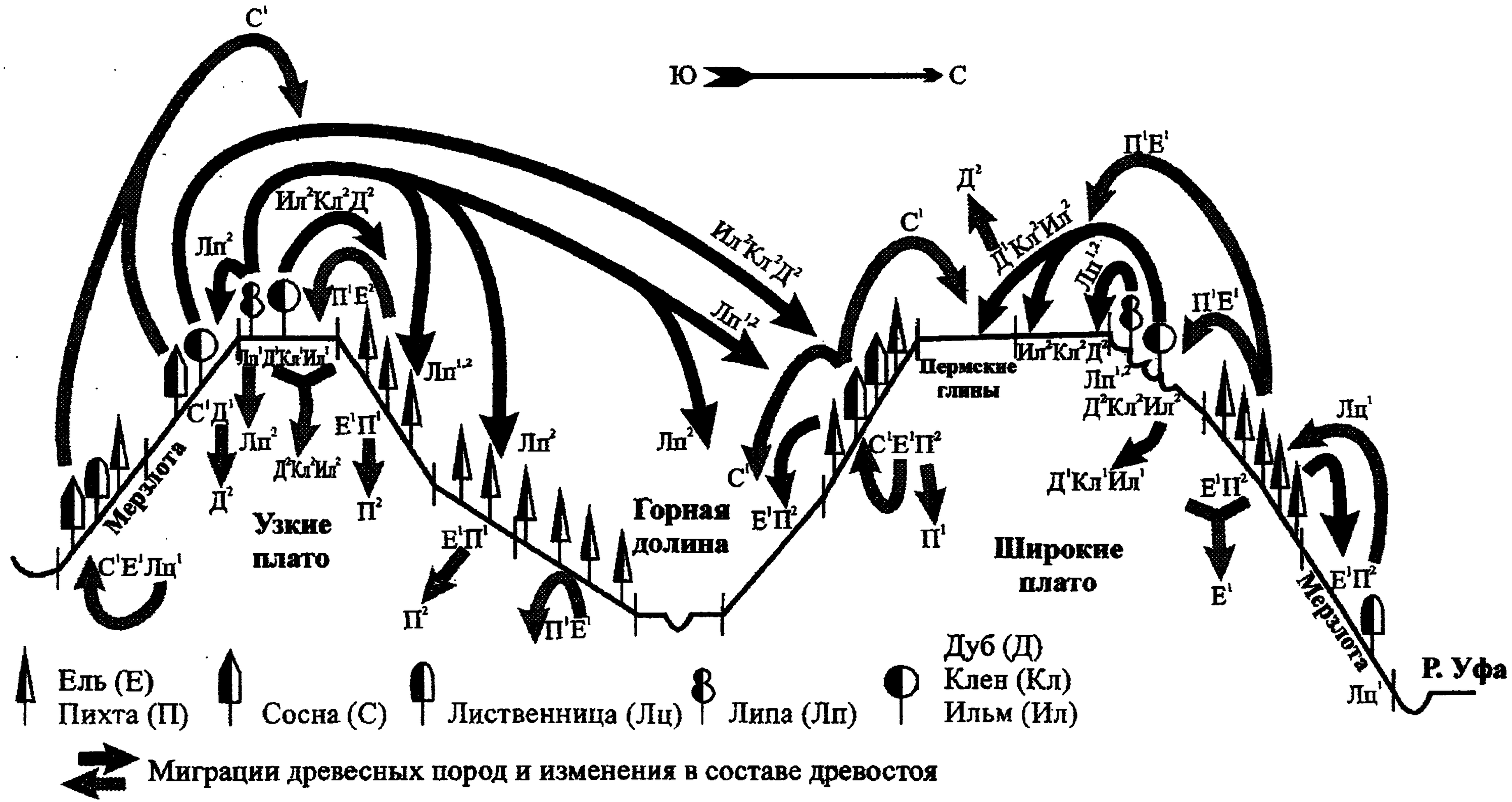


Рис.4. Гипотетическая схема миграций древесных растений в периоды потеплений (темные пиктограммы) и похолоданий (светлые пиктограммы) и рефугиумы Приуфимского низкогорного лесорастительного района

Таблица 2

Краткая характеристика типов лесов Приуфимского низкогорного лесорастительного района

Фитоиндикация типа лесорастительных условий	Рельеф	Подстилающие горные породы	Почва	Древостои			
				коренные	производные		
					коротко	длительно	устойчиво
1	2	3	4	5	6	7	8
Крапивно-снытевый (0-кр-сн)	верховья логов и перегибы плато в теневые склоны	глинистый щебнисто-глыбистый делювио-элювий известняка	серая горно-лесная свежая периодически влажная	пихтач, ельник	нет	липняк осинник	кленовник ильмовник
Крупнопапоротниково-снытевый (1-кп-сн)	широкие выровненные плато	плитняковый элювий известняка	серая горно-лесная свежая	ельник, пихтач	березняк (б.повислая)	липняк ильмовник кленовник осинник	нет
Орляково-снытевый (2-орл-сн)	широкие выровненные плато	бескарбонатные красноцветные глины	серая горно-лесная свежая, периодически сухая	сосняк, дубняк	березняк (б.повислая)	нет	нет
Коротконожково-снытевый (3-кн-сн)	узкие, менее 100 м плато и южные перегибы плато в склоны	плитняковый элювий известняка	серая маломощная горно-лесная свежая, периодически сухая	дубняк, сосняк	березняк (б.повислая)	липняк кленовник ильмовник	нет
Чилиговый(4-чил)	инсолируемые склоны	крупноглыбистый элювий известняка	дерново-карбонатная, маломощная горно-лесная свежая, периодически сухая	дубняк, сосняк	березняк (б.повислая)	нет	нет

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Хвощево-кислично-снытевый(5-хв-кисл-сн)	подошвы склонов	глинистый делювий	светло-серая оподзоленная горно-лесная свежая	пихтач, ельник	березняк (б.повислая) липняк	осинник	нет
Лабазниково-кислично-снытевый (6-лбз-кисл-сн)	днища логов	щебнисто-глинистый делювий известняка	дерново-глеевая свежая, периодически сырая	ельник, пихтач	березняк (б.повислая)	осинник	нет
Снытево-лабазниковый (7-сн-лбз)	поймы речек	щебнисто-глинистый аллювио-делювий известняка	аллювиальная бурая сырая	сероольшатник	черемушник	нет	нет
Липняково-зеленомошный (8-лп-зм)	восточные и западные крутосклоны	щебнисто-глинистый элювио-делювий известняка	дерново-карбонатная горно-лесная свежая	сосняк, ельник	березняк (б.повислая)	пихтач липняк осинник кленовник	нет
Осочково-зеленомошный (9-ос-зм)	инсолируемые крутые и средней крутизны склоны	щебнисто-глинистый делювий известняка	дерново-карбонатная горно-лесная свежая	ельник, сосняк	березняк (б.повислая)	нет	нет
Зигаденусово-зелено-мошный (10-зиг-зм)	инсолируемые мерзлотные крутосклоны	мерзлотный щебнисто-крупноглыбистый элювий известняка	перегнойно-карбонатная горно-лесная свежая, периодически влажная	сосняк, ельник	березняк (б. повислая и белая)	нет	нет

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
Липняково-кислично-снытевый (11-лп-кисл-сн)	теневые пологие и средней крутизны склоны	щебнисто-глинистый делювий известняка	серая горно-лесная свежая	ельник, пихтач	березняк (б.повислая)	липняк осинник кленовник	нет
Мелкопапоротниково-зеленомошный (12-мп-зм)	теневые крутосклоны	глинистый щебнисто-крупноглыбистый элювио-делювий известняка	дерново-карбонатная горно-лесная свежая	ельник, сосняк	березняк(б.повислая и белая)	нет	нет
Сфагново-зеленомошный (13-сф-зм)	теневые мерзлотные крутосклоны	мерзлотный щебнистоглинистый элювио-делювий известняка	перегнойно-карбонатная горно-лесная влажная	ельник лиственничник сосняк	березняк (б.белая)	нет	нет

плато. На гипотетической схеме, представленной на рис.4, мы постарались отразить вероятные пути миграций древесных пород в различные периоды голоцена. Схема составлена согласно существующему распределению насаждений с учетом наиболее вероятного генезиса лесорастительных условий при изменениях климата и при сохранении присущих каждой древесной породе эколого-биологических особенностей. Все породы отражены сокращенно, и цифровой символ означает ярус, при этом порядок следования в описании древостоев означает степень доминирования той или иной породы, а в путях – последовательность миграции пород. При термических минимумах климата местным рефугиумом широколиственных пород деревьев, по-видимому, являются узкие плато и их перегибы, северные перегибы широких плато и вершины логов. В такие периоды лиственница, без сомнения, сохранялась на теневых мерзлотных склонах, с большой степенью вероятности и на южных мерзлотных, где усиливала свои позиции в термические минимумы. Сосна могла сохраняться в теплые периоды на южных мерзлотных склонах, на осыпях и скалах, где особый тип ЛРУ не выделялся, а также по нижней трети инсолируемых склонов холодных логов, особенно с текущими ручьями и речками, где она конкурентоспособнее ели. В термические минимумы климата, особенно в засушливые периоды, она могла захватывать инсолируемые склоны и узкие плато и образовывать насаждения на почвах, сформировавшихся на бескарбонатных пермских глинах. Для елово-пихтовых насаждений в целом можно утверждать, что значительная часть склоновых положений всех экспозиций занимается ими при всех изменениях климата, откуда они могут расселяться в другие лесорастительные условия. Причем в холодные периоды, когда ими вытесняются широколиственные леса, впереди идет пихта, в теплые при конкуренции с лиственницей и сосной – ель. Поэтому, признавая фундаментальную роль взаимосвязи темнохвойных видов деревьев – ели и пихты – в процессах генезиса лесного покрова Уфимского плато, мы, наряду с ельниками, выделяем и коренные пихтачи в сложной группе типов ЛРУ. Коренными являются ельники, сосняки и лиственничники на теневых мерзлотных склонах, а на инсолируемых – сосняки и ельники. Дубняки наряду с сосняками признаются коренными для засушливых местообитаний в чил, кн-сн и орл-сн типах ЛРУ. На инсолируемых склонах в лп-зм и ос-зм типах коренными являются сосняки и ельники, а пихтачи в этих лесорастительных условиях считаем производными. Отметим, что

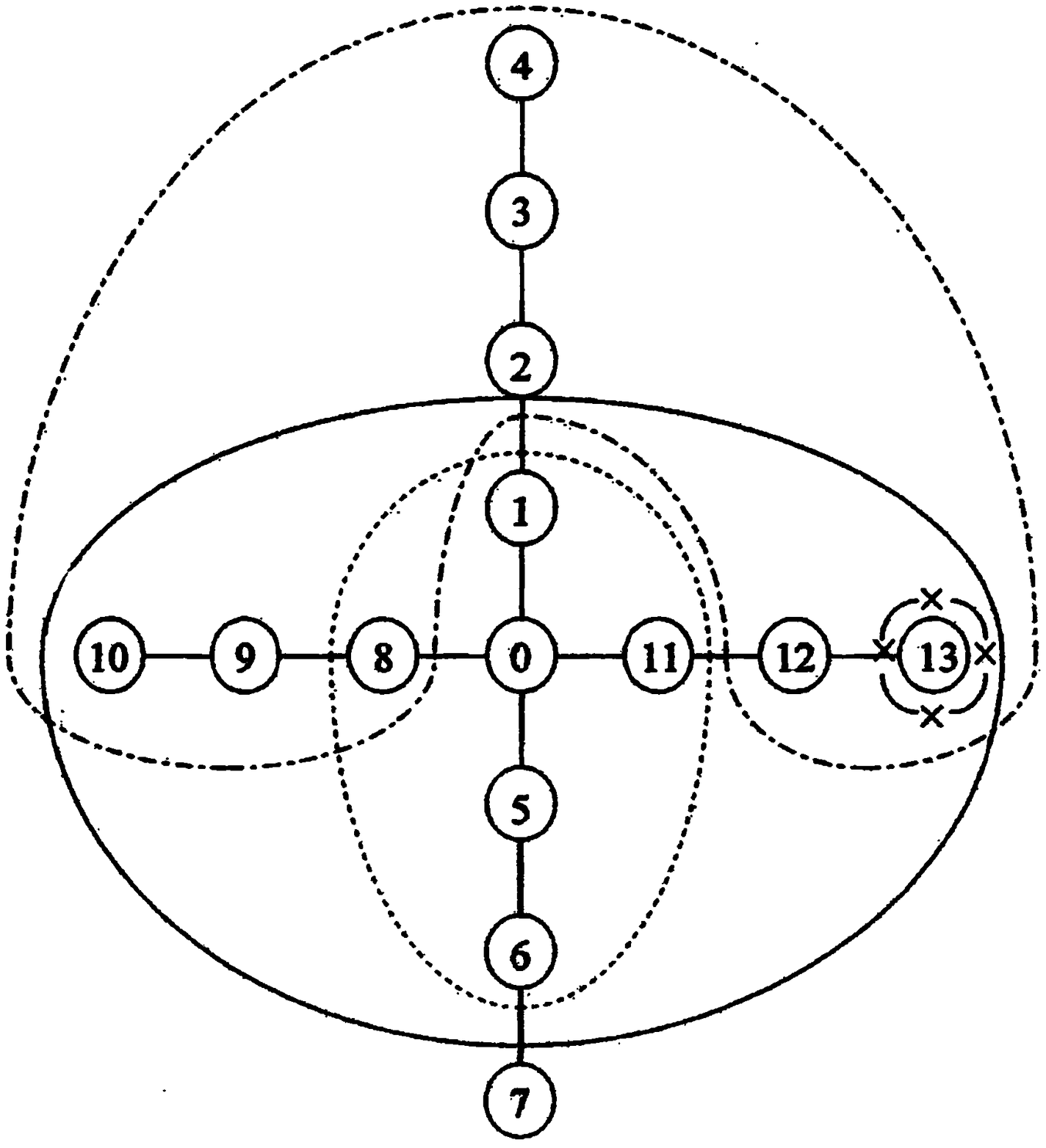


Рис. 5. Экологические ареалы хвойных деревьев, доминирующих в древостое [по Ю.З.Кулагину,1979]:

——— – ель сибирская -·-·-·- – сосна обыкновенная

—X— – лиственница Сукачева ····· – пихта сибирская

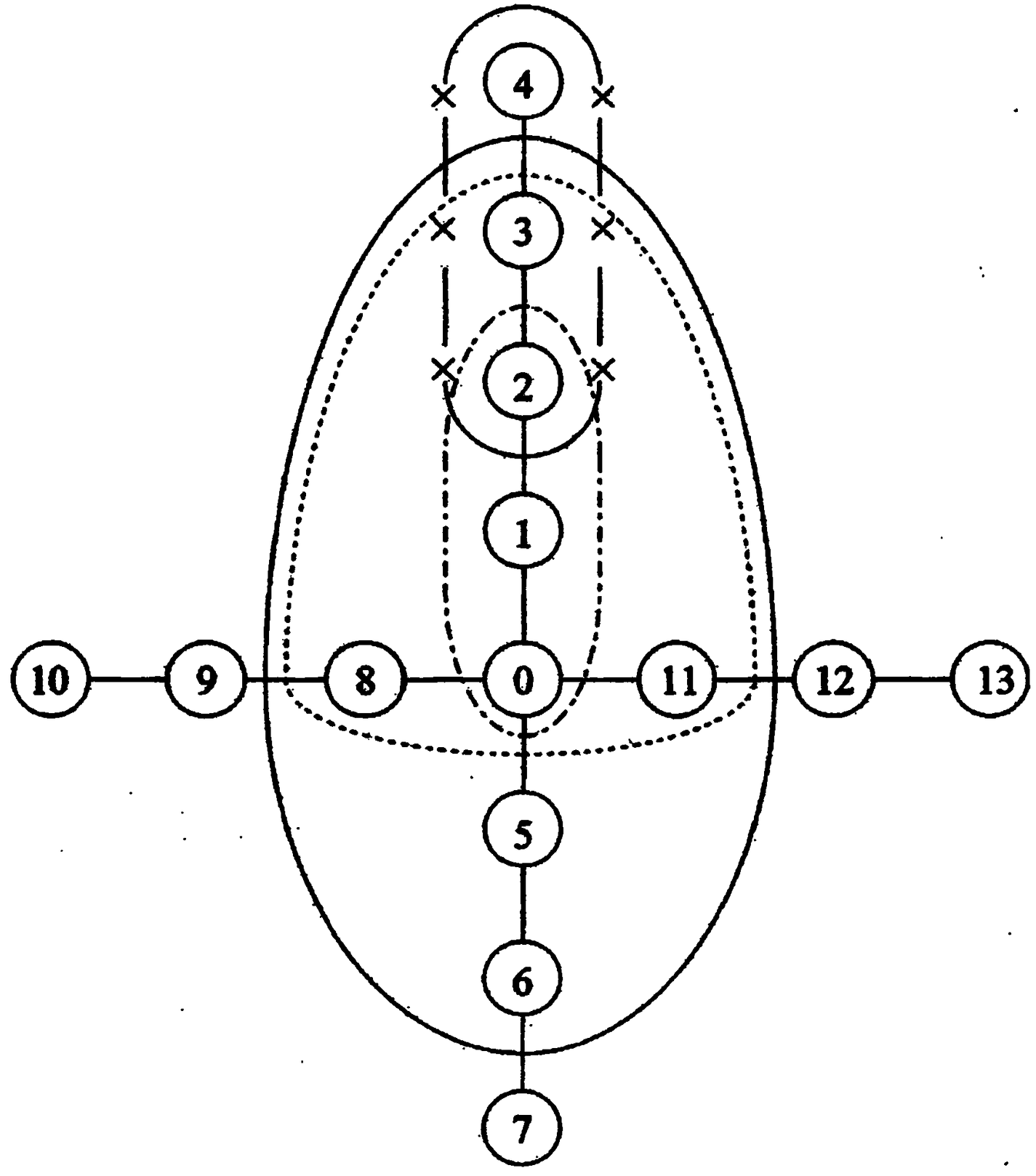


Рис. 6. Экологические ареалы широколиственных лесных деревьев, доминирующих в древостое [по Ю.З.Кулагину,1979]:

——— – липа мелколистная -·-·-·- – ильм горный

—X— – дуб черешчатый ····· – клен остролистный

понятию «коренной тип леса» мы придаем только историческое содержание, не связывая его с теорией климакса. Конкретное происхождение какого-либо насаждения отражаем другим рядом понятий: первичные (девственные), вторичные (естественные, искусственные) насаждения. Поэтому все вторичные леса, независимо от класса возраста, возобновившиеся коренной древесной породой, относим к коренному типу леса, а некоренной – к производному. Среди последних различаем коротко-, длительно- и устойчивопроизводные, то есть в объемах понятий, отраженных в публикации Р.С.Зубаревой [1968]. Отметим, что выделение производных типов леса в конкретных лесорастительных условиях проведено по результатам исследований пробных площадей и при маршрутных обследованиях. В целом мы старались учесть закономерности лесообразовательного процесса, описанные Е.П.Смолоноговым [1994].

На рис.5 и 6 приводятся экологические ареалы хвойных и широколиственных лесообразователей, доминирующих в древостоях Приуфимского низкогорного лесорастительного района, а в табл.2 – сводная характеристика типов лесорастительных условий, отраженных в схеме классификации, с выделением коренных, коротко-, длительно- и устойчивопроизводных типов леса.

3.5. Анализ флоры лесов

В результате многочисленных в исторической ретроспективе перестроек лесной растительности в связи со значительными изменениями климата флора Уфимского плато наряду с остатками плиоценовой флоры широколиственных лесов включает и флору темнохвойных лесов, массово пришедших сюда в начале плейстоцена. Светлые сибирские леса из сосны обыкновенной и лиственницы Сукачева также привнесли на Уфимское плато свою «травяную свиту», которая приспособилась существовать не только в светлых лесах, но и под пологом темнохвойных и широколиственных деревьев. В сухие термические максимумы, по-видимому, по южным сухим склонам в район Уфимского плато проникла и степная флора, часть представителей которой адаптировалась под пологом существовавших здесь лесов и пережила, и в настоящее время переживает, полную лесистость

этой территории, нарушаемую только деятельностью человека. Растения этого комплекса менее всего представлены во флоре. В связи с перечисленными обстоятельствами анализ проведен по трем флороценотическим комплексам: неморальному (флора широколиственных лесов), бореальному (флора хвойных лесов) и степному, растения которого, вероятно, целиком состоят из исторически нелесных растений, только приспособившихся к существованию под пологом деревьев. Неморальный флоро-ценотический комплекс мы понимаем широко, включая сюда и растения по происхождению луговые и лугово-степные, адаптировавшиеся под пологом широколиственных лесов и составляющие в настоящее время обязательный элемент широколиственных фитоценозов. В бореальном флоро-ценотическом комплексе выделяется группа видов, имеющих генетическую связь со светлохвойными лесами, сформировавшимися в южной Сибири, их роль также анализируется. При делении растений на флоро-ценотические комплексы мы в основном руководствовались обработкой флоры европейских широколиственных лесов Ю.Д.Клеопова [1990], ареалы и диагнозы уточнялись по П.Л.Горчаковскому [1968, 1969], и по H.Meusel, E.Jager, E.Weinert [1965]. Для сокращения объема изложения материала полные списки видов по типам лесорастительных условий не приводятся, но при первых упоминаниях видов растений даются цифровые обозначения типов ЛРУ.

В состав неморального флоро-ценотического комплекса входят:

Деревья: Дуб черешчатый (Quercus robur L.) повсеместно, кроме 7, 10,13; Вяз гладкий (Ulmus laevis Pall.) 6,7; Вяз шершавый, Ильм (U.grabla Huds.) кроме 4,7,10,13; Клен остролистный (Acer platanoides L.) кроме 7,10,13; Липа сердцелистная (Tilia cordata Mill.) кроме 10.

Кустарники: Лещина обыкновенная (Corylus avellana L.) 1,3,4, 5,12; Бересклет бородавчатый (Euonymus verrucosa Scop.) кроме 0,7; Ракитник русский (Chamaecytisus ruthenicus (Fisch.ex Woloszcz.) Kla'skova) 8,13; Дрок красильный (Genista tinktoria L.) 9.

Травы: Щитовник мужской (Dryopteris filix-mas (L.) Schott) кроме 0,4,7,10,13; Овсяница гигантская (Festuca giogantea (L.) Vill.) 1; Овсяница высочайшая (Festuca altissima All.) 1; Кострец Бенекена (Bromopsis benekenii (Lange) Holub) 0,1,2,3,4; Коротконожка лесная (Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.) 1,9; Коротконожка перистая (B. pinnatum (L.) Beauv.) 1,2,3,4,9,10,11; Осока волосистая (Carex pilosa Scop.) 3,5; Осока пальчатая (C. digitata L.) 5,8,13; Осока лесная (C. sylvatica Huds) 1; Купена многоцветковая (Polygonatum

multiflorum (L.) All.) 0,1; Гусиный лук малый (Gagea minima (L.) Ker-Gawl.) 1; Гнездовка настоящая (Neottia nidus-avis (L.) Rich.) 9; Пыльцеголовник красный (Cephalanthera rubra (L.) Rich.) 9; Пыльцеголовник длиннолистный (C. longifolia (L.) Frisch) 1; Неоттианта клобучковая (Neottianthe cuculata (L.) Schlechter) 9; Хмель обыкновенный (Humulus lupulus L.) 0,1,6; Копытень европейский (Asarum europaeum L.) 0,1,3,8,9,11; Звездчатка жестколистная (Stellaria holostea L.) кроме 7; Звездчатка лесная (S. nemorum L.) 0,1,3,5,11,12,13; Воронец колосовидный (Actaea spicata L.) 0,1,3,5,8,9,11; Борец дубравный (Aconitum nemorosum Bitb. ex Reichenb.) 8; Сердечник тонколистный (Cardamine tenuifolia (Ledeb.) Turcz.) 8,13; Башенница голая (Turrilis glabra L.) 4,9; Чесночница черешковая (Alliaria petiolata (Bieb.) Carava et Grande) 6; Земляника зеленая (Fragaria viridis Duch.) 4,9; Гравилат городской (Geum urbanum L.) 1,3,5,9; Астрагал солодколистный (Astragalus glycyphyllos L.) 1; Клевер горный (Trifolium montanum L.) 2,9; Клевер средний (T. medium L.) 2; Горошек гороховидный (Vicia pisiformis L.) 9; Чина Литвинова (Lathyrus litvinovii Iljin) 1,5; Чина гороховидная (L. pisiformis L.) 5,8,9; Чина весенняя (L. vernus (L.) Bernch.) 1,5,8,9,12,13; Герань кровяно-красная (Geranium sanquineum L.) 5; Герань Роберта (G. robertianum L.) 3,8; Зверобой продырявленный (Hypericum pervoratum L.) 8,9; Фиалка трехцветная (Viola tricolor L.) 1; Фиалка удивительная (V. mirabilis L.) кроме 0,6,7,13; Фиалка собачья (V. canina L.) 5,9; Фиалка холмовая (V. collina Bess.) 3,4,9,13; Кипрей горный (Epilobium montanum L.) 1,5; Купырь лесной (Anthriscus sylvtstris (L.) Hoffm.) 5,6; Сныть обыкновенная (Aegopodium podagraria L.) повсеместно; Лазурник трехлопастной (Laser trilobum (L.) Borkh.) 2,4,8; Вербейник монетный (Lysimachia nummularia L.) 6,7; Винцетоксикум ласточник (Vincetoxicum hirundinaria Medic) 4,8,9,10; Медуница неясная (Pulmonaria obscura Dumort.) кроме 6,7; Яснотка пурпуровая (Lamium purpureum L.) 2; Чистец лесной (Stachys sylvatica L.) 0,1,3,5; Пахучка обыкновенная (Clynopodium vulgare L.) без локализации; Коровяк черный (Verbascum nigrum L.) 9; Норичник Скополя (Scrophularia Scopolii Hoppe ex Pers.) 2; Норичник шишковатый (S. nodosa L.) 5,9; Вероника дубравная (Veronica chamaedris L.) 1,2,4,5,9,10; Наперстянка крупноцветковая (Digitalis grandiflora Mill.) 2,5,9; Марьянник гребенчатый (Melampyrum cristatum L.) без локализации; Марьянник дубравный (M. nemorosum L.) без локализации; Колокольчик раскидистый (Campanula patula L.) 1,9; Колокольчик персиколистный

(C. persicifolia L.) 9; Колокольчик крапивнолистный (C. trachelium L.) 0,2,5,8,9; Колокольчик широколистный (C. latifolia L.) 5; Колокольчик рапунцелевидный (C. rapunculoides L.) 9; Девясил шершавый (Inula hirta L.) 9; Лопух войлочный (Arctium tomentosum Mill.) 1,6,7; Лопух дубравный (A. nemorosum Lej.) 1,5; Бодяк огородный (Cirsium oleraceum (L.) Scop.) 0; Ястрябинка волосистая (Hieracium pilosella L.) 9,13; Пиретрум щитковый (Pyrethrum corymbosum (L.) Scop.) без локализации.

К бореальному флоро-ценотическому комплексу отнесены:

Деревья: Лиственница Сукачева (Larix sukaczewii Dyl.) 10,13; Сосна обыкновенная (Pinus sylvestris L.) кроме 7; Ель сибирская (Picea obovata Ledeb.) кроме 2,3,4,7; Пихта сибирская (Abies sibirica Ledeb.) кроме 2,3,7; Осина, тополь дрожащий (Populus tremula L.) кроме 7,10,13; Тополь черный (P. nigra L.) 7; Ива козья (Salix caprea L.) 0,1,5,6,8,9,11,12; Ольха серая (Alnus incana (L.) Moench.) 5,6,7; Береза повислая, бородавчатая (Betula pendula Roth) кроме 7,13; Береза белая пушистая (B. pubescens Ehrh.) кроме 7.

Кустарники, иногда деревья: Рябина обыкновенная (Sorbus aucuparia L.) повсеместно; Черемуха обыкновенная (Padus avium Mill.) кроме 8,9,10,12,13.

Кустарники: Можжевельник обыкновенный (Juniperus communis L.) 5; Ива лапландская (Salix lapponum L.) 9,10; Смородина черная (Ribes nigrum L.) 5,6,7,8,9; Смородина щетинистая (R. hispidulum (Jancz.) Pojark.) 8,10,12,13; Боярышник кроваво-красный (Crataegus sanquinea Pall.) 9,10; Ежевика сизая (Rubus caesius L.) 6,7; Малина обыкновенная (R. idaeus L.) кроме 2,3,4,10; Роза гололистная (Rosa glabrifolia C.A.May. ex Rupr.) 2,4,8,9,10; Ракитник Цингера (Chamaecytisus zingeri (Nenuk.) Kla'skova) 8,13; Крушина ломкая (Frangula alnus Mill.) кроме 0,7; Волчьеягодник обыкновенный (Daphne mezereum L.) кроме 0,4,7; Свидина белая (Swida alba (L.) Opiz) 8,12,13; Бузина сибирская (Sambucus sibirica Nakai) 0,1,5,8,9,12,13; Калина обыкновенная (Viburnum opulus L.) кроме 7,12,13; Жимолость алтайская (Lonicera altaica Pall. ex DC) 9,10,12,13; Жимолость обыкновенная (L. xylosteum L.) кроме 7.

Кустарнички: Княжик сибирский (Atragene sibirica L.) 5,8,9,10,11,12,13; Одноцветка одноцветковая (Moneses uniflora (L.) A.Gray) 5,13; Ортилия однобокая (Orthilia secunda (L.) House) 1,5,8,9,11,12,13; Грушанка малая (Pirola minor L.) 11,12,13; Грушанка средняя (P. media Sw.) 4,9,10,12; Грушанка зеленоцветковая

(P. chlorantha Sw.) 1; Грушанка круглолистная (P. rotundifolia L.) 8,13; Брусника (Vaccinium vitis-idaea L.) 13; Черника (V. myrtillus L.) 9; Линнея северная (Linnaea borealis L.) 9,10,12,13.

Травы: Страусник обыкновенный (Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.) 5; Диплазиум сибирский (Diplasium sibiricum (Turcz. ex G.Kunze) Kurata) 8,11,13; Голокучник трехраздельный (Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.) 8,9,10,11,12,13; Голокучник Роберта (G. robertianum (Hoffm.) C.Chr.) 12,13; Щитовник шартрский (Dryopteris cartusiana (Vill.) H.P.Fuchs) 1,5,12; Орляк обыкновенный (Pteridium aquilinum (L.) Kuhn) 1,2,3,4,5,8,9,10; Хвощ лесной (Equisetum sylvaticum L.) 5,12; Хвощ луговой (E. pratense L.) 5,8,9,10,11,13; Хвощ камышевидный (E. scirpoides Michx.) 9, 10,11,12,13; Плаун годичный (Lycopodium annotinum L.) 5,12,13; Бор развесистый (Millium effusum L.) кроме 4,7,10,11,12; Вейник тупочешуйчатый (Calamagrostis obtusate Trin.) 2,4,8,9,10,12,13; Вейник тростниковый (C. arundinaceae (L.) Roth) 8,9,11; Ежа сборная (Dactylis glomerata L.) 2,3; Осока стоповидная (Carex pediformis C.A.Mej.) 5,12; Осока корневищная (C. rhizina Blytt ex Lindbl.) 9,12,13; Осока большехвостая (C. macroura Meinch.) кроме 2,6,7; Ожика волосистая (Luzula pilosa (L.) Willd.) 5,9,12,13; Зигаденус сибирский (Zygadenus sibiricus (L.) A.Gray.) 8,10,12,13; Вороний глаз четырехлистный (Paris quadrifolia L.) 0,1,3,11; Чемерица белая (Veratrum lobelianum Bernch.) 0; Купена душистая (Polygonatum odoratum (Mikk.) Druce) 1,2,4,9; Майник двулистный (Maianthemum bifolium (L.) F.W.Schmidt) 5,9,10,11,12,13; Лилия кудреватая (Lilium martagon L.) кроме 7,10,13; Венерин башмачок пятнистый (Cypripedium guttatum Sw.) 13; Венерин башмачок настоящий (C. calceolus L.) 5,8,9; Венерин башмачок крупноцветковый (C. macranthon Sw.) 9,10; Ладьян трехнадрезный (Corallorhiza trifida Chatel.) 5; Дремлик темнокрасный (Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Beruh.) Schult) 9,13; Надбородник безлистный (Epipogium aphyllum (F.W.Schmidt) Sw.) 5,11; Гудайера ползучая (Goodyera repens (L.) R.Br.) 12,13; Калипсо луковичная (Calypso bulbosa (L.) Oakes) 5,9,13; Любка двулистная (Platanthera bifolia (L.) Rich.) 8; Крапива двудомная (Urtica dioica L.) кроме 2,4,10; Горец змеиный (Polygonum bistorta L.) 10,12,13; Звездчатка средняя (Stellaria media (L.) Vill.) кроме 2,4,8,10,12; Звездчатка Бунге (S. bungeana Fenzl) 1,5,8,9,12,13; Мерингия бокоцветная (Moehringia lateriflora (L.) Fenzl) 8,13,13; Воронец красноплодный (Actaea erytrocarpa Fisch.) 5,12,13; Живокость высокая (Delphinium elatum L.) 3,8,10,12,13; Борец высокий (Aconitum

septentrionale Koelle.) 0,1,2,3,5,8,9; Лютик золотистый (Ranunculus auricomus L.) 9,12,13; Лютик едкий (R. acris L.) 8; Лютик многоцветковый (R. polyanthemos L.) 9; Василистник простой (Thalictrum simplex L.) 2,8; Василистник желтый (T. flavum L.) 1; Василистник малый (T. minus L.) 9; Адонис апеннинский (Adonis apenina L.) 8,9; Чистотел большой (Chelidonium majus L.) 9; Очиток пурпуровый (Sedum telephium L.) 1,9; Белозор болотный (Parnassia palustris L.) 12,13; Костяника (Rubus saxatilis L.) кроме 0,4,6,7; Земляника лесная (Fragaria vesca L.) 1,3,4,5,8,9,10,12; Лабазник вязолистный (Filipendula ulmaria (L.) Maxim.) 6,7; Репейничек азиатский (Agrimonia asiatica Juz.) 9; Репейничек волосистый (A. pilosa Ledeb.) 1,2,3,5,9; Клевер лупиновый (Trifolium lupinaster L.) 9,10; Клевер ползучий (T. repens L.) 5; Горошек лесной (Vicia sylvatica L.) 9; Горошек заборный (V. sepium L.) 1,5,9; Горошек мышиный (V. cracca L.) 5,9,13; Чина Гмелина (Lathyrus gmelinii Fritsch) без локалитета; Герань луговая (Geranium pratense L.) 5,8; Герань ложносибирская (G. pseudosibiricum J.Mager) 4,9; Герань лесная (G. sylvaticum L.) 1,3,5,8,9; Кислица обыкновенная (Oxalis acetosella L.) 0,1,5,9,11,12,13; Недотрога обыкновенная (Impatiens noli-tangere L.) 0,5; Фиалка волосистая (Viola hirta L.) 1,9,12; Двулепестник альпийский (Circaea alpina L.) 5,11,12; Иван-чай узколистный (Chamerion angustifolium (L.) Rafin) 9,10,13; Бутень Прескотта (Chaerophyllum prescottii DC.) 6,7; Реброплодник уральский (Pleurospermum uralense Hoffm.) 1,9,13; Володушка золотистая (Bupleurum aureum Fisch.) 0,1,2,3,4,9; Жабрица порезниковая (Seseli libanotis (L.) Koch) 1,9,10,12,13; Дудник лесной (Angelica sylvestris L.) 3,5,6,8; Борщевик сибирский (Heracleum sibiricum L.) 0,6; Подъельник обыкновенный (Hypopytis monotropa Crantz) 9,12; Седмичник европейский (Trientalis europaea L.) 8,12,13; Вербейник обыкновенный (Lysimachia vulgaris L.) 6,9; Кортуза Маттиоля (Cortusa matthioli L.) 8,9,10,11,12,13; Вьюнок полевой (Convolvulus arvensis L.) 6,7; Повой заборный (Calystegia sepium (L.) R.Br.) 7; Повилика европейская (Cuscuta europaea L.) без локализации; Медуница мягенькая (Pulmonaria dacica Simonk.) 1,2,4,5,8,9,11; Будра плющевидная (Glechoma hederacea L.) 0,1,3,4,5,11; Змееголовник Руйша (Dracocephalum ruyschiana L.) 10; Яснотка белая (Lamium album L.) 0,1; Чистец болотный (Stachys palustris L.) 6,7; Душица обыкновенная (Origanum vulgare L.) 4,9; Вероника длиннолистная (Veronica longifolia L.) 9; Подмаренник цепкий (Galeum aparine L.) 5,6,7,8; Подмаренник северный (G. boreale L.) кроме 0,4,5,6,7; Адокса мускусная

(Adoxa moschatellina L.) 5,6; Валериана аптечная (Valtriana officinalis L.) 1,2; Короставник татарский (Knautia tatarica (L.) Szabo') 0,1; Колокольчик скученный (Campanula glomerata L.) 8,12; Колокольчик круглолистный (C. rotundifolia L.) 9,10,12,13; Бубенчик лилиелистный (Adenophora lilifolia (L.) A.DC.) 1,5,9,10,12; Золотарник золотая розга (Solidago virgaurea L.) 1,5,8,9,13; Девясил иволистный (Inula salicina L.) без локализации; Девясил британский (I. britanica L.) 8,9; Тысячелистник обыкновенный (Achillea millefolium L.) без локализации; Пижма обыкновенная (Tanacetum vulgare L.) 1; Мать-и-мачеха обыкновенная (Tussilago farfara L.) 5, повсеместно по минерализованным местам; Горькуша спорная (Saussurea controversa DC.) 8,9,10,12,13; Бодяк разнолистный (Cirsium heterophyllum (L.) Hill.) 0,1; Прозанник крапчатый (Achyrophorus maculatus (L.) Scop.) 9,10; Одуванчик лекарственный (Taraxacum officinale Wegg.) спорадически повсеместно; Цицербита уральская (Cicerbita uralensis (Rauy) Beauverd) 0; Скерда сибирская (Crepis sibirica L.) 0,1,5,11; Ястребинка зонтичная (Hieraceum umbellftum L.) 9; Недоспелка копьевидная (Cacalia hastata L.) 0,5,8,13; Латук сибирский (Lactuca sibirica (L.) Maxim.) 13.

В немногочисленный степной комплекс входят:

Кустарники: Кизильник черноплодный (Cotoneaster melanocarpus Fisch. ex Blytt) 8,9,10; Вишня кустарниковая (Cerasus fruticosa Pall.) 4,8,9,10; Карагана кустарниковая (Caragana frutex (L.) C.Koch) 1,3,4,8,9; Жостер слабительный (Rhamnus catharctica L.) 4,9,10.

Травы: Овсец Шелля (Helictotrichon schellianum (Hack.) Kitag.) 10; Спаржа лекарственная (Asparagus officinalis L.) 4,9; Адонис весенний (Adonis vernalis L.) 9; Лабазник обыкновенный (Filipendula vulgaris Moench) 9; Кровохлебка лекарственная (Sanquisorba officinalis L.) 2,4,8,9,13; Оносма простейшая (Onosma simplicissiva L.) 10; Зопник клубненосный (Phlomis tuberosa L.) 1,8,9; Вероника колосистая (Veronica spicata L.) 8; Подмаренник настоящий (Galeum verum L.) без локализации; Колокольчик сибирский (Camhanula sibirica L.) 9,10; Колокольчик болонский (C. bononiensis L.) 4; Астра альпийская (Aster alpinus L.) 9 (опушки); Василек русский (Centaurea ruthenica Lam.) 4; Василек сибирский (C. sibirica L.) 9; Полынь широколистная (Artemisia latifolia Ledeb.) 9.

Во флоре лесов Приуфимского низкогорного лесорастительного района отмечаются и растения, не принадлежащие к вышеуказанным трем флоро-ценотическим комплексам (далее разнотравье):

Кустарники и деревья: Ива шерстистопобеговая (Salix dasyclados Wimm.) 7; Ива корзиночная (S. viminalis L.) 7; Ива трехтычинковая (S. triandra L.) 7; Ива белая (S. alba L.) 7; Ива чернеющая (S. myrsinifolia Salisb.) 13.

Травы: Пузырник горный (Gystopteris montana (Lam.) Desv.) 8; Кочедыжник женский (Athyrium filix-femina L.) 5; Перловник поникший (Melica nutans L.) 1,2,4,5,9,11,13; Мятлик лесной (Poa nemoralis L.) 9; Осока колючковатая (Carex muricata L.) 9; Осока белая (C. alba Scop.) 8,13; Лук черемша (Allium victorialis L.) 1; Дремлик чемерицевидный (Epipactis helleborine (L.) Crantz) 9; Звездчатка злаковая (Stellaria graminea L.) 4,8; Ясколка малоцветковая (Cerastium pauciflorum Stev. ex Ser.) 13; Ясколка дернистая (C. holosteoides Fries) 9; Ясколка уральская (C. uralense Grub.) 0,8; Гравилат речной (Geum rivale L.) 0,6,7; Герань сибирская (Geranium sibiricum L.) 4; Зверобой изящный (Hypericum elegans Cteph.) 1,9; Кадения сомнительная, жгункорень (Kadenia dubia (Schkur) Lavrova et V.Tichom.) без локализации; Гирчовник татарский (Coniselinum tataricum Hoffm.) без локализации; Первоцвет кортузовидный (Primula cortusoides L.) 9,13; Первоцвет крупночашечный (P. macrocalix Bunge) 1,5,9; Горечавка обыкновеная (Gentiana pneumonanthe L.) без локализации; Повилика хмелевидная (Cuscuta lupiliformis Krock.) без локализации; Незабудка разноцветная (Myosotis sparsiflora Pohe) 5; Черноголовка крупноцветковая (Prunella grandiflora (L.) Scholl.) 8,9; Черноголовка обыкновенная (P. vulgaris L.) 5,9; Пикульник красивый (Galeopsis speciosa Mill.) без локализации; Пикульник двунадрезный (C. bifida Boeun.) без локализации; Пустырник пятилопастный (Leonurus quinquelobatus Gilib.) 9; Чистец лекарственный (Stachis officinalis (L.) Trevis.) 1,5,9; Мята полевая (Mentha arvensis L.) 13; Паслен сладкогорький (Solanum dulcamara L. s.l.) 7; Коровяк метельчатый (Verbascum lychnitis L.) 9; Коровяк медвежье ухо (V. thapsus L.) 9; Вероника лекарственная (Veronica officinalis L.) без локализации; Вероника щитковая (V. scutellata L.) 7; Очанка мохнатая (Euphrasia hirtella Jord. ex Reut.) без локализации; Подорожник большой (Plantago major L.) без локализации; Подорожник средний (P. media L.) без локализации; Подмаренник болотный (Galeum palustre L.) 7; Подмаренник белый (G. album Mill.) 1,9; Подмаренник приручейный (G. rivale (Sibth. et Smith) Griseb.) 7; Подмаренник душистый (G. odoratum (L.) Scop.) 0,1,3,5,12; Валериана волжская (Valeriana wolgensis Kozak.) 13; Астра ромашковидная (Aster amellus L.) 4,9;

Мелколепестник канадский (Erigeron canadensis L.) без локализации; Жабник полевой (Filago arvensis L.) без локализации; Кошачья лапка двудомная (Antennaria dioica (L.) Moench) 10; Сушеница лесная (Gnaphalium sylvaticum L.) без локализации; Девясил шероховатый (Inula aspera Poir.) без локализации; Череда трехраздельная (Bidens tripartita L.) 6,7; Нивяник обыкновенный (Leucanthemum vulgare Lam.) 9; Нардосмия гладкая (Nardosmia laevigata (Willd.) DC.) 7; Крестовник дубравный (Senecio nemorensis L.) без локализации; Крестовник Якова (S. jacobaea L.) без локализации; Крестовник эруколистный (S. erucifolius L.) без локализации; Крестовник крупнозубчатый (S. grandidentatus Ledeb.) без локализации; Крестовник цельнолистный (S. integrifolius (L.) Glairv.) без локализации; Лопух большой (Arctium lappa L.) 6,7; Василек узкочешуйчатый (Centaurea stenolepis Kern.) 9; Василек шероховатый (C. scabiosa L.) 8,9; Осот болотный (Sonchus palustris L.) 6,7; Скерда кровельная (Crepis tectorum L.) 0,1; Ястребинка Крылова (Hieraceum krylovii Nevski ex Schlajk.) без локализации.

Таким образом, по четырем группам нами перечислено 315 видов высших растений и спектр флоры изучаемого района определяется как: 48 бореальных, 23 неморальных, 6 степных, 23 разнотравных вида. Среди бореальной группы (151 вид) велика роль южносибирских видов растений (33 вида), из которых можно указать на обычные и часто обильные: осоку стоповидную, о.большехвостую, купену душистую, березу повислую, горошек лесной, крушину ломкую, фиалку волосистую, володушку золотистую, медуницу мягенькую, прозанник крапчатый и другие менее распространенные и обильные виды. В целом среди бореального флоро-ценотического комплекса растения южносибирского происхождения составляют 22%, а среди всех видов лесной флоры района – около 11%. Большинство видов южносибирского происхождения достаточно светолюбивы, засухоустойчивы и зимостойки, то есть по экологическим свойствам ближе к растениям степного флоро-ценотического комплекса, чем другие бореальные растения. Поэтому именно они из бореальных видов чаще встречаются по опушкам и лесным полянам.

Растения неморального флоро-ценотического комплекса (74 вида) в целом представляют более тесную группу видов европейского ареала, среди них низка доля видов с иными диагнозами современного распространения, хотя часть из них считается луговыми и лугово-степными растениями, адаптировавшимися под пологом широколи-

ственных лесов после их наступления на луга и степи, в том числе и обычные, как сныть обыкновенная и звездчатка жестколистная [Горчаковский, 1968]. Все растения чаще всего мезофилы и мезофиты с достаточно высокой теневыносливостью или даже сциофиты (копытень европейский, сердечник тонколистный). Растений степного флоро-ценотического комплекса всего 19 видов, из них четыре кустарника, что составляет более 20%. В лесах района они не создают зарослей и только карагана кустарниковая (чилига) разрастается на периодически сухих почвах в сосняках и дубняках.

Сборная группа растений (71 вид), не входящих во флоро-ценотические комплексы – это чаще всего или растения пойменных и припойменных местообитаний (ивы шерстистопобеговая, корзиночная, трехтычинковая, белая, гравилат речной, паслен сладко-горький, вероника щитковая, подмаренник болотный, приручейный, череда трехраздельная, нардосмия гладкая, осот болотный) или лесные «рудералы» (черноголовки крупноцветковая и обыкновенная, пикульники красивый и двунадрезный, пустырник пятилопастный, подорожники большой и средний, мелколепестник канадский, нивяник обыкновенный, крестовники дубравный, Якова, эруколистный, крупнозубчатый и цельнолистный, лопух большой). Есть среди этих растений и типично лесные виды: кочедыжник женский, перловник поникший, мятлик лесной, лук черемша, дремлик чемерицевидный, ясколки малоцветковая, дернистая и уральская, кошачья лапка двудомная. В целом эта группа представлена растениями очень разных экологических групп по отношению ко всем основным факторам среды, но всех их (кроме пойменных и лесных) объединяет непостоянство наличия под пологом лесов Приуфимского низкогорного района и малый вклад в формирование подпологовой лесной среды.

3.6. Анализ флоры по типам лесорастительных условий

Разнообразные условия произрастания растений, связанные с различиями подпологовых факторов среды, приводят к значительной дифференциации флоры по типам лесорастительных условий (табл.3). Уже количественное сравнение видов растений, отмеченных нами в различных типах ЛРУ, показывает эту дифференциацию – количество видов растений в суходольных типах ЛРУ (за исключе-

Таблица 3

Количественная характеристика флоры Приуфимского низкогорного района по типам лесорастительных условий
(количество видов и их доля в составе флоры типа ЛРУ, %)

Тип ЛРУ	Всего видов	Флоро-ценотические комплексы				Прочие виды
		неморальный	бореальный		степной	
			всего	в том числе южно-сибирских		
0-кр-сн	55	16/29	23/42	8/15	нет	16/29
1-кн-сн	98	32/32	50/52	14/15	2/2	14/14
2-орл-сн	49	20/41	24/49	8/16	1/2	4/8
3-кн-сн	52	20/38	28/54	7/13	1/2	3/6
4-чил	51	17/33	23/45	11/22	7/14	4/8
5-хв-кисл-сн	101	29/29	62/61	10/10	нет	10/10
6-лбз-кисл-сн	49	13/27	29/59	7/14	нет	7/14
7-сн-лбз	34	4/12	16/47	2/6	нет	14/41
8-лп-зм	92	22/24	54/59	7/7	5/5	11/12
9-ос-зм	153	39/25	80/52	21/14	13/8	21/15
10-зиг-зм	59	8/14	42/71	12/20	6/10	3/5
11-лп-кисл-сн	50	14/28	35/70	7/14	нет	$^{1}/_{2}$
12-мп-зм	73	13/18	57/78	10/14	нет	$^{3}/_{4}$
13-сф-зм	81	12/15	59/73	6/7	1/1	9/11
Всего видов	315	74/23	151/48	33/10	19/6	71/23

нием 7–снытево-лабазникового) изменяется от минимального из 49 видов в лбз-кисл-сн и орл-сн типах ЛРУ до 153 видов в ос-зм, т.е. охватывающего половину лесной флоры изучаемого района. При этом выявляются центры локализации флоры. В целом по всем элементам флоры – это широкие плато (1–кп-сн), подошвы склонов всех экспозиций (5–хв-кисл-сн) и немерзлотные инсолируемые склоны, причем в ос-зм типе ЛРУ отмечается максимальное число видов растений из всех элементов флоры. Растения неморального флоро-ценотического комплекса встречаются повсеместно, но их участие повышено в лесорастительных условиях, приуроченных к положительным элементам рельефа, хотя в количественном отношении (39 видов) лидируют насаждения ос-зм типа ЛРУ. Для растений бореаль-

ного флоро-ценотического комплекса, участвующих в сложении травяного покрова всех насаждений, отмечается увеличение доли в склоновых, особенно теневых, местоположениях. Тем не менее во всех лесорастительных условиях флора определяется как бореально-неморально-разнотравная. Бореальные виды южносибирского происхождения также довольно равномерно встречаются во всех лесорастительных условиях, но повышают свое участие в насаждениях инсолируемых склонов и в условиях периодического пересыхания почв (4–чил). Еще более четко это проявляется у растений степного флоро-ценотического комплекса, которые четко локализованы в этих местообитаниях. Наконец, растения разнотравья составляют почти половину флоры пойменных местообитаний (7–сн-лбз), широко представлены на широких плато (1–кп-сн), их северных перегибах (0–кр-сн тип ЛРУ) и на инсолируемых немерзлотных склонах. В остальных лесорастительных условиях их участие в сложении травяного покрова незначительное.

Рассмотрение факторов природной среды, присущих тем или иным местообитаниям изучаемого района, позволяет выделить те из них, которые приводят к дифференциации флоры. Это, во-первых, специфический для подзоны темнохвойно-широколиственных лесов фактор многолетнего промерзания подпочвенных слоев, присущий для сфагново-зеленомошного на северных и зигаденусово-зеленомошного на инсолируемых склонах типов ЛРУ, исключающий произрастание более теплолюбивых неморальных видов растений. Во-вторых, это специфичный только для сн-лбз типа ЛРУ режим поемности. В-третьих, это инверсия температур, приводящая к повышению температур в течение всего года в положительных элементах рельефа и снижению в отрицательных, что особенно сказывается по отношению к древесным растениям. В-четвертых, это неустойчивый режим влажности почв в лесорастительных условиях на узких плато, южных перегибах и дренированных южных склонах. В-пятых, это режим инсоляции, с одной стороны повышенный на инсолируемых склонах, с другой – пониженный на теневых. В целом, по-видимому, справедливо исключить из рассмотрения факторы богатства и кислотности почвы из-за потенциального богатства элементами минерального питания известняков как почвообразующей породы и их же влияния на режим кислотности почв в сторону нейтральной реакции. Наконец, в-шестых, в некоторых лесорастительных условиях велика роль межвидовой конкуренции между травами, что в основ-

ном относится к лесорастительным условиям, где режим влажности почв определяется и дополнительным подтоком воды – это лога и их вершины, северные перегибы плато, подошвы склонов, припойменные и пойменные местообитания.

В крапивно-снытевом типе лесорастительных условий (0–кр-сн), как уже отмечалось выше, встречаются все деревья суходольных типов леса, но в целом флора немногочисленна (55 видов), состоит в основном из неморальных (кострец Бенекена, купена многоцветковая, хмель обыкновенный, воронец колосовидный, сныть обыкновенная, чистец лесной, колокольчик крапивнолистный, бодяк огородный) и бореальных (бор развесистый, чемерица белая, лилия кудрявая, крапива двудомная, борец высокий, недотрога обыкновенная, володушка золотистая, борщевик сибирский, яснотка белая, коростравник татарский, бодяк разнолистный, цицербита уральская, скерда сибирская, недоспелка копьевидная) представителей мезофитного средне- и высокотравья. Нижний травяной ярус мало развит и представлен низкорослыми достаточно теневыносливыми видами неморального (копытень европейский, звездчатки жестколистная и лесная, медуница неясная) и бореального (вороний глаз четырехлистный, звездчатка средняя, кислица обыкновенная, будра плющевидная) флоро-ценотических комплексов. Следует отметить отсутствие в этих лесорастительных условиях неморальных кустарников – лещины обыкновенной и бересклета бородавчатого, а так же то, что это единственное лесное местообитание бодяка огородного, цицербиты уральской, чемерицы белой.

В отличие от этого типа лесорастительных условий, где травянистая растительность в основном представлена высокотравьем, в крупнопапортниково-снытевом типе ЛРУ ярусность травяного покрова хорошо выражена, а флора отличается значительным разнообразием и включает практически все виды, отмеченные для северных перегибов. Из неморального высокотравья здесь отмечаются также овсяницы гигантская и высочайшая, гравилат городской, чина Литвинова, колокольчик раскидистый, лопухи войлочный и дубравный, а бореальное высокотравье пополняется папоротниками: щитовниками мужским и шартрским, орляком обыкновенным и такими травами, как купена душистая (только на широких плато одновременно встречаются и купена душистая и купена многоцветковая), очиток пурпуровый, герань лесная, реброплодник уральский, жабрица порезниковая, бубенчик лилиелистный, пижма обыкновенная. Возрас-

тает видовое обилие средне- и низкорослых трав, в частности отмечаются такие виды неморального флоро-ценотического комплекса, как коротконожка лесная и перистая, осока лесная, гусиный лук, пыльцеголовник длиннолистный, чина весенняя, астрагал солодколистный, фиалки трехцветная и удивительная, кипрей горный. Увеличивается обилие бореальных видов низкотравья: звездчатка Бунге, василистник желтый, костяника, земляника лесная, фиалка волосистая, ортилия однобокая, грушанка зеленоцветковая, медуница мягенькая, подмаренник северный, золотарник золотая розга. Появляются степные виды – карагана кустарниковая и зопник клубненосный. Все виды высокотравья менее мощные и больших пятен не образуют. Только в крупнопапоротниково-снытевом типе ЛРУ отмечаются осока лесная, овсяницы гигантская и высочайшая, гусиный лук малый, лук черемша, пыльцеголовник длиннолистный, василистник желтый, астрагал солодколистный, грушанка зеленоцветковая.

Тип лесорастительных условий, выделяемый также на широких плато, но почвы которого формируются на плотных бескарбонатных пермских глинах – орляково-снытевый – беднее по составу флоры, чем описанный выше. Обилие видов всех групп меньше в 2 раза, но это самый «неморальный» тип ЛРУ по составу флоры. Здесь главные лесообразователи ель сибирская и пихта сибирская не образуют древостоев и представлены только в подросте и одиночными деревьями. Из хвойных представлена только сосна, которая может образовывать сомкнутые древостои. Из неморальных видов трав отметим щитовник мужской, кострец Бенекена, коротконожку перистую, звездчатку жестколистную, клевера горный и средний, фиалку удивительную, лазурник трехлопастной, медуницу неясную, яснотку пурпурную, норичник Скополя, наперстянку крупноцветковую, колокольчик крапивнолистный, из бореального флоро-ценотического комплекса – бор развесистый, вейник тупочешуйчатый, ежу сборную, купену душистую, борец высокий, василистник простой, костянику, репейничек волосистый, володушку золотистую, медуницу мягенькую, подмаренник северный, валериану аптечную. Только в этом типе ЛРУ отмечены местообитания для клевера среднего, яснотки пурпуровой, норичника Скополя.

Флора узких плато (3–кн-сн тип ЛРУ) представляет собой обедненную флору широких плато – практически полностью выпадают представители высокотравья. Следует отметить произрастающие

здесь такие высокорослые неморальные виды, как щитовник мужской, костер Бенекена, воронец колосовидный, гравилат городской, чистец лесной. Бореальное высокотравье несколько богаче: бор развесистый, ежа сборная, крапива двудомная, живокость высокая, борец высокий, герань лесная, володушка золотистая, дудник лесной. Из других неморальных видов отметим также постоянное произрастание герани Роберта, которая изредка встречается и на южных склонах в лп-зм типе ЛРУ. На нешироких плато разрастается коротконожка перистая, появляются осоки волосистая и большехвостая, вороний глаз четырехлистный, копытень европейский, звездчатки жестколистная, средняя и лесная, костяника, земляника лесная, фиалки удивительная и холмовая, медуница неясная, будра плющевидная, подмаренники душистый и северный. Степной комплекс представлен только караганой кустарниковой.

В чилиговом типе ЛРУ флора еще более обедняется за счет постоянных компонентов неморального и бореального флоро-ценотических комплексов, причем последний наполовину представлен видами южносибирского происхождения. Степной комплекс из 7 видов – это доминирующая в подлеске карагана кустарниковая, а также вишня кустарниковая, жостер слабительный и травы – спаржа лекарственная, кровохлебка лекарственная, колокольчик болонский и василек русский, причем два последних вида встречаются только в этих местообитаниях. Из трав неморального комплекса отметим кострец Бенекена, коротконожку перистую, звездчатку жестколистную, башенницу голую, землянику зеленую, фиалки удивительную и холмовую, лазурник трехлопастной, винцетоксикум ласточник, медуницу неясную, вероннку дубравную. Бореальные виды трав представлены вейником тупочешуйчатым, осокой большехвостой, купеной душистой, земляникой лесной, геранью ложносибирской, володушкой золотистой, грушанкой средней, медуницей мягенькой, будрой плющевидной, душицей обыкновенной. Разнотравье образуют перловник поникший, звездчатка злаковая, герань сибирская, астра ромашковидная, т.е. виды достаточно засухоустойчивые.

Подошвы склонов, где выделяется хвощево-кислично-снытевый тип лесорастительных условий, являются одним из центров богатой флоры – здесь отсутствуют только виды степного комплекса. Преобладают виды бореального флоро-ценотического комплекса: страусник обыкновенный, щитовник шартрский, орляк обыкновенный, хвощи лесной и луговой, плаун годичный, бор развесистый, осоки

стоповидная и большехвостая, ожика волосистая, майник двулистный, лилия кудреватая, венерин башмачок настоящий, крапива двудомная, звездчатки средняя и Бунге, воронец красноплодный, борец высокий, княжик сибирский, костяника, репейничек волосистый, клевер ползучий, горошек заборный, герани луговая и лесная, кислица обыкновенная, недотрога обыкновенная, двулепестник альпийский, дудник лесной, одноцветка одноцветковая, ортиллия однобокая, медуница мягенькая, будра плющевидная, подмаренник цепкий, адокса мускусная, бубенчик лилиелистный, золотарник золотая розга, скерда сибирская, недоспелка копьевидная. Из видов неморального комплекса отмечаются щитовник мужской, осоки волосистая и пальчатая, звездчатки жестколистная и лесная, воронец колосовидный, гравилат городской, чины Литвинова, гороховидная и весенняя, герань кроваво-красная, фиалки удивительная и собачья, кипрей горный, купырь лесной, медуница неясная, чистец лесной, норичник шишковатый, вероника дубравная, наперстянка крупноцветковая, колокольчики крапивнолистный и широколистный, лопух дубравный. Заслуживают упоминания виды разнотравья: перловник поникший, первоцвет крупночашечный, незабудка разноцветковая, чистец лекарственный, подмаренник душистый. Только в этих местообитаниях встречаются страусник обыкновенный, кочедыжник женский, можжевельник обыкновенный, ладьян трехнадрезный, клевер ползучий, герань кроваво-красная, незабудка редкоцветковая и колокольчик широколистный. В подлеске появляется смородина черная, в краевом возобновлении участвует ольха серая.

В припойменных условиях и по днищам суходольных логов (6–лбз-кисл-сн) из-за буйного разрастания высокотравья флора значительно обедняется и по преимуществу представлена крупными травами: щитовником мужским, хмелем обыкновенным, крапивой двудомной, гравилатом городским, лабазником вязолистным, бутенем Прескотта, купырем лесным, дудником лесным, борщевиком сибирским, снытью обыкновенной, вербейником обыкновенным, чередой трехраздельной, лопухами войлочным и большим, осотом болотным. Из низкорослых трав флора представлена видами с высокой теневыносливостью, часто лазающими: звездчатками жестколистной и средней, вербейником монетным, вьюнком полевым, подмаренником цепким, адоксой мускусной. Только здесь отмечается чесночница черешковая. В подлеске появляется ежевика сизая, а в древостое – ольха серая и изредка вяз гладкий.

Специфичность пойменных местообитаний, выделяемых как снытево-лабазниковый (7–сн-лбз) тип лесорастительных условий, сказывается и на составе флоры – это присущие только этим местообитаниям тополь черный, ивы шерстистопобеговая, корзиночная, трехтычинковая и белая, калужница болотная, повой заборный, паслен сладко-горький, вероника щитковая, подмаренники болотный и приручейный, нардосмия гладкая. Из обычных для района видов отмечаются лишь крапива двудомная, звездчатка средняя, смородина черная, малина обыкновенная, сныть обыкновенная, лабазник вязолистный, лопухи войлочный и большой. Коренные древостои в этом типе ЛРУ образует ольха серая, а производными являются низкорослые древостои из черемухи обыкновенной.

Липняково-зеленомошный тип лесорастительных условий (8–лпзм), выделяемый на западных и восточных склонах, чаще всего в верхней их трети, характеризуется как один из центров многообразия флоры. Это виды неморального флоро-ценотического комплекса: щитовник мужской, осока пальчатая, копытень европейский, звездчатка жестколистная, воронец колосовидный, борец дубравный, сердечник тонколистный, чины весенняя и гороховидная, герань Роберта, зверобой продырявленный, фиалка удивительная, лазурник трехлопастной, винцетоксикум ласточник, медуница неясная, колокольчик крапивнолистный. Из борсальных видов отметим диплазиум сибирский, пузырник горный, голокучники трехраздельный и Роберта, хвощ луговой, бор развестистый, вейники тупочешуйчатый и тростниковый, осоку большехвостую, зигаденус сибирский, венерин башмачок настоящий, любку двулистную, крапиву двудомную, звездчатку Бунге, мерингию бокоцветную, живокость высокую, борец высокий, княжик сибирский, лютик едкий, василистник простой, адонис апеннинский, костянику, землянику лесную, герани луговую и лесную, дудник лесной, ортилию однобокую, грушанку круглолистную, седмичник европейский, кортузу Маттиоля, медуницу мягкую, подмаренник цепкий, колокольчик скученный, золотарник золотая розга, девясил британский, горькушу спорную. В этих лесорастительных условиях отмечаются единственные местообитания пузырника горного, любки двулистной, борца дубравного, лютика едкого, вероники колосистой. В подлеске появляются смородина щетинистая, кизильник черноплодный, ракитник русский, свидина белая.

Еще большим набором видов растений отличается осочково-зеленомошный тип лесорастительных условий, характеризующийся повышенным световым довольствием по сравнению с предыдущим типом ЛРУ. Здесь флора включает почти все виды лп-зм типа лесорастительных условий, но исключительно богата и видами, присущими только этим местообитаниям. Поэтому отметим те виды, которые добавляются к флоре лп-зм типа ЛРУ. Неморальный флороценотический комплекс обогащается за счет коротконожек лесной и перистой, башенницы голой, земляники зеленой, гравилата городского, клевера горного, фиалок собачей и холмовой, норичника шишковатого, вероники дубравной, наперстянки крупноцветковой, колокольчика раскидистого, ястребинки волосистой. Из этого флороценотического комплекса здесь единственные местообитания гнездовки настоящей, пыльцеголовника красного, неоттианты клобучковой, дрока красильного, горошка гороховидного, коровяка черного, колокольчиков персиколистного и рапунцелевидного, девясила шершавого. Бореальный комплекс пополняется хвощом камышевидным, осокой корневищной, ожикой волосистой, купеной душистой, майником двулистным, венериным башмачком крупноцветковым, дремликом темнокрасным, калипсо луковичной, звездчаткой средней, лютиком золотистым, очитком пурпуровым, боярышником кроваво-красным, репейничком волосистым, ракитником Цингера, клевером лупиновым, горошком мышиным, геранью ложносибирской, кислицей обыкновенной, фиалкой волосистой, иван-чаем узколистным, реброплодником уральским, володушкой золотистой, жабрицей порезниковой, грушанкой средней, вербейником обыкновенным, первоцветом кортузовидным, душицей обыкновенной, линнеей северной, жимолостью алтайской, колокольчиком круглолистным, бубенчиком лилиелистным, прозанником крапчатым. Только в осзм типе ЛРУ отмечены следующие бореальные виды: лютик многоцветный, василистник малый, чистотел большой, репейничек азиатский, горошек лесной, черника, вероника длиннолистная, ястребинка зонтичная. Степной комплекс пополняется за счет спаржи лекарственной, жостера слабительного, зопника клубненосного, колокольчика сибирского. Только для этого типа ЛРУ отмечаются такие степные виды, как адонис весенний, лабазник обыкновенный, астра альпийская, василек сибирский, полынь широколистная, а также виды разнотравья: мятлик лесной, осока колючковатая, дремлик чемерицевидный, ясколка дернистая, пустырник пятилопастный, ко-

ровяки метельчатый и медвежье ухо, нивяник обыкновенный, василек узкочешуйчатый. Таким образом, только здесь отмечается 31 вид растений.

При тех же условиях инсоляции на крутосклонах при наличии многолетней почвенной мерзлоты флора значительно изменяется. Это, во-первых, практически полное выпадение видов растений неморальной флоры, во-вторых, обеднение бореальной флоры, в-третьих, появление специфических растений степного флоро-ценотического комплекса. Так, из неморальных видов здесь произрастают только коротконожка перистая, звездчатка жестколистная, бересклет бородавчатый, фиалка удивительная, сныть обыкновенная, винцетоксикум ласточник, медуница неясная, вероника дубравная. Более широко представленный бореальный комплекс включает в этих местообитаниях голокучник трехраздельный, хвощи луговой и камышевидный, лиственницу Сукачева, сосну обыкновенную, ель сибирскую, пихту сибирскую, вейник тупочешуйчатый, осоку большехвостую, зигаденус сибирский, майник двулистный, венерин башмачок крупноцветный, иву лапландскую, горец змеиный, живокость высокую, княжик сибирский, смородину щетинистую, боярышник кроваво-красный, костянику, землянику лесную, розу гололистную, раситник Цингера, клевер лупиновый, крушину ломкую, волчьеягодник обыкновенный, иван-чай узколистный, жабрицу порезниковую, грушанку среднюю, кортузу Маттиоля, змееголовник Руйша, подмаренник северный, линнею северную, калину обыкновенную, жимолости алтайскую и обыкновенную, бубенчик лилиелистный, горькушу спорную, прозанник крапчатый. Растения степного комплекса представлены здесь овсецом Шелля, кизильником черноплодным, вишней кустарниковой, жостером слабительным, оносмой простейшей, колокольчиком сибирским. Мерзлотные инсолируемые крутосклоны единственные местообитания для овсеца Шелля, оносмы простейшей, змееголовника Руйша, кошачей лапки двудомной.

Теневое положение на северных крутосклонах местообитаний липняково-кислично-снытевого типа лесорастительных условий наряду с высокой сомкнутостью сложных древостоев, развитием полога липы, зачастую имеющей здесь стланниковую форму роста, резко ограничивают обилие флоры как неморальных, так и бореальных видов растений. Из неморальных видов растений здесь произрастают травы: щитовник мужской , коротконожка перистая, копытень европейский, звездчатка жестколистная и лесная, воронец колосо-

видный, фиалка удивительная, сныть обыкновенная, медуница неясная; из кустарников: бересклет бородавчатый и деревья – дуб черешчатый, ильм, клен остролистный, липа сердцелистная. Бореальная флора также небогатая, включающая наряду с елью сибирской, пихтой сибирской, сосной обыкновенной, березами пушистой и бородавчатой, осиной и ивой козьей, кустарники и кустарнички – княжик сибирский, малину обыкновенную, черемуху обыкновенную, крушину ломкую, волчеягодник обыкновенный, ортилию однобокую, грушанку малую, калину обыкновенную и жимолость обыкновенную. Немногочисленные травы этого флоро-ценотического комплекса представлены диплазиумом сибирским, голокучником трехраздельным, хвощами луговым и камышевидным, вейником тростниковым, осокой большехвостой, вороньим глазом четырехлистным, майником двулистным, надбородником безлистным, крапивой двудомной, звездчаткой средней, костяникой, кислицей обыкновенной, двулепестником альпийским, кортузой Маттиоля, медуницей мягенькой, будрой плющевидной, подмаренником северным, скердой сибирской. Из-за теневых условий под пологом лесов в этом типе ЛРУ невелико участие южносибирских видов, а степные отсутствуют. Разнотравье представлено перловником поникающим. Специфических для данного типа ЛРУ видов нет.

Охлаждение почв и подпочвенных горизонтов в мелкопапоротниково-зеленомошном типе лесорастительных условий приводит к ограничению обилия видов древесных и кустарниковых растений и одновременно к росту количества видов травянистых растений, и в целом флора этих местообитаний количественно увеличивается почти в полтора раза. Это, в первую очередь, связано с тем, что в этих условиях из лиственных деревьев только березы бородавчатая и пушистая стабильно входят в состав древостоев, из-за чего под их пологом светлее, чем под пологом насаждений липняково-кисличноснытевого типа ЛРУ. Тем не менее при практически равном количестве видов неморального флоро-ценотического комплекса в сравниваемых условиях общая доля их во флоре значительно снижается при одновременном росте доли бореальных видов, так что мп-зм тип ЛРУ можно считать самым «бореальным» из всех рассматриваемых типов. Из неморальных видов здесь отмечаются слаборазвитые кустарники и деревья: лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый (оба вида возобновляются исключительно за счет потока плодов и семян выше располагающихся плодоносящих кустов, произрастаю-

щих в лп-кисл-сн типе ЛРУ, а само чередование снизу вверх типов ЛРУ мп-зм – лп-кисл-сн очень частое на теневых немерзлотных склонах), клен остролистный и липа сердцелистная. Неморальные травы средне- и низкорослые: щитовник мужской, звездчатки жестколистная и лесная, чина весенняя, фиалка удивительная, сныть обыкновенная, медуница неясная. В древостое доминируют ель сибирская, сосна обыкновенная, березы бородавчатая и пушистая, т.е. виды бореального флоро-ценотического комплекса, но пихта сибирская и осина представлены в древостое только одиночными деревьями. Богат набор бореальных кустарников: ива козья (иногда деревья второго яруса), смородина щетинистая, рябина обыкновенная, малина обыкновенная, ракитник Цингера, крушина ломкая, волчеягодник обыкновенный, свидина белая, бузина сибирская, жимолости алтайская и обыкновенная. Однако кустарниковый подлесок вкупе с неморальными видами не достигает большого развития. Бореальные травы и кустарнички также низкорослые, реже среднерослые – это голокучники трехраздельный и Роберта, щитовник шартрский, хвощи лесной и камышевидный, плаун годичный, вейник тупочешуйчатый, осоки стоповидная, корневищная и большехвостая, зигаденус сибирский, майник двулистный, гудайера ползучая, крапива двудомная, горец змеиный, звездчатка Бунге, мерингия бокоцветная, воронец красноплодный, живокость высокая, княжик сибирский, лютик золотистый, белозор болотный, костяника, земляника лесная, кислица обыкновенная, фиалка волосистая, двулепестник альпийский, жабрица порезниковая, ортилия однобокая, грушанки малая и средняя, подъельник обыкновенный, седмичник обыкновенный, кортуза Маттиоля, подмаренники душистый и северный, линнея северная, бебенчик лилиелистный, горькуша спорная. Растений, характерных только для мелкопапоротниково-зеленомошного типа ЛРУ, нет.

Лесорастительные условия (13–сф-зм), характеризующиеся промерзанием подпочвенных слоев и нижних горизонтов почвы, имеют схожий набор видов травяно-мохового покрова, кустарников, но некоторые виды не только снижают свое обилие, но уже не проходят полностью своего онтогенеза, не плодоносят и размножаются или вегетативно, или за счет потока семян и плодов из расположенных выше по склону насаждений других типов ЛРУ. В этих условиях не развиваются до деревьев не только представители неморальной флоры, но и многие бореальные деревья: пихта сибирская, береза бородавчатая, осина. Неморальных трав немного: осока пальчатая, звез-

дчатки жестколистная и лесная, сердечник тонколистный, чина весенняя, фиалка холмовая, сныть обыкновенная, медуница неясная, ястребинка волосистая. Комплекс бореальной флоры трав и кустарников более многочисленный и состоит из голокучников трезраздельного и Роберта, диплазиума сибирского, хвощей лугового и камышевидного, плауна годичного, вейника тупочешуйчатого, осок корневищной и большехвостой, зигаденуса сибирского, ожики волосистой, майника двулистного, венериного башмачка пятнистого, дремлика темнокрасного, гудайеры ползучей, калипсо луковичной, крапивы двудомной, горца змеиного, звездчаток средней и Бунге, мерингии бокоцветной, воронца красноплодного, живокости высокой, княжика сибирского, лютика золотистого, белозора болотного, костяники, горошка мышиного, кислицы обыкновенной, иван-чая узколистного, ортилии однобокой, грушанок малой и круглолистной, брусники, седмичника европейского, кортузы Маттиоля, подмаренника северного, линнеи северной, золотарника золотая розга, горькуши спорной, недоспелки копьевидной, латука сибирского. Из степных видов отмечается только низкорослая кровохлебка лекарственная. Довольно велико участие разнотравья – перловник поникший, осока белая, ясколка малоцветковая, первоцвет кортузовидный, мята полевая, валериана волжская. Специфичными только для этого типа лесорастительных условий являются: венерин башмачок пятнистый, ива чернеющая, ясколка малоцветковая, брусника, мята полевая, валериана волжская, латук сибирский.

Как видно из вышеизложенного, на северных склонах мало растений, специфичных для каждого из выделенных типов ЛРУ, но список растений, произрастающих только в теневых местоположениях, довольно внушительный – это голокучник Роберта, венерин башмачок пятнистый, гудайера ползучая, ива чернеющая, ясколка малоцветковая, белозор болотный, грушанка малая, брусника, мята полевая, валериана волжская, латук сибирский.

В процессе рассмотрения растений по флоро-ценотическим комплексам в различных лесорастительных условиях мы уже указали на стенотопные их виды, но не менее интересны виды эвритопные, присущие большинству типов ЛРУ (укажем на те из них, которые встречаются в 8 и более типов ЛРУ). Это, из деревьев, сосна обыкновенная, ель сибирская, пихта сибирская, осина, березы бородавчатая и пушистая, дуб черешчатый, ильм, клен остролистный, липа сердцевидная. Из кустарников широко представлены следующие виды: ива

козья (иногда дерево 2 величины), рябина обыкновенная, малина обыкновенная, черемуха обыкновенная, бересклет бородавчатый, волчьеягодник обыкновенный, крушина ломкая, малина обыкновенная и жимолость обыкновенная. Из травянистых видов и кустарничков отметим: щитовник мужской, осоку большехвостую, лилию кудреватую, крапиву двудомную, звездчатки жестколистную и среднюю, костянику, землянику лесную, фиалку удивительную, сныть обыкновенную, медуницу неясную, подорожники большой и средний, подмаренник северный. Как видим, таких видов совсем немного, абсолютно преобладают деревья и кустарники, большинство которых поселяются повсеместно. Поэтому укажем и те, которые по своим эколого-биологическим особенностям могут заселять лишь специфические местообитания. Это, во-первых, лиственница Сукачева, встречается исключительно в местообитаниях с многолетней почвенной мерзлотой. Во-вторых, виды тополей и ив – обитателей пойменных местообитаний, где произрастает и ольха серая, входящая отдельными деревьями в насаждения припойменных и подошвенных местообитаний. Из ив вне пойм в суходольных лесах растут ивы черниющая, лапландская и козья, деревца которой встречаются во многих лесорастительных условиях (особенно в формирующихся молодняках). Близкий к ольхе серой экологический ареал имеет редкий здесь вяз гладкий, встречающийся в пойменных и припойменных условиях. Смородина черная отмечается в условиях со свежими и сырыми почвами в выровненных местоположениях, а смородина щетинистая – только в склоновых лесах. Кизильник черноплодный наравне с редким боярышником кроваво-красным произрастает только на инсолируемых склонах, чаще в разреженных лесах. Ежевика сизая – это растение влажных и периодически сырых местообитаний. Роза гололистная и вишня степная характерны для сухих и инсолируемых местообитаний. Из бобовых кустарников дрок красильный отмечается только в осочково-зеленомошном, ракитник русский – в лп-зм и сф-зм типах ЛРУ, а ракитник Цингера – уже в 5 типах ЛРУ на относительно богатых почвах с постоянным режимом влажности. Чилига, как и жестер слабительный, напротив, предпочитает местообитания с периодически пересыхающими почвами. Свидина белая растет в трех типах лесорастительных условий, всегда в нижних частях крутосклонов, чаще на мерзлотных и охлажденных почвах. Бузина красная отмечается во многих типах ЛРУ, почти всегда на минерализованной поверхности, чаще на местах вывалов деревьев с корневой

системой. Наконец, жимолость алтайская отмечается чаще в местообитаниях с многолетней мерзлотой, но встречается и в близких местообитаниях (9–ос-зм; 10–зиг-зм; 13–сф-зм), но обязательно с хорошо развитым моховым покровом.

Кратко остановимся на характеристике реликтовых и редких растений Приуфимского низкогорного лесорастительного района, охарактеризованных довольно подробно в ряде публикаций [Ю.Кулагин, Окишев и др., 1978; Ю.Кулагин, Баталов и др., 1982; Мартьянов, Баталов и др., 1996, 1999]. Ранее были обсуждены экологические ареалы плиоценовых реликтов – лазурника трехлопастного, костреца Бенекена, короставника татарского и герани Роберта, экологический ареал которых охватывает весь (без пойменных) ряд местообитаний, обобщенных нами в единый экологический ординационный ряд ксерофитизации (типы ЛРУ 6-5-0-1-2-3-4), и немерзлотные местообитания инсолируемых склонов [Ю.Кулагин, Баталов и др., 1982]. Адокса мускусная (5–кв-кисл-сн, 6–лбз-кисл-сн) и подъельник обыкновенный (9-ос-зм; 12-мп-зм) лишь в некоторой степени расширяют этот экологический ареал за счет теневых немерзлотных местообитаний. Плейстоценовые реликты – зигаденус сибирский и горькуша спорная в отличие от плиоценовых локализованы в мерзлотных и близким к ним местообитаниях (9–ос-зм; 10–зиг-зм; 13–сф-зм). К этим видам близка лиственница Сукачева, насаждения которой приурочены исключительно к мерзлотным местообитаниям. Как установлено генетическими исследованиями, лиственница на Уфимском плато имеет особую популяционную структуру, издавна потеряла связь с центральной горно-лесной и развивается в небольших изолированных субпопуляциях [Путенихин, 1986, 1990, 1993, 1995; Тимерьянов, 1993]. О своеобразии уфимской популяции говорит и характер травяно-мохового покрова под ее пологом, резко отличающийся от такового других лиственничников Южного Урала [Мулдашев, 1998а]. По-видимому, с большой степенью вероятности, лиственничники Приуфимского низкогорного лесорастительного района имеют плейстоценовое происхождение, когда они имели более широкое распространение. Анализ флоры редких и исчезающих видов растений водоохранно-защитных лесов Уфимского плато показал, что флора древних лесов включает в себя большинство из видов Красной книги РБ, связанных в своем ареале с неморальными и бореальными лесами [Мартьянов, Баталов и др., 1999].

Проведенный анализ флоры позволил выделить для Приуфимского низкогорного района ряд стенотопных и эвритопных видов.

Показано, что видовая специфичность растений по жизненным формам повышается в ряду: деревья – кустарники – травы – кустарнички. Выявлены ареалы реликтовых и редких растений. Специфичность местообитаний сказывается лишь при значительных проявлениях таких факторов, как охлаждения почв до их промерзания (10–зиг-зм; 13–сф-зм тип ЛРУ), сочетания повышенной инсоляции с неустойчивым режимом влажности почв, периодически пересыхающих в течение вегетационного периода (2–орл-сн, 3–кн-сн, 4–чил типы ЛРУ), и, напротив, сырых или периодически сырых в пойменных и приpойменных местообитаниях (6–лбз-кисл-сн; 7–сн-лбз типы ЛРУ). Остальные типы лесорастительных условий пригодны для произрастания практически всех видов растений, и здесь отсутствие тех или иных видов определяется фитоценотической средой, чаще всего высокой сомкнутостью сложных по строению древостоев и высокорослых трав. Крайним проявлением неспецифичности являются местообитания осочково-зеленомошного типа лесорастительных условий, где из-за повышенной инсоляции на достаточно плодородных дерново-карбонатных почвах с постоянной достаточной их влажностью могут встречаться растения, представляющие почти половину флоры изучаемого района.

3.7. Видовой состав мохового покрова в насаждениях зеленомошной группы типов лесорастительных условий

Лесные мхи – важный компонент живого напочвенного покрова, особенно в типах леса зеленомошной группы, где они часто являются мощным эдификатором условий, регулирующим процессы возобновления и роста в нижнем ярусе растительности. В такой роли мхи чаще выступают в полосе средней и северной тайги, но и в условиях южной тайги, и в подзоне широколиственно-хвойных лесов имеется ряд местообитаний, в которых моховой покров играет заметную роль. В частности, в Приуфимском низкогорном лесорастительном районе выделяется 4 типа лесорастительных условий зеленомошной группы. В таких местообитаниях именно моховой покров определяет состав и количество подроста древесных растений, выступая наряду с минерализованными участками и лесной подстилкой своеобразным субстратом для поселения. Сведений о флористическом

Таблица 4

Видовой состав мхов и их встречаемость (%) в составе мохового покрова на теневых склонах

Виды мхов	Тип леса, № пр.пл.			
	лиственничник сф-зм№42	лиственничник сф-зм№47	ельник сф-зм№91	ельник мп-зм№57
Плейроциум Шребера Pleurozium schreberii (Brid.) Mitt.	97	87	100	100
Гилокомиум блестящий Hyloconium polysetum (Hedw.) Lindb.	100	100	92	92
Дикранум морщинистый Dicranum polysetum Sw. (Hedw.) De Not.	13	+	88	24
Дикранум метловидный Dicranum scoparium Hedw.	43	20	12	36
Ритидиадельфус трехгранный Rhytidiadelphus triquertus (Hedw.) Warnst.	+	80	36	44
Родобриум розовый Rhodobrium roseum (Hedw.) Limpr.	3	7	+	16
Политрихум можжевельниковый Polytrichum juniperinum Hedw.	-	+	8	-
Политрихум сжатый Polytrichum strictum Brid.	3	-	4	-
Сфагнум волосистолистный Sphagnum capillipholium (Ehrh.) Hedw.	-	-	8	-

составе мохового покрова в изучаемом районе немного, указываются только виды доминанты [Ю.Кулагин, 1978а]. Мы также не ставили основной задачей выявление полного флористического состава напочвенных мхов изучаемого района, а сосредоточили свое внимание на характеристике мохового покрова как субстрата прорастания семян и формирования подроста древесных растений. Поэтому нас интересовали виды мхов, имеющие высокое постоянство, выступающие, хотя бы в редких случаях, в качестве доминантов или содоминантов мохового покрова. Укажем, что учеты проводились на площадках 1 х 0,5 м, где определялись общее покрытие мхов, покрытие и высота каждого вида мха с учетом мертвой, но неразложившейся части стеблей (очеса), встречаемость и обилие подроста дре-

Таблица 5

Видовой состав мхов и их встречаемость (%) в составе мохового покрова на инсолируемых склонах

Виды мхов	Тип леса, № пр.пл.				
	сосняк ос-зм, № 68	пихто-ельник ос-зм, № 87	сосняк зиг-зм, № 52	сосняк с елью зиг-зм, № 54	пихтач хв-кисл-сн, № 86
Плейроциум Шребера Pleurozium schreberii (Brid.) Mitt.	100	100	96	95	25
Гилокомиум блестящий Hylocomium splendens (Hedw.) Lindb.	60	52	88	30	30
Дикранум морщинистый Dicranum polysetum Sw. (Hedw.) De Not.	32	56	68	70	-
Дикранум метловидный Dicranum scoparium Hedw.	-	28	4	5	20
Ритидиадельфус трехгранный Rhytidiadelphus triquertus (Hedw.) Warnst.	-	24	-	-	-
Родобриум розовый Rhodobrium roseum (Hedw.) Limpr.	-	44	-	-	15
Политрихум сжатый Poletrichum strictum Brid.	-	-	4	5	-
Птилиум лагерный гребень Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	32	16	52	85	-
Климацеум древовидный Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr.	-	12	-	-	5
Тудиум пихтовый Thuium abietinum (Hedw.) B.S.G.	-	16	4	-	100

весных пород дифференцированы по видам мхов, описывался видовой состав и проективное покрытие травянистых растений.

Моховой покров на теневых склонах в основном образуют 9 видов мхов, но большим постоянством отличаются всего 6 видов зеленых мхов, среди которых практически всегда отмечаются плейроциум Шребера и гилокомиум блестящий (табл.4). Встречаемость дикранумов морщинистого и метловидного, ритидиадельфуса трехгран-

ного и родобриума розового при их высоком постоянстве значительно изменяется от единичных растений до 80–88%, родобриума розового не превышает 16%. Политрихумы межжевельниковый и сжатый, сфагнум волосистолистный часто растут совместно, образуя подушки в самых холодных условиях сфагново-зеленомошного типа ЛРУ, распространены в разреженных однопородных древостоях из ели сибирской и лиственницы Сукачева, но избегают образуемых этими древесными видами двухъярусных насаждений.

Видовой состав мохового покрова насаждений инсолируемых склонов (табл.5) несколько иной, но отмеченная нами постоянная группа из 6 видов теневых склонов здесь присутствует. Однако нами не отмечены политрихум можжевельниковый и сфагнум волосистолистный. Одновременно биофлора обогащается за счет птилиума лагерный гребень, климацеума древовидного и тудиума пихтового. В отличие от теневых склонов высокое постоянство имеют только плейроциум Шребера и гилокомиум блестящий, при этом последний значительно снижает свою встречаемость. Не во всех насаждениях инсолируемых склонов встречаются дикранум метловидный, ритидиадельфус трехгранный и родобриум розовый. Высоким постоянством (за исключением пихтача хвощево-кислично-снытевого) и встречаемостью отмечали птилиум лагерный гребень, вид редкий для теневых склонов. Два других вида, отсутствовавших на теневых склонах, климацеум древовидный и тудиум пихтовый, имеют низкое постоянство и встречаемость.

Интересные данные получены при учете фитоценотического положения видов мхов по признаку доминирования (табл.6).

На теневых склонах Приуфимского низкогорного района в зеленомошном покрове попеременно доминируют всего два вида мхов – плейроциум Шребера и гилокомиум блестящий. Очень редко доминантами могут выступать оба вида дикранумов и ритидиадельфус трехгранный. Родобриум розовой и птилиум лагерный гребень всегда в подчиненном положении, чаще всего представлены единичными растениями. Плейроциум Шребера полностью сохраняет свои позиции и на световых склонах, где он даже чаще выступает доминантом в зеленомошном покрове, чем на теневых склонах. Гилокомиум блестящий переходит к роли подчиненного вида с редким доминированием в зеленомошном покрове и здесь уже не образует одновидовых группировок в отличие от плейроциума Шребера, образующего до 15% одновидовых пятен площадью до 0,5 м^2. Значитель-

Таблица 6

Фитоценотическое положение видов мхов в моховом покрове насаждений теневых и инсолируемых склонов

№ п/п	Фитоценотическая характеристика	Виды мхов и их участие, %							
		плейроциум Шребера	гилокомиум блестящий	дикранум морщинистый	дикранум метловидный	ритидиадельфус трехгранный	родобриум розовый	птилиум лагерный гребень	климацеум древовидный
1*	Доминирование (покрытие более 50%)	42	40	4	1	3	0	0	-
	Содоминирование (покрытие 21–50%)	31	32	4	4	5	0	0	-
	Подчиненное (покрытие менее 20%)	27	28	92	95	92	100	100	-
2	Доминирование (покрытие более 50%)	57	17	16	0	1	0	4	0
	Содоминирование (покрытие 21–50%)	17	20	15	0	1	4	7	0
	Подчиненное (покрытие менее 20%)	26	63	69	100	98	96	89	100

*1 – зеленомошная группа типов ЛРУ;
2 – сложная группа типов ЛРУ.

но повышается роль дикранума морщинистого, но снижастся у дикранума метловидного, занимающего только подчиненное положение. В инсолируемых местоположениях наблюдается оптимум роста и развития птилиума лагерный гребень, но все же в основном он занимает подчиненное положение в сложении мохового покрова, лишь изредка выступая доминантом и содоминантом. Даже при небольшой площади учета (0,5 м^2) моховой покров редко слагается одним видом мхов, преобладают двух-, четырехвидовые группировки (на теневых склонах 93% площади, на световых – 89%). Чаще всего одновидовые участки мохового покрова отмечаются на инсолируемых склонах – 12% площади, и это всегда плейроциум Шребера (табл.7).

Таблица 7

Характеристика мохового покрова по количеству видов его слагающих в различных местообитаниях

Местоположение	Количество видов мхов и их доля в покрове ,%)						
	1	2	3	4	5	6	7
Теневые склоны	2	18	59	16	5	нет	нет
Инсолируемые склоны	12	26	32	21	5	0	3

Подушки сфагнума чаще всего одновидовые, лишь редко в них вкраплены отдельные растения политрихумов можжевельникового и сжатого, еще реже дикранума морщинистого. Подушки политрихумов чаще всего также одновидовые, но изредка с небольшой примесью дикранума морщинистого. Другие виды мхов не приживаются среди мощного очеса сфагнума и политрихумов, нередко имеющего толщину до 30 см и более.

Из приведенных материалов можно сделать выводы о светолюбии и ценотической роли мхов, отчасти по их отношению к влажности почв и режиму ее изменения. Однозначно плейроциум Шребера можно отнести к эвритопному виду зеленых мхов, доминирующему в моховом покрове в широком спектре освещенности, влажности почв, переносящему неустойчивый режим влажности в световых местоположениях. Гилокомиум блестящий на теневых склонах, не уступающий плейроциуму по конкурентной способности в плотных моховых группировках, переходит в подчиненное положение на ин-

солируемых склонах. По-видимому, это происходит не за счет инсоляции как таковой, а от пересыхания мохового покрова, сопутствующего повышенному световому довольствию. С этим же обстоятельством, вероятно, связано снижение фитоценотической роли на инсолируемых склонах дикранума метловидного и ритидиадельфуса трехгранного. Повышение фитоценотической роли дикранума морщинистого связано с его светолюбием, которым целиком объясняется и усиление позиций птилиума лагерный гребень. Родобриум розовый и климацеум древовидный не выдерживают конкуренции других видов зеленых мхов, что проявляется в повышении обилия и встречаемости в переходных к сложным типам лесах (лп-кисл-сн на теневых и лп-зм на инсолируемых склонах) и в насаждениях снытевых (сложных). Это видно на примере пихтача хвощево-кислично-снытевого (пр.пл.86). Эти виды мхов (особенно родобриум розовый) встречаются под пологом насаждений широколиственных пород, где образуют рыхлые подушки мохового покрова.

3.8. Синузии травяно-мохового покрова

Неоднородность травяно-мохового покрова в пределах лесного сообщества, как известно, обусловливается мозаичностью в освещении, микрорельефом, мозаичностью почв, неравномерностью в распределении деревьев и кустарников и связанной с этим неравномерностью опада листьев, хвои и ветвей. Микрогруппировки лесных травянистых растений, кустарничков и мхов находятся под контролем конкурентных отношений и консортивных связей. В результате векторизированных внешних влияний формируются, как правило, немногочисленные и физиономически четко выраженные синузии растений и мертвопокровные (минерализованные или с мощной подстилкой из опада хвои, листьев и ветвей) участки.

Синузии возникают в тех условиях, которые благоприятствуют росту и размножению слагающих их видов. Но в свою очередь совокупность этих видов воздействует на среду обитания и изменяет ее. В итоге формируется микросреда, оказывающая значительное воздействие на поселение и рост лесных деревьев. Свойства внутрисинузиальной среды (или микросреды) во многом обусловлены морфологией растений. Поэтому необходимо дать морфологическую харак-

Таблица 8

Распределение синузий и участков травяно-мохового покрова по типам лесорастительных условий

Тип ЛРУ	Синузии и участки местообитаний		
	слабого затенения	умеренного затенения	сильного затенения
0-кр-сн	аконитово-крапивная	снытевая	нет
1-кп-сн	крупнопапоротниковая, крапивная, вейниково-осочковая	снытевая, сочевичниковая	копытеневая,зеленомошная
2-орл-сн	орляковая, вейниково-коротконожковая	снытевая, сочевичниковая	нет
3-кн-сн	коротконожково-осочковая	крупнопапоротниковая, снытевая	копытеневая, зеленомошная
4-чил	орляковая, лазурниковая, осочково-коротконожковая	снытевая	копытеневая, зеленомошная
5-хв-кисл-сн	крупнопапоротниковая	снытевая	зеленомошная,мертвопокровный
6-лбз-кисл-сн	крупнопапоротниковая	снытевая	зеленомошная
7-сн-лбз	нет	снытево-лабазниковая	нет
8-лп-зм	орляковая,осочково-коротконожковая	снытевая,костяничная	зеленомошная
9-ос-зм	вейниково-осочковая	костяничная	зеленомошная
10-зиг-зм	осочковая	костяничная	зеленомошная
11-лп-кисл-сн	нет	снытевая, костяничная	зеленомошная
12-мп-зм	осочковая,снытевая	костяничная	зеленомошная
13-сф-зм	зеленомошно-осочковая, зеленомошно-костянична	бруснично-зеленомошная	зеленомошная, мертвопокровный

теристику основных видов трав, кустарничков и мхов с учетом их средообразующей роли.

Изменение условий внутрисинузиальной среды в связи с морфологией травянистых растений и кустарничков может осуществляться по следующим направлениям: 1 – насыщение почвы корнями и корневищами; 2 – задернение поверхности почвы; 3 – сокращение свободного пространства, не занятого стеблями и необходимого для

развертывания листьев и ветвления сеянцев; 4 – сокращение свободного пространства между поверхностью почвы и ярусом нижних листьев на стеблях трав, необходимого для беспрепятственного верхушечного роста сеянцев; 5 – затенение; 6 – погребение сеянцев при осеннем полегании.

Лесные мхи, во-первых, изменяют режим влажности, впитывая влагу или пересыхая при сильной инсоляции; во-вторых, являются субстратом для прорастания семян деревьев, препятствуя их проникновению до поверхности почвы из-за своего плотного произрастания; в-третьих, при большой толщине мохового покрова корешки всходов не достигают минеральных горизонтов; в-четвертых, мхи могут перерастать мелкие всходы и сеянцы хвойных деревьев за счет своего осеннего роста.

Распределение выделенных синузий по типам лесорастительных условий с учетом степени затенения пологом древостоя представлено в табл.8. Степень затенения определялась в процентах от общего количества света на открытом месте в данном типе ЛРУ. Поскольку в основу типологии положена форма рельефа, то приведенные три градации освещенности носят относительный характер и не могут быть общими для всех лесных участков. По сходству положения в рельефе можно выделить четыре группы типов ЛРУ: 1 – инсолируемые склоны (4–чилиговый, 8–липняково-зеленомошный, 9–осочково-зеленомошный, 10–зигаденусово-зеленомошный); 2 – теневые склоны и узкие лога (0–крапивно-снытевый, 11-–липняково-кислично-снытевый, 12–мелкопапоротниково-зеленомошный, 13–сфагново-зеленомошный); 3 – плато (1–крупнопапоротниково-снытевый, 2–орляково-снытевый, 3–коротконожково-снытевый); 4 – днища долин и подошвы склонов (5–хвощево-кислично-снытевый, 6–лабазниково-кислично-снытевый, 7–снытево-лабазниковый). В пределах этих групп выделенные категории освещения общие.

Характеризуя травяно-моховой покров, остановимся на распределении по проективному покрытию в различных лесорастительных условиях, на взаимовлиянии травяного и мохового покровов. Эти данные, приведенные в табл.9, в целом подтверждают разделение типов лесорастительных условий на две сборные группы – сложную (снытевую) и зеленомошную. В лесах сложной группы типов ЛРУ влияние зеленомошного покрова на фитоценотические условия в общем невелико в связи с незначительным проективным покрытием мхов и повышается в насаждениях переходных от сложных к зелено-

Таблица 9

Распределение зеленомошного покрова по покрытию в различных лесорастительных условиях

Тип ЛРУ	Проективное покрытие мхов (%) и их доля (%)						Общая площадь мохового покрова, %
	0	1-20	21-40	41-60	61-80	81-100	
0-кр-сн	99,9	0,1	-	-	-	-	0,1
1-кп-сн	72	25	2	-	1	-	4
2-орл-сн	99,9	0,1	-	-	-	-	0,1*
3-кн-сн	93	4	3	-	-	-	1*
4-чил	85	11	1	1	1	1	4*
5-хв-кисл-сн	59	25	5	4	2	5	12
6-лбз-кисл-сн	95	5	-	-	-	-	1
7-сн-лбз	100	-	-	-	-	-	0
8-лп-зм	88	8	2	1	0	1	3
9-ос-зм	22	27	11	9	11	20	36
10-зиг-зм	31	10	2	7	12	38	48
11-лп-кисл-сн	44	33	7	6	6	4	16
12-мп-зм	20	20	6	8	15	31	42
13-сф-зм	8	18	14	13	16	31	52

* Часто, наряду с Pleurozium schreberii, доминирует Aulacomnium palustre.

мошным, к которым, наряду с ранее отмечавшимися лесами липняково-зеленомошного на инсолируемых и липняково-кислично-снытевого типов ЛРУ на теневых склонах, можно отнести и леса хвощево-кислично-снытевого типа, где покрытие зеленомошного покрова колеблется в пределах 3–16% площади. В остальных типах лесорастительных условий площадь мохового покрова составляет всего 0,1–4%. В насаждениях зеленомошной группы типов площадь мохового покрова уже 36–52%, здесь отмечается иное распределение участков зеленомошного покрова. Если в сложной группе всегда преобладают участки с низкими покрытиями, то в зеленомошной группе типов леса 31–50% площади мохового покрова – это уже участки с проективным покрытием мхов в 61–100%. Здесь, кроме того, возрастают плотность мохового покрова и его толщина, очес мхов нередко со-

ставляет 8–10 см. Наши попытки выявить четкие закономерности в толщине мохового покрова в зависимости от световых условий, проективного покрытия мхов не дали результатов ни для одного из доминантов мохового покрова.

Распределение травяного покрова по проективному покрытию представлено в табл.10. Здесь следует отметить повышенную плотность трав в крапивно-снытевом типе ЛРУ, где проективные покрытия в синузиях высокорослых трав смещены в сторону больших значений из-за дополнительного подтока минерализованных вод с широких плато. Отмечается разрастание трав в лесорастительных условиях с дополнительным увлажнением, а также в пойменных и припойменных местообитаниях и по днищам логов в лабазниково-кислично-снытевом и снытево-лабазниковом типах ЛРУ. Напротив, засушливость условий приводит к значительному снижению проектив-

Таблица 10

Распределение травяного покрова по покрытию в различных лесорастительных условиях

Тип ЛРУ	Проективное покрытие трав (%) и их доля (%)						Среднее проективное покрытие трав (%)
	0	1-20	21-40	41-60	61-80	81-100	
0-кр-сн	-	14	9	27	24	26	58
1-кп-сн	3	47	22	13	9	6	30
2-орл-сн	4	21	27	18	19	11	42
3-кн-сн	1	55	21	16	6	1	25
4-чил	11	73	12	3	1	-	13
5-хв-кисл-сн	28	29	19	15	7	2	23
6-лбз-кисл-сн							50*
7-сн-лбз	-	-	-	-	-	100	90
8-лп-зм	5	63	17	9	4	2	21
9-ос-зм	3	62	16	9	6	4	23
10-зиг-зм	12	67	9	6	4	2	17
11-лп-кисл-сн	9	51	18	15	5	2	23
12-мп-зм	3	57	15	15	5	5	26
13-сф-зм	6	69	14	7	2	2	18

* В насаждениях лбз-кисл-сн типа ЛРУ пробные площади по всей программе не закладывались, проводились только геоботанические описания.

ного покрытия трав, что отмечается для коротконожково-снытевого типа ЛРУ и, особенно, для чилигового, где велика роль караганы кустарниковой. Высокое обилие караганы кустарниковой ограничивает развитие травяного покрова. Для насаждений, где повышена роль зеленых лесных мхов (в том числе и для переходных типов ЛРУ), обращает внимание близость значений среднего проективного покрытия трав (17–26%). Отмечается однотипность распределения трав по проективному покрытию с максимумом для покрытий до 20% и постепенным снижением участия синузий с большими покрытиями. Во всех лесорастительных условиях невелика площадь минерализованных и мертвопокровных участков. Исключение составляют насаждения, формирующиеся на подошвах склонов.

Синузии образуются различными видами мхов и травянистых растений. При этом на зеленомошном покрове присутствуют те виды трав, которые приспособились к совместному произрастанию. Напротив, при обильном разрастании травянистых растений, особенно видов неморального высокотравья, мхи чаще всего отсутствуют. Поэтому закономерно встает вопрос о взаимоотношениях лесных напочвенных мхов и травянистых растений. Анализ распределений проективного покрытия трав по участкам живого напочвенного покрова с различным покрытием их мхами показал, что среднее проективное покрытие травянистых растений практически не зависит от степени покрытия почвы зелеными мхами (табл.11).

Таблица 11

Проективное покрытие травяного яруса по участкам напочвенного покрова с различным участием зеленых мхов

Тип ЛРУ	Участки с проективным покрытием мхов, %					
	0	1-20	21-40	41-60	61-80	81-100
9-ос-зм	29*	27	26	31	31	17
10-зиг-зм	21	24	23	20	20	11
13-сф-зм	17	17	17	16	18	19

* Среднее проективное покрытие трав на данных участках.

Из приведенных примеров следует, что участки зеленомошного покрова по своему проективному покрытию не индицируют условий освещения, так как формируются в широком наборе световых

условий, что и отражается в одинаковом среднем проективном покрытии трав. По-видимому, только на инсолируемых склонах сплошной моховой покров может формироваться лишь в затенении, где травы уже не достигают значительных проективных покрытий. Отсюда возникает возможность рассмотрения возобновительной способности мохового покрова без учета покрытия трав, что, по-видимому, связано с доминированием в моховом покрове плейроциума Шребера – вида с очень широкой экологической амплитудой по отношению его к освещенности, влажности, кислотности и богатству почвы [Арискина, 1962; Елагин, 1968; Тархова, 1969,1972].

Для примера влияния развития трав мы взяли те же лесорастительные условия, которые и приведены в табл.12. В этом случае явно

Таблица 12

Зависимость проективного покрытия мхов от проективного покрытия трав в различных лесорастительных условиях

Тип ЛРУ	Участки с проективным покрытием трав, %					
	0	1-20	21-40	41-60	61-80	81-100
9-ос-зм	38*	42	46	36	25	18
10-зиг-зм	51	41	34	32	28	10
13-сф-зм	54	53	54	56	50	43

* Среднее проективное покрытие мхов на данных участках.

проявляется отрицательное влияние обилия трав на проективное покрытие мхов, особенно заметное в инсолируемых условиях (осочково-зеленомошный и зигаденусово-зеленомошный типы ЛРУ), где при больших проективных покрытиях трав резко снижается площадь мохового покрова. Но в теневых условиях сфагново-зеленомошного типа ЛРУ, где следовало бы ожидать более сильного влияния травянистых растений, это проявляется незначительно. По-видимому, бореальные низкорослые травы, слагающие здесь травяной покров (линнея северная, хвощ камышевидный, брусника, грушанка малая, ортилия однобокая, голокучники трехраздельный и Роберта, гудайера ползучая, майник двулистный, кислица обыкновенная, осоки большехвостая и корневищная, реже костяника, жабрица порезниковая, горькуша спорная и др.), не подавляют моховой покров ни

затенением, ни осенним полеганием. Следует отметить, что основной фон живого напочвенного покрова создают кустарнички с зимующими листьями.

Обратимся к характеристике синузий травяно-мохового покрова, распределение которых по типам лесорастительных условий было приведено выше (см. табл.8).

Под пологом темнохвойных лесов наиболее распространена зеленомошная синузия, встречаются также зеленомошно-осочковая, зеленомошно-костяничная, бруснично-зеленомошная, осочковая и костяничная. В сложении этих синузий принимают участие виды, средообразующая роль которых различна. Наиболее сильными эдификаторами следует признать зеленые лесные мхи, которые могут образовывать сплошной моховой покров толщиной 10–15 см и более. Как уже отмечалось, во всех типах леса основное значение имеет плейроциум Шребера, содоминирующий на теневых склонах с гилокомиумом блестящим. Распространены также и другие виды, описанные в предыдущем разделе. Для зеленомошных синузий характерна высокая густота стеблей, зеленые верхушки которых создают слой мощностью всего 2–4 см, из-за чего они практически не могут затенять проростки, всходы и сеянцы древесных растений. Мхи плотно прижатыми стеблями слагают дернину, которая, благодаря повышенной влагоемкости, благоприятствует прорастанию проникших в нее семян. Однако ее низкая водоудерживающая способность в засушливые периоды ставит самосев в трудные условия водоснабжения. Подобное явление присуще инсолируемым склонам, на теневых, как правило, пересыхание затрагивает лишь верхний слой мохового покрова. Наблюдения убеждают, что всходы хвойных (сосна обыкновенная, ель сибирская) в зеленомошных синузиях обильны. Отрицательное влияние на рост всходов и сеянцев оказывают недостаток питательных веществ в дернине мхов и дефицит света под пологом сомкнутых хвойных древостоев. В темнохвойных лесах наиболее многочисленна группа длиннокорневищных видов. Это: голокучник трехраздельный, хвощ камышевидный, осока корневищная, майник двулистный, венерин башмачок крупноцветковый и пятнистый, кислица обыкновенная, костяника, подмаренник северный, грушанка малая, ортилия однобокая, линнея северная, брусника, княжик сибирский. Корневища этих видов тонкие, шнуровидные и располагаются преимущественно под моховой дерниной, слабо углубляясь в гумусовый горизонт. В этом отношении близки к данной группе и

короткокорневищные виды: воронец красноплодный, кровохлебка лекарственная, горькуша спорная, бубенчик лилиелистный.

Короткокорневищные виды являются представителями высокотравья в темнохвойных лесах, но из-за низкого обилия значительного влияния на процессы возобновления практически не оказывают. Среднерослые травы – костяника и голокучник трехраздельный – нередко образуют густые заросли, что отрицательно воздействует на самосев. Таежное низкотравье более богато видами. Это: майник двулистный, седмичник европейский, кислица обыкновенная, хвощ камышевидный; сюда же можно причислить и кустарнички – ортилию однобокую, грушанку малую и среднюю, линнею северную, бруснику. Мелкие листья и низкорослость этих растений не приводят к значительному затенению, тем более что густых обширных скоплений особей не наблюдается. Они слабо насыщают почву корнями (не более 5% объема). В этом отношении выраженную конкуренцию подросту создают рыхлокорневищные осоки: корневищная, стоповидная и большехвостая, развивающиеся в самых осветленных местах под пологом темнохвойных древостоев, часто на зеленомошном покрове. Луковичный зигаденус сибирский и обладающий клубневидными корнями горец змеиный в связи с низким обилием не оказывают заметного влияния на почвенную среду.

В широколиственных лесах выделены следующие синузии: копытеневая, снытевая, сочевичниковая (чина весенняя), крупнопапоротниковая, крапивная, аконитово-крапивная, лазурниковая, коротконожково-осочковая, осочково-коротконожковая, орляковая, вейниково-осочковая, вейниково-коротконожковая. Виды, участвующие в сложении этих синузий, целесообразно объединить в три группы, соответствующие высокотравью, среднерослым травам и низкотравью. Трехъярусные синузии формируются в наиболее освещенных местообитаниях – в редкостойных древостоях, в «окнах» древесного полога, в краевых местообитаниях. Это аконитово-крапивная, крапивная, лазурниковая, крупнопапоротниковая, орляковая, вейниково-осочковая синузии, где и ассоциируются виды перечисленных трех групп. Двухъярусные синузии (снытевая, сочевичниковая, осочково-коротконожковая, коротконожково-осочковая) формируются при умеренном, а одноярусные и мертвопокровные участки при сильном затенении.

Таким образом, с усилением освещенности за счет изреживания древостоев более мощно развиваются все виды трав, особенно высо-

ко- и среднерослые, вследствие чего снижается эффект от улучшения светового режима. Но одновременно в высокотравных синузиях за счет более густого стеблестоя и многоярусности в размещении листовых пластинок ухудшается не только световой режим, но и сокращается свободное пространство. Последнее необходимо для беспрепятственного роста сеянцев в высоту и их ветвления. В верхнем подъярусе чаще всего доминируют борец высокий, крапива двудомная и редко лазурник трехлопастной; содоминируют орляк обыкновенный, щитовник мужской, недоспелка копьевидная, володушка золотистая. В качестве ассектаторов отмечаются живокость высокая, коростав-ник татарский, цицербита уральская, золотарник золотая розга, лилия саранка, колокольчики крапиволистный и персиколистный, кострец Бенекена, бор развесистый, вейник тростниковидный. С учетом особенностей строения надземных органов среди этих видов можно выделить три подгруппы: 1 – растения, облиственные по всему стеблю и имеющие широкие листовые пластинки (крапива двудомная, недоспелка копьевидная, володушка золотистая, коростав-ник татарский и цицербита уральская); 2 – растения с широкими листовыми пластинками, которые расположены по стеблю выше 20 см от поверхности почвы (борец высокий, живокость высокая, лилия саранка, щитовник мужской); 3 – растения с узкими листьями (кострец Бенекена, бор развесистый, вейник тростниковидный). Из перечисленных злаков опасное для всходов и сеянцев древесных растений задернение создает только вейник.

Во втором подъярусе сосредоточены среднерослые (30–50 см) травы. Это такие виды, как сныть обыкновенная, чина весенняя, медуница неясная и мягенькая, купены душистая и многоцветковая, вороний глаз четырехлистный, чистецы лесной и лекарственный, яснотка белая, чистец лекарственный, первоцвет крупночашечный, коротконожки перистая и лесная, перловник поникающий, осоки волосистая и лесная. Основное влияние на сеянцы древесных видов проявляется по линии затенения. В этой группе видов также можно выделить три подгруппы, различающиеся по высоте прикрепления листьев: 1 – виды с облиственим всего стебля (чистецы лесной и лекарственный, яснотка); 2 – виды с листьями, располагающимися с высоты 5–10 см (медуницы неясная и мягенькая, купены душистая и многоцветковая, первоцвет крупночашечный); 3 – виды с высоко прикрепленными (20–30 см) листьями (сныть обыкновенная, чина весенняя, вороний глаз четырехлистный). Узколистные растения (корот-

коножки перистая и лесная, перловник поникающий, осоки волосистая и лесная) затеняют слабо и опасного для самосева древесных растений задернения не дают. Проективное покрытие этого подъяруса варьирует в основном в пределах 20–40%, что в сочетании с первым подъярусом задерживает 70–80% прямых солнечных лучей.

Третий подъярус слагается из низкорослых и стелющихся трав, среди которых целесообразно различать виды с широкими, сильно затеняющими листьями (будра плющевидная, копытень европейский, звездчатка дубравная) и узколистные растения (звездчатка жестколистная, подмаренник пахучий). Последние иногда затрудняют рост сеянцев повышенной густотой стеблей. Широколистные травы, особенно куртины копытня, опасны для самосева древесных растений сильным и длительным (в течение всей вегетации) затенением. Высота 3-го подъяруса 5–15 см, проективное покрытие обычно невысокое (2–10%). Только при произрастании в самостоятельных синузиях в условиях повышенного затенения покрытие низкорослых трав может достигать 50%. Первоначальный рост и развитие сеянцев древесных видов проходит именно в этом подъярусе. Острый дефицит прямых солнечных лучей для них – неизбежное следствие сложной структуры высокотравных трехъярусных синузий. Количество рассеянного света также сильно сокращено. Все перечисленные виды сложных синузий не создают в почве высокой концентрации корней и корневищ (их объем не превышает 20%). Преобладают, как и в темнохвойных лесах, растения длиннокорневищные (крапива двудомная, звездчатка Бунге, вороний глаз четырехлистный, копытень европейский, сныть обыкновенная, яснотка белая, чистец лесной, подмаренник душистый, будра плющевидная, злаки и осоки волосистая и лесная) и короткокорневищные (купена душистая и многоцветковая, щитовник мужской, живокость высокая, володушка золотистая, чина весенняя, фиалки удивительная и волосистая, подмаренники, золотарник золотая розга, первоцвет крупночашечный, недоспелка копьевидная, цицербита уральская). Ползучие растения – вероника дубравная, земляника лесная, будра плющевидная, звездчатки лесная и жестколистная, луковичная лилия саранка, и растения стержнекорневые – борец высокий и короставник татарский, дополняют картину господства в широколиственных лесах вегетативно размножающихся трав. Практически полное отсутствие малолетников указывает на значительные трудности для семенного размножения. Следует отметить значительный (не менее 10 лет) возраст лесных трав.

Абсолютный возраст трав определить без длительных стационарных наблюдений невозможно, так как старые части подземных органов отмирают по мере образования новых годичных приростов. Возраст травянистых растений мы определяли согласно методическим рекомендациям Т.А.Работнова [1960]. Четко определяемый по верхушечным годичным приростам стебля линнеи северной, пронизывающей толщину дернины зеленых лесных мхов, возраст позволил надежно установить не менее чем 30-летний возраст зеленомошных синузий. Полученные материалы дают основание утверждать, что практически во всех синузиях многолетних травянистых растений сеянцы древесных растений находятся под сильным прямым воздействием данной внутрисинузиальной среды не менее 10 лет. По-видимому, только орляковая синузия в этом отношении является исключением в связи со спорадическим возникновением вай (листьев) у орляка обыкновенного на протяжении корневища около 1,5 м. Но и в этом случае, при произрастании многих экземпляров орляка, вероятность близкого от прошлогоднего места расположения вайи появления новой вайи велика и в целом внутрисинузиальная среда остается довольно стабильной.

Долговечность отдельных синузий зависит от продолжительности воздействия на них со стороны древостоя и подлеска. Можно утверждать, что по мере роста самосева древесных растений, разрастания куртин подроста, чаще всего формирующихся в осветленных местах, высокотравные синузии сменяются сначала снытевой и затем копытеневой синузией, а в темнохвойных лесах осочковая и костяничная синузии сменяются зеленомошными. Чрезмерно сильное (менее 5% света) уменьшение света в сочетании с обильным опадом листьев и хвои во всех типах леса приводит к полному разрушению синузий, к формированию мертвопокровных участков. Такие участки после распада или рубки древостоя снова заселяются более светолюбивыми видами трав, из которых формируются соответствующие синузии.

На формирование сеянцев древесных растений отрицательное влияние может оказывать густота стеблей лесных трав. Подсчеты показали, что в среднем на каждый квадратный дециметр приходится 1–2 стебля трав. Это обстоятельство нельзя оценивать как резко отрицательное, свободного пространства для появления всходов древесных, как правило, вполне достаточно. Другим неблагоприятным моментом может быть «низкий потолок», обусловленный ма-

лой высотой прикрепления листьев. Измерения показывают, что этот показатель для нижнего подъяруса равен 5–8 см. Несомненно, что для растущих верхушек стеблей сеянцев наличие нижних ярусов листовых пластинок является неблагоприятным обстоятельством, но лишь копытень европейский с его утолщенными и достаточно крупными и цельными листовыми пластинками, живущими 1,5–2 года и лишь незначительно смещающимися в сторону новыми поколениями листьев, может быть серьезной помехой для роста сеянцев в высоту. Однако обширных с предельно высоким (90–100%) проективным покрытием пятен копытня нет. Он произрастает единичными особями или небольшими группами. Для растущих сеянцев древесных «низкий потолок», образуемый листьями других видов растений, фактически серьезного препятствия не представляет. Подвижность листовых пластинок и, главное, их ежегодная обновляемость значительно облегчают рост сеянцев.

В широколиственных лесах поверхность почвы вплоть до июля покрыта сплошным 2–4-сантиметровым слоем опада листьев. В совокупности с сухими ветками, кусочками коры, отмершими стеблями лесных трав опад листьев древесных создает лесную подстилку. Этот специфический для лесных сообществ напочвенный субстрат характеризуется рыхлостью, низкой влагоемкостью, высокими теплоизолирующими свойствами. Лесная подстилка препятствует быстрому и глубокому промерзанию почвы, защищает ее от иссушения и служит постоянным источником поступающих в почву питательных минеральных солей. Она препятствует прорастанию мелких семян и появлению всходов травянистых растений, что в определенной мере может объяснить отсутствие малолетников и доминирование в травяном покрове вегетативно размножающихся корневищных и клубневых растений. Мелкие семена и проростки в таких условиях могут погибать, во-первых, в результате высыхания на поверхности верхнего слоя опавших листьев, во-вторых, вследствие «зависания» в толще подстилки, делающей не доступными для корней всходов минерализованные слои почвы, в-третьих, в связи с неспособностью всходов, появившихся из семени под подстилкой, «пробиться» наверх и вынести облиственные стебли над ее поверхностью, в-четвертых, в результате погребения всходов и сеянцев опадом листьев и войлоком трав, особенно мощных злаков. Лесная подстилка широколиственных ценозов становится почти непреодолимой преградой для мелкосемянных растений, к которым можно отнести ель

сибирскую и сосну обыкновенную. Сеянцы их в широколиственных насаждениях весьма редки, но для пихты с ее более крупными семенами и всходами лесная подстилка несколько менее опасна и ее самосев здесь более многочислен. Для крупных семян липы, ильма, клена и особенно дуба лесная подстилка преодолима. Семена осины, берез бородавчатой и пушистой в ней погибают, а проростки, если и формируются, быстро гибнут.

Лесная подстилка в темнохвойных насаждениях слагается главным образом из опада хвои. Заметной толщины (в 1–2 см) хвойный опад достигает лишь под кронами деревьев, где чаще всего возникают мертвопокровные участки. Их длительному существованию способствует не столько ежегодный обильный опад хвои, сколько сочетание сильного затенения и сухости, что связано с задержанием летних осадков плотными кронами ели и пихты. Вне сферы влияния крон хвоя опадает на покров лесных мхов, но сплошного слоя не возникает.

3.9. Характеристика древостоев по типам лесорастительных условий

Прежде чем приступить к обсуждению строения древостоев водоохранно-защитных лесов укажем на несколько обстоятельств, которые необходимо учитывать при осмыслении строения насаждений. Во-первых, авторы отказались от иллюстрации характеристик древостоев по конкретным пробным площадям – далее в тексте приводятся усредненные характеристики, что позволило значительно снизить объем фактического материала. Во-вторых, следует отметить пестроту древостоев в районе проведения исследований, когда определенный тип леса, занимая небольшую площадь, соседствует с другим типом, который также занимает небольшой участок. Поэтому при исследованиях водоохранно-защитных лесов всегда трудно выбирать однородное насаждение даже площадью в четверть гектара. Исключения составляют относительно молодые производные леса и леса на мерзлотных склонах, где ограничивается набор лесообразователей, а условия произрастания нивелируются почвенной мерзлотой. В некоторых лесорастительных условиях фактически невозможно подобрать однородные участки из-за их вытянутости – это узкие

20–30-метровые полосы северных перегибов (0–крапивно-снытевый), 30–50-метровые узкие плато (3–коротконожково-снытевый), днища логов первого порядка, редко превышающие ширину в 50 м (6–лабазниково-кислично-снытевый), часто узкая полоса переходных типов лесорастительных условий (8–липняково-зеленомошный; 11–липняково-кислично-снытевый) обрамляет верх склона, целиком занятого другим типом лесорастительных условий, и, наконец, встречаются и узкие полосы подошв склонов (5–хвощево-кислично-снытевый), особенно если они возникают при прерывании склона нешироким плоскими террасами. В целом следует отметить, что в водоохранно-защитной полосе р.Уфы очень редки простые по строению и составу древостои и поэтому тип леса здесь определяется либо по небольшому доминированию той или иной древесной породы, либо по коренной хвойной породе.

Крапивно-снытевый (0–кр-сн) тип ЛРУ. Древостои в этих лесорастительных условиях всегда двухъярусные, сложные по составу (табл.13). Коренными являются пихтачи и ельники, но в настоящий период в связи с общим потеплением климата и усилением позиций широколиственных пород ельники более или менее значительными площадями не представлены, чаще всего это одиночные деревья или небольшие их группы. Большее представительство имеет пихта, которая входит в состав древостоев и в устойчивопроизводных ильмовниках, и в кленовниках. Позиции кленовников, судя по составу подчиненного яруса древостоя, устойчивые, а накопление пихты и тем более ели в составе древостоя идет крайне медленно. Во всех насаждениях устойчивые позиции занимает липа. Дуб чаще встречается в коренных, чем в производных, лесах этого типа лесорастительных условий, и в целом его позиции здесь ослабленные, сравнимые с елью. Из других древесных пород, не вошедших в характеристику насаждений, следует отметить одиночное произрастание здесь старовозрастных сосен и лиственниц, причем последние всегда встречаются только при условии, если ниже расположен «мерзлотный» склон с древостоями этой породы. Редка в этих условиях осина, но куртины молодняка этой древесной породы позволили нам предположить, что возможны длительнопроизводные осинники.

Таблица 13

Краткая таксационная характеристика древостоев в крапивно-снытевом типе ЛРУ (0–кр-сн)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт./га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Пихтач	I. 5П5Лп +Ил, Кл,Д	III 0,5 V	пихта липа ильм клен дуб	173 83 1566	21,0 28,0 20,0 18,0 27,0	30,0 45,0 33,0 30,0 46,0
	II. 3П5Ил1Лп1Кл	III 0,2 III	пихта ильм липа клен	92 274 51 63	12,0 12,0 13,0 11,0	14,0 10,0 11,0 10,0
Кленовник	I. 6Кл2Б.6.2Лп +П,Ил	III 0,6 VI	клен береза липа пихта ильм	360 50 32 20 10	15,7	18,3 24,3 32,8 18,1
	II. 9Кл1П +Ил,Б.б.,Лп	III 0,5 IV	клен пихта ильм береза липа	1110 50 50 20 20	11,8	10,8 9,8 8,6 10,2 9,1
Ильмовник	I. 5Ил3Лп1Кл1П	II 0,8 VI	ильм липа клен пихта	306 100 60 20	15,5 19,3 14,7 21,4	19,6 24,3 17,3 32,4
	II. 8Ил2Лп +Кл,ед. П.Е	II 0,2 IV	ильм липа клен пихта ель	294 68 14 12 2	11,2 9,7	11,3 10,0 10,7 9,5

Производительность древостоев в крапивно-снытевом типе лесорастительных условий II,5–III класса бонитета, что определяется маломощностью и высокой щебнистостью почвы, теневым положением местообитаний, нивелирующих благоприятное для роста влияние подтока минерализованных вод. Нельзя исключить и влияние охлаждения почвенного слоя, так как часто эти местообитания явля-

ются самой верхней частью мерзлотных склонов. Первый ярус насаждений разреженный или средней полноты, что обеспечивает хорошее развитие подчиненного яруса, где количество деревьев всегда велико: от 390 до 1250 шт/га. Древостои всегда разновозрастные без четкого разделения на возрастные группы, но с преобладанием в количественном отношении деревьев младшего возраста. В целом насаждения этого типа лесорастительных условий занимают незначительную площадь (менее 1 %), но эрозионно-защитное их значение очень велико.

Крупнопапоротниково-снытевый (1–кп-сн) тип ЛРУ. На широких плато, где выделяется данный тип лесорастительных условий, позиции хвойных лесообразователей (ели и пихты) усиливаются по сравнению с северными перегибами. Здесь темнохвойные деревья входят в первый ярус древостоя не только в коренных, но и в производных типах леса (табл.14). Одновременно отмечается усиление роли липы и снижение роли клена и ильма. Дуб в этих условиях встречается очень редко и всегда одиночными экземплярами. Возрастает значение березы бородавчатой, которая в этих условиях способна формировать производные березняки. Древостои всегда двухъярусные и сложные по составу, причем в некоторых случаях формируются коренные насаждения с низким участием всех широколиственных пород – именно в этом случае возрастает роль березы бородавчатой. Из хвойных еще встречается сосна, причем чаще всего это старовозрастные деревья. Древостои здесь II,5–III классов бонитета, они высокополнотные уже в первом ярусе, в связи с чем второй подчиненный ярус развит менее, чем в кр-сн типе ЛРУ, но четко выделяется. Древостои ступенчато разновозрастные, часто наибольший возраст имеют деревья ели. И в этих лесорастительных условиях более прочны позиции пихты по сравнению с елью, так как пихта почти всегда представлена во втором ярусе большим числом деревьев. Однородные выделы в этих лесорастительных условиях более обширные, иногда площадью до 1 га. Площадь насаждений крупнопапоротниково-снытевого типа ЛРУ составляет до 12% лесов Приуфимского низкогорного района.

Орляково-снытевый (2–орл-сн) тип ЛРУ. Если известняковые отложения на широких плато перекрыты мощным слоем бескарбонатных пермских глин, то формируется отличный от предыдущего

Таблица 14

Краткая таксационная характеристика древостоев в крупнопапоротниково-снытевом типе ЛРУ (1–кп-сн)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт /га*	Средняя высота,*м*	Средний диаметр, *см*
Пихтач	I. 4П3Е2Б.б.1С +/Лп	II,5 0,8 IV	пихта ель береза сосна липа	224 164 106 4 4	17,9 20,8 22,6 33,0	21,0 26,5 27,7 61,0
	II. 8П2Е +Б.б./Лп,Ил,С ед.Кл,Ос	II,5 0,3 III	пихта ель береза липа ильм сосна клен осина	507 56 44 34 10 2 2 2	11,8 11,2 13,9 10,0	11,5 12,0 10,0 8,3 8,4
Ельник	I. 2Е1П3Лп3Кл1Ил	III 0,9 VI	ель пихта липа клен ильм	32 40 104 80 92	26,0 21,0 19,0 21,0 17,0	40,0 28,0 28,0 36,0 22,0
	II. 7Ил3Лп +П,Е,Кл	III 0,2 III	ильм липа пихта ель клен	160 52 12 8 4	12,0 13,0 10,0 9,0 14,0	12,0 13,0 10,0 10,0 16,0
Липняк	I. 6Лп2П2Е +Ил,Кл	III 0,9 VIII	липа пихта ель ильм клен	392 148 56 80 8	21,0 21,8 25,9 19,2	25,9 27,0 33,8 18,3 29,0
	II. 3Лп4Ил2П1Е	III 0,1 IV	липа пихта ель ильм	92 92 32 104	13,9 9,5 9,0 15,7	10,9 9,4 9,6 11,7

тип лесорастительных условий – орляково-снытевый. Для него характерно практически полное отсутствие в составе древостоев темнохвойных пород (табл.15). Здесь коренными типами леса являются

Таблица 15

Краткая таксационная характеристика древостоев в орляково-снытевом типе ЛРУ (2–орл-сн)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт/га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Дубняк	I. 7Д3Б.б. +С,П,Ос	III 0,9 VI	дуб береза	528 112	16,0 21,0	21,0 29,0
	II. 5Д2Лп2Ил1Б.б.	III 0,1 V	дуб липа ильм береза осина	44 24 16 12 4	12,0 9,8 	10,0 10,0 11,0 10,0 12,0
Березняк	I. 8Б.б.1Д1Ос	II 0,6 VII	береза дуб осина	348 72 64	20,0 17,5 18,0	25,0 18,0 23,0
	II. 6Д2Б.б.1Ос1С	II 0,1 V	дуб береза осина сосна	152 84 24 28	 12,8 10,0 	12,0 10,0 12,0 10,0

дубняки и сосняки, но последние в настоящее время почти не представлены из-за общего потепления климата и усиления конкурентоспособности дуба, который, в свою очередь, ослабил свои позиции после арктических зим 1968–1969 и 1979–1980 гг., практически полностью выпав из состава насаждений. Только через 20 лет дуб начинает восстанавливать свои позиции – в 1999–2000 гг. заплодоносили первые отросшие экземпляры дуба. Поэтому характеристики древостоев приводятся по данным исследований, проведенных до 1979 гг. Дубняки орляково-снытевые имеют высокую полноту яруса древостоя и относительно слабо развитый второй. Древостои всегда имеют примесь березы бородавчатой, которая значительно перерастает дуб и по высоте, и по диаметру ствола. Другие древесные породы в первом ярусе древостоя представлены одиночными деревьями, но увеличивают свою роль в подчиненном ярусе. Несмотря на значительное число деревьев главного яруса (около 650 шт/га) и более 100 шт/га деревьев во втором ярусе, насаждения здесь осветленные в связи с незначительным развитием крон доминирующего прямоствольного дуба. Производительность насаждений средняя – III класса бо-

Таблица 16

Краткая таксационная характеристика древостоев в коротконожково-снытевом типе ЛРУ (3–кн-сн)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт /га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Липняк	I. 6Лп2Д2Кл +Ил ед.П,Ос,Б.б.	II 0,7 VII	липа	362	17,1	23,0
			дуб	53	21,4	32,1
			клен	63	15,7	22,3
			ильм	29	16,9	18,7
			пихта	5		25,8
			осина	3		26,0
			береза	9		29,6
	II. 7Лп2Ил1Кл +Д ед.П,Б.б.	II 0,2 IV	липа	427	10,8	10,2
			ильм	70	13,4	10,9
			клен	34	14,0	10,9
			дуб	10	14,4	11,9
			пихта	5		11,1
			береза	5		12,3

нитета, что связано с периодической сухостью почвы. Березняки, являющиеся производными, имеют несколько большую производительность. Березовые насаждения более разреженные, подчиненный ярус развит больше, чем в дубняках. В подчиненном ярусе преобладает дуб, что свидетельствует о восстановлении коренного типа леса, кроме того, дуб уже участвует в первом ярусе. Липа, ильм встречаются только во втором ярусе, а клен исключительно редок. Из темнохвойных только пихта отмечается одиночными деревьями, а ель исключительно редка. Площадь насаждений данного типа ЛРУ небольшая – около 4% площади всех лесов района.

Коротконожково-снытевый (3–кн-сн) тип ЛРУ. Условия узких плато и южных перегибов, характеризующихся периодическим пересыханием почвенных слоев, маломощностью серой лесной почвы со значительным включением мелких и средних плит известняка представляют жесткие требования к засухоустойчивости лесообразователей, что исключает произрастание здесь темнохвойных насаждений. Ограничен рост отдельных деревьев ели и пихты. Поэтому данный тип лесорастительных условий по составу древостоя самый «неморальный», где они формируются из широколиственных пород с

примесью березы бородавчатой и осины. Коренными здесь являются дубняки и сосняки, но в настоящее время абсолютно господствуют сложные производные липняки, включающие в состав обоих ярусов дуб, ильм и клен. Отмечается небольшое количество деревьев пихты (табл.16), а сосна и ель встречаются редко. Производительность древостоев несмотря на засушливость условий довольно высокая, определяется II классом бонитета. Полнота древостоев средняя, причем она выше на узких плато и ниже на южных перегибах, именно в этих условиях усиливается роль березы бородавчатой. Несмотря на среднюю полноту, сомкнутость крон здесь выше, чем в насаждениях орляково-снытевого типа ЛРУ, из-за широких и густых крон доминирующей здесь липы. Насаждения коротконожково-снытевого типа ЛРУ составляют не более 5% площади всех лесов.

Чилиговый (4–чил) тип ЛРУ. В дренированных склоновых положениях, чаще всего на оконечностях увалов в инсолируемых условиях еще более прочные позиции занимает дуб. Кроме того, усиливается роль сосны и березы бородавчатой, которые уже постоянно входят в состав древостоя (табл.17). Из широколиственных пород только липа входит в состав первого яруса древостоя, а ильм практически полностью выпадает. Но широколиственные породы являются основными образователями второго яруса – это липа и клен. Однако производный тип леса здесь березняк, причем практически без примеси широколиственных пород. Коренные дубняки в этих лесорастительных условиях высокополнотные с развитым вторым ярусом. Производительность их III класса бонитета, общее число деревьев около 1000 шт/га. После арктических зим начала 80-х годов, приведших к гибели деревьев в первом ярусе, древостой через 20 лет восстановился, а деревья дуба начали плодоносить. Смены типа леса не произошло. Коренные сосняки чилиговые всегда более разреженные по сравнению с дубняками, в составе древостоя всегда присутствуют дуб и береза бородавчатая. В отличие от дубняков здесь появляются отдельные деревья ели и пихты, которые могут входить в первый ярус. Подчиненный ярус, как и в дубняках, с доминированием липы. Производительность сосняков на один класс бонитета выше, чем у дубняков. В этих лесорастительных условиях площадь однородных выделов леса значительно больше, чем в ранее рассмотренных типах насаждений. Площадь лесов чилигового типа составляет около 5% всех лесов Приуфимского низкогорного лесорастительного района. Насаждения этого типа ЛРУ, особенно сосняки, самые пожароопасные в изучаемом районе.

Таблица 17

Краткая таксационная характеристика древостоев в чилиговом типе ЛРУ (4–чил)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт /га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Дубняк	I. 8Д1Б.б.1Лп	III 0,9 V	дуб береза липа	412 68 48	18,9 16,1 22,5	25,5 19,3 29,4
	II. 4Лп4Д2Кл +С,Б.б.,Ил	III 0,1 III	липа дуб береза ильм клен сосна	280 108 16 20 72 8	9,3 11,6	7,0 12,3 9,7 7,3 8,8 10,8
Сосняк	I. 8С2Д +Лп,Б.б. ед.Е	II 0,6 V	сосна дуб липа береза ель	202 96 26 12 4	21,9 14,7 14,6 20,0 18,0	31,9 20,6 19,3 24,0 22,0
	II. 7Лп2Д1С +Е,Б.б. ед.П,Кл,Ос	II 0,2 III	липа дуб сосна ель береза пихта клен осина	346 26 38 12 8 2 14 2	9,3 10,8 9,0 9,0 9,0 11,0 12,0	9,1 13,7 10,4 12,0 10,5 14,0 6,3 10,0

Хвощево-кислично-снытевый (5–хв-кисл-сн) тип ЛРУ. Первый из рассматриваемых нами тип лесорастительных условий, приуроченный к отрицательному элементу рельефа – пологим подошвам склонов всех экспозиций – демонстрирует полное доминирование здесь бореальных лесообразователей как в коренных, так и в производных типах леса (табл.18). Из широколиственных пород только липа сохраняется в составе древостоев, но всегда в виде примеси. Она лишь при рубках способна формировать короткопроизводные липняки со значительным участием темнохвойных и бореальных мелколиственных пород деревьев. Очень редко встречаются деревца ильма, но клен и дуб выпадают. Коренные пихтачи и ельники формируются практически всегда как смешанные и в настоящее время чаще всего преобладает пихта. Преобразование производных осинников, липняков

и березняков в коренные типы леса также идет преимущественно через участие пихты. Древостои среднеполнотные, в первом ярусе часто разреженные, но в этом случае хорошо развивается второй ярус древостоя, представляющий следующее поколение лесообразователей. Поэтому древостои ступенчато-разновозрастные и несмотря на среднюю полноту имеют высокую сомкнутость крон, чаще всего за счет хорошо развитого второго яруса (900–1300 шт/га). Производительность древостоев различается от I класса бонитета в осинниках до III класса в липняках. Площадь типа лесорастительных условий около 5%, но лесопокрытая не более 2%, так как это наиболее используемые человеком лесные площади. К местам распространения этого типа лесорастительных условий (расширения долины р.Уфы в местах впадения рек, выхода широких суходольных логов, своеобразные полуострова из-за крутых изгибов русла реки) издавна приурочены селения, и поэтому леса здесь самые нарушенные из-за рубок, выпаса скота и рекреации. Следует отметить, что не занятые поселками пологие склоны берегов Павловского водохранилища и р. Уфы облюбованы туристами под летние стоянки, которые существуют уже 40 и более лет. Различные антропогенные нарушения и рубки несколько изменяют течение лесообразовательного процесса. Это, во-первых, формирование молодняков с участием или доминированием сосны, особенно частое в местах усиленной рекреации. Во-вторых, образование практически чистых сосняков при зарастании заброшенных пастбищ, сенокосных лугов и пашни. В настоящее время сформировалось много сосняков 30–40-летнего возраста именно в местообитаниях хвощево-кислично-снытевого типа ЛРУ. В-третьих, выпасом можно в некоторой степени объяснить формирование чистых пихтачей близ населенных пунктов. Наконец, поднятие уровня воды в водохранилище до отметки 139 м над ур.м. создало новую стацию для роста ольхи серой, которая во множестве мест поселилась по урезу воды водохранилища. Начало плодоношения (примерно середина семидесятых годов) привело в свою очередь к тому, что по краям лесов хвощево-кислично-снытевого типа ЛРУ стало постоянно отмечаться возобновление данной породы из-за доступности этих местообитаний обсеменению.

Лабазниково-кислично-снытевый (6–лбз-кисл-сн) тип ЛРУ. Насаждения этого типа ЛРУ, составляющие около 2% площади лесов, распределены по множеству в большинстве случаев нешироких логов и узких полосок припойменных местообитаний, больших компактных

Таблица 18

Краткая таксационная характеристика древостоев в хвощево-кислично-снытевом типе ЛРУ (5–хв-кисл-сн)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт /га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Пихтач	I. 5П3Е1/Лп1Б.б. +Ос	II,5 0,5 IV	пихта ель липа береза осина	190 160 54 428	17,1 17,5 17,8 17,4 18,2	19,6 20,1 19,3 21,6 20,0
	II. 5П3Е2/Лп +Б.б.,Ос ед.С	II,5 0,4 III	пихта ель липа береза осина сосна	740 368 200 56 48 4	11,0 12,7 10,6 14,1 14,3	10,7 12,3 9,5 12,7 9,8
Осинник	I. 7Ос1/Лп1Е1П +Б.б.	I,5 0,7 VII	осина липа ель пихта береза	354 18 24 38 6	23,2 18,7 18,2 18,2	22,7 20,8 26,0 22,3 26,2
	II. 3П3Ос3/Лп1Е +Б.б. ед.Ил	I,5 0,4 II	пихта осина липа ель береза ильм	322 256 254 92 22 18	10,9 13,7 12,8 12,9 13,0	10,9 12,1 11,9 11,8 12,6 8,6
Липняк	I. 4Лп3П2Е1Б.б. +Ос	III 0,5 V	липа пихта ель береза осина	126 74 40 50 18	17,8 18,0 20,9 23,2 18,6	20,7 21,0 26,9 28,7 21,4
	II. 5Лп2П2Ос1Е +Б.б. ед.Ил	III 0,3 III	липа пихта осина ель береза ильм	316 262 250 70 28 2	10,9 9,41 3,7 12,9 13,8	9,6 9,5 9,0 11,6 10,6

древостоев не образуют. Большинство местообитаний этих лесов занято сенокосами, по логам и вдоль речек сформировались различные транспортные пути. Поэтому изучение древостоев в этом типе

Таблица 19

Краткая таксационная характеристика древостоя сероольшатника снытево-лабазникового (7–сн-лбз тип ЛРУ)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт./га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Сероольшатник	1.9Ос.1В	II 1,1 VI	ольха вяз	2150 125	11,1 14,7	10,6 22,1

ЛРУ не проводилось – делались геоботанические описания. Древостои здесь в большинстве случаев, особенно в первом ярусе, разреженные, состоят из ели, пихты, березы бородавчатой. Второй ярус обычно того же состава, но в нем встречается липа. Здесь также нередко произрастают одиночные деревья осины. Производительность насаждений близка ко II классу бонитета, что обусловлено плодородием почв (мощные дерново-глеевые почвы с постоянной высокой влажностью в течение вегетационного периода и сырые в период снеготаяния и во время сильных осадков в летнее и осеннее время). Ограничение антропогенных нагрузок не приводит к быстрому (в отличие от предыдущего типа ЛРУ) восстановлению древостоев из-за мощного разрастания мезофитного бореального и неморального высокотравья.

Снытево-лабазниковый (7–сн-лбз) тип ЛРУ. В пойменных местоположениях формируются коренные сероольшатники с небольшой примесью вяза гладкого (табл.19), что показано на примере пр.пл.67, заложенной в пойме речки Ясюньга (кв.15, Кирзинского лесничества Караидельского лесхоза). Древостои одноярусные, так как малочисленный и несколько более высокий вяз самостоятельного яруса не образует. Производительность для подобных местообитаний невысокая – II класса бонитета, в древостое до 15–20% сухостоя, тем не менее полнота очень высокая (по живым деревьям) – более 1,0. Так как половодья небольших рек невысокие и очень кратковременные, в пойменных условиях иногда встречаются деревья пихты и ели. Изредка близ поселков встречаются производные древостои из черемухи с примесью ольхи серой и вяза.

Липняково-зеленомошный (8–лп-зм) тип ЛРУ. Распространенный тип лесорастительных условий (до 15% площади лесов), занимаю-

Таблица 20

Краткая таксационная характеристика древостоев в липняково-зеленомошном типе ЛРУ (8–лп-зм)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт /га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Сосняк	I. 9С 1Б.б. ед.Д	II 0,8 VI	сосна береза дуб	212 36 4	28,0 20,0 16,5	39,0 38,0 32,0
	II. 8/Лп1С1Ил ед.Б.б, Ос, Кл	II 0,2 IV	липа сосна ильм береза осина клен	404 60 36 20 12 8	11,5 9,2 8,5	10,0 10,0 9,0 10,0 8,0 9,0
Липняк	I.5Лп4Б.б.1Д ед.П,С,Е	III 0,5 VI	липа береза дуб пихта сосна ель	208 128 12 4 4 4	15,5 16,9	22,9 24,9 28,8
	II. 9/Лп 1Б.б. +Ил. Кл	III 0,2 IV	липа береза ильм клен	736 80 24 16	10,2 11,2	9,0 9,7 9,4 7,7

щий чаще всего верхнюю половину инсолируемых склонов в основном восточной и западной экспозиции, реже южной. Иногда целиком занимает весь склон – это некрутые склоны (до 15–20^0). Основное отличие от других типов лесорастительных условий на инсолируемых склонах – это хорошо развитый второй ярус древостоя из липы с примесью других широколиственных пород, а также березы бородавчатой, осины и сосны. Коренными являются сосняки и ельники, но последние распространены меньше. В первом ярусе коренных и производных древостоев характерно небольшое участие дуба (табл.20). В сосняках липняково-зеленомошного типа ЛРУ полнота первого яруса средняя, равна 0,8, однако деревьев всего около 250 шт/га, среди которых отмечается небольшая примесь березы бо-

родавчатой и единичные деревья дуба. Второй ярус с полнотой 0,2 и количеством деревьев до 550 шт/га в основном состоит из липы с примесью других древесных пород. Производительность II класса бонитета. Производные типы леса – короткопроизводные березняки и длительнопроизводные пихтачи, осинники, кленовники и липняки. Причем абсолютно преобладают липняки, а остальные производные древостои представлены небольшими выделами. Липняки двухъярусные, в первом ярусе наряду с липой велико участие березы бородавчатой, а дуб и хвойные представлены единичными деревьями. Второй ярус таких древостоев также с преобладанием липы и участием березы, ильма и клена. Общее количество деревьев в таких насаждениях около 1200 шт/га. Производительность липняков ниже, чем сосняков – III класса бонитета.

Осочково-зеленомошный (9–ос-зм) тип ЛРУ. Самый распространенный тип лесорастительных условий Приуфимского низкогорного лесорастительного района (20% площадей) – целиком занимает южные, юго-восточные и юго-западные склоны без близкого залегания многолетней мерзлоты, лишь местами такие склоны по верху прерываются лесами липняково-зеленомошного типа ЛРУ. Коренными типами леса выступают сосняки и ельники. Ельники осочково-зеленомошного типа ЛРУ среднеполнотные, всегда с примесью сосны, которая чаще всего старше ели и является, по сути, останками древостоев сосняков, сменяемых на ельники (табл.21). Это явление закономерное, так как возобновление под пологом сосняков чаще всего характеризуется явным преобладанием ели. Ельники в этом отношении более стабильны – второй ярус и ярус крупного подроста формируются с доминированием ели. Пихта в ельниках осочково-зеленомошных занимает подчиненное положение, в первый ярус выходит редко, но во втором обычна. Береза бородавчатая и липа представлены в обоих ярусах древостоя небольшим количеством деревьев. В первом ярусе ельников со средней полнотой имеется 350–370 шт/га, примерно столько же во втором, составы древостоев по ярусам схожие. Производительность ельников III класса бонитета. Сосняки этого типа лесорастительных условий формируются в более крутых склоновых местоположениях, которые характеризуются несколько более сухими почвенными условиями. Они также часто занимают инсолируемые склоны холодных логов по притокам р.Уфы. Полнота древостоев из сосны несколько выше, чем в ельниках, но тем не менее здесь светлее, что и позволяет развиваться более

Таблица 21

Краткая таксационная характеристика древостоев в осочково-зеленомошном типе ЛРУ (9–ос-зм)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт./га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Ельник	I. 6Е3С1П +Б.б. ед.Лп	III 0,7 VIII	ель сосна пихта береза липа	211 69 76 13 4	21,0 27,5 19,0 18,0 15,0	29,3 44,0 24,5 26,7 18,0
	II. 5Е3П2Б.б. +С,Лп	III 0,2 III	ель пихта береза сосна липа	199 91 64 10 5	10,5 11,0 12,0 11,0 12,0	11,7 12,2 12,1 14,8 11,7
Сосняк	I. 10С +Е.Б.б.	II,5 0,9 V	сосна ель береза	436 18 64	23,0 16,6 18,5	29,1 22,9 22,2
	II. 6С2Е2Б.б. +Лп	II,5 0,2 IV	сосна ель береза липа	384 140 112 38	12,1 8,5 12,8	11,6 9,8 11,5 11,3
Березняк	I. 10Б.б.	II 0,5 III	береза	1233	11,0	9,6

высокополнотному второму ярусу древостоя, представленного по преимуществу сосной. Производительность сосняков колеблется между II и III классами бонитета и в целом несколько выше, чем у ельников. Единственный короткопроизводный тип леса – березняк (береза бородавчатая). Древостои чаще всего однопородные – все другие древесные породы в производных березняках единичны. К 40–50-м годам в таких березняках накапливается значительное количество крупномера ели и в меньшей степени – пихты и сосны, что будет рассмотрено ниже.

Зигаденусово-зеленомошный (10–зиг-зм) тип ЛРУ. Этот тип лесорастительных условий формируется в схожих по геоморфологии местоположениях, что и предыдущий, но с обязательным наличием многолетней почвенной мерзлоты. Это обстоятельство значитель-

но изменяет структуру древостоев, их динамику и производительность. Лесообразователями остаются те же самые древесные породы, что и в предыдущем типе ЛРУ, но практически полностью теряют свои позиции липа и пихта. Повышается значение березы пушистой, которая здесь уже стабильно входит в состав древостоя наряду с березой бородавчатой (табл.22). Усиливаются позиции у сосны и ослабевают у ели, которая всегда отстает от сосны в росте и чаще, даже входя в первый ярус древостоя, выполняет подчиненную роль. Сложение древостоев в отличие от осочково-зеленомошных сосняков неравномерное, нередки значительные по площади прогалы, занятые зачастую осыпями плитнякового делювия известняка. Производительность сосняков снижается по сравнению с осзм типом ЛРУ на целый класс бонитета и колеблется между III и IV классами. Полнота снижается до 0,6, второй ярус в связи с этим несколько более развит – до 750 шт/га. Очень редко в таких сосняках сохранилась лиственница. Состав таких древостоев включает сосну (3–7 ед.), ель (1–5 ед.) и лиственницу (1–4 ед.). Полноты насаждений небольшие – от 0,4 до 0,6. В целом все леса зигаденусово-зеленомошного типа ЛРУ занимают менее 3% площади Приуфимского низкогорного лесорастительного района.

Таблица 22

Краткая таксационная характеристика древостоев в зигаденусово-зеленомошном типе ЛРУ (10–зиг-зм)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт/га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Сосняк	I. 7С3Е +Б.б. ед.Лп,П	III,6 0,6 V	сосна ель береза липа пихта	289 107 22 12 2	19,8 18,1 18,9 17,0 18,0	27,0 22,5 23,8 20,0 22,0
	II. 5Е3С1Б.б.1Лп ед.П	III,6 0,2 III	ель сосна береза липа пихта	433 196 54 57 6	9,0 10,5 12,0 13,0	9,6 10,7 9,7 10,1 8,9

Таблица 23

Краткая таксационная характеристика древостоев в липняково-кислично-снытевом типе ЛРУ (11–лп-кисл-сн)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, *шт /га*	Средняя высота, *м*	Средний диаметр, *см*
Ельник	I. 5Е4П1Лп +Б.б.	III 0,7 V	ель пихта *липа* береза	157 130 75 12	20,5 19,8 18,7 23,6	24,0 22,0 21,2 32,0
	II. 4П4Лп1Б.б.1Ил +Е	III 0,1 III	пихта *липа* береза ильм ель	88 104 12 24 16	8,2 9,0 9,7 8,0 7,0	9,0 9,0 10,0 10,0 9,0
Пихтач	I. 5П3Е1Лп1Б.б. ед.Ил	III,5 0,4 V	пихта ель *липа* береза ильм	141 67 30 30 2	21,5 21,0 15,5 24,0 18,0	25,0 25,5 21,5 31,0 24,0
	II. 6Лп3П1Е +Б.б.,Ил	III,5 0,2 III	*липа* пихта ель береза ильм	393 130 52 35 23	10,5 10,0 10,5 12,0 11,0	9,5 10,5 11,0 11,0 10,0
Липняк	I. 7Лп1Е1Б.б.1Ил +Ос ед.П	IV 0,4 VII	*липа* ель береза ильям осина пихта	192 36 24 12 8 4	15,4 19,2 20,5	26,7 24,1 20,1 25,9 35,7
	II. 8Лп2Ил +Е,Б.б.,П,Кл	IV 0,3 IV	*липа* ильм ель береза пихта клен	652 136 20 20 24 16	11,9 10,5	10,8 9,9 13,1 11,1 9,1 7,9

Липняково-кислично-снытевый (11–лп-кисл-сн) тип ЛРУ. Это самый теплый и плодородный тип лесорастительных условий из формирующихся на теневых склонах, он занимает наибольшие площади в подобных местоположениях (до 16% всех лесов). Коренными типа-

ми леса являются ельники и пихтачи. В ельниках липняково-кислично-снытевых чаще всего содоминантом является пихта, постоянно произрастают липа и береза бородавчатая. Второй ярус формируется преимущественно с преобладанием пихты и липы, также встречается ильм (табл.23). Полнота ельников средняя – в первом ярусе около 270 и во втором – около 250 деревьев/га, обилен подлесок из липы, часто стелющейся. Производительность ельников III класса бонитета, определяется теневым расположением местообитаний. Пихтачи этого типа ЛРУ меньшей производительности, колеблющейся между III и IV классами бонитета, имеют сниженную полноту первого яруса древостоев. Состав первого яруса близкий к ельникам, но доминирует пихта. Второй ярус преимущественно с доминированием липы, включает пихту и ель. Из широколиственных пород присутствует ильм, входящий одиночными деревьями и в первый ярус древостоя. В главном ярусе столько же деревьев, как и в ельниках, но второй более развит – здесь до 610 деревьев на гектаре. Производительность производных липняков еще более низкая, они стабильно IV класса бонитета. Состав таких насаждений сложный, включает практически все встречающиеся здесь виды деревьев, осина появляется в первом ярусе, а клен – во втором. Количество хвойных деревьев в обоих ярусах незначительное. Длительнопроизводные липняки – это самый распространенный тип производных насаждений, а короткопроизводные березняки и длительнопроизводные кленовники и осинники возникают небольшими куртинами.

Мелкопапоротниково-зеленомошный (12–мп-зм) тип ЛРУ. Тип лесорастительных условий, также занимающий теневые склоновые местоположения, но в связи с глубинным залеганием мерзлоты имеет охлажденные почвы. Это значительно ослабляет позиции липы не только в коренных, но и в производных типах леса, в связи с чем здесь отмечаются только короткопроизводные березняки, которые формируют два вида березы – бородавчатая и пушистая. Для таких насаждений до 30–35 лет характерно значительное участие в составе молодого древостоя ивы козьей (табл.24), которая практически полностью выпадает после пятидесяти лет. К шестидесяти годам березы пушистая и бородавчатая едва достигают диаметра 14–16 см и высоты 12–13 м, их догоняют по высоте поселившиеся одновременно деревья ели, которые до 2–3 единиц состава входят в древостой. Таким образом, накопление хвойных и вхождение их в древостой в березняках идут в течение первого поколения. Коренные ельники данно-

Таблица 24

Краткая таксационная характеристика древостоев в мелкопапоротниково-зеленомошном типе ЛРУ (12–мп-зм)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, шт./га	Средняя высота, м	Средний диаметр, см
Ельник	I. 8Е1Б.б.1С +П,Б.п. ед.Ос	III,5 0,6 VI	ель береза сосна пихта липа	238 52 38 34 4	20,4 17,0 24,8 17,2	27,0 22,0 27,5 18,0
	II. 6Е2Б.п.2П +Ос,С	III,5 0,2 IV	ель береза пихта липа сосна	156 72 80 18 16	8,8 10,8 11,0	10,0 10,0 11,0 7,6 11,0
Березняк	I. 6(Б.п.+Б.б.)4И.к.	V 0,8 IV	береза ива козья	1875 1250	8,8 9,1	6,6 7,0

го типа лесорастительных условий абсолютно преобладают над сосняками, которые мы также считаем коренным типом леса. Однако в настоящее время этот тип леса мало распространен и встречается очень немногочисленными, малыми по площади участками. Ельники мелкопапоротниково-зеленомошные имеют среднюю полноту, но по площади размещены неравномерно. В составе I яруса древостоя всегда присутствуют береза бородавчатая и сосна, реже – пихта и береза пушистая, причем последняя чаще компонент подчиненного яруса. Производительность ельников III–IV классов бонитета из-за общего недостатка света и охлажденности почв. Второй ярус древостоя примерно того же состава, но повышается участие пихты, а из берез здесь преимущественно произрастает береза пушистая. В первом ярусе отмечается до 260 и во втором до 340 шт/га. Древостои ступенчато разновозрастные с разницей возрастов около 40 лет. Это самый «ветровальный» тип леса, что, вероятно, связано с преобладанием здесь ели с поверхностной корневой системой и хорошим развитием крон из-за невысоких полнот. По площади такие леса менее представлены, чем липняково-кислично-снытевые, и занимают около 8% лесов района.

Сфагново-зеленомошный (13–сф-зм) тип ЛРУ. Самый малораспространенный на теневых склонах тип лесорастительных условий (менее 3% лесов), связанный исключительно с близким расположением мерзлоты – промерзанием подпочвенных и нижнепочвенных горизонтов. В сочетании со сниженной инсоляцией – это самый неблагоприятный по лесорастительным факторам тип местообитаний, где лесообразователями доминирующего и подчиненного ярусов выступают только бореальные виды (табл.25). Здесь под пологом коренных лесов при примерно одинаковом в количественном отношении поселении берез пушистой и бородавчатой в древесный ярус выходит только береза пушистая, но в производных лесах есть примесь и березы бородавчатой, как и единичных деревьев липы и ильма, которые к 50–60 годам выпадают из состава древостоя. Береза пушистая в этих лесорастительных условиях редко достигает диаметра в 20 см и высоты более 17 м, чаще это старовозрастные, искривленные или наклоненные деревья диаметром 14–15 см и высотой до 14 м. Коренные ельники почти всегда с примесью в первом ярусе сосны, березы пушистой, реже лиственницы. Пихта здесь, даже входя в господствующий ярус, представлена самыми угнетенными деревьями, но чаще не перерастает второго яруса. Состав этого яруса идентичен первому с некоторыми изменениями в составе древостоев – он представлен не только более молодыми деревьями, но и угнетенными, отставшими в росте. Производительность ельников III–IV класса бонитета, но чаще IV класса бонитета. Полнота древесного яруса в целом средняя при разреженном верхнем ярусе и развитом подчиненном ярусе. Производительность лиственничников в основном IV класса бонитета, но встречаются и более производительные и менее производительные древостои, что, по-видимому, зависит в первую очередь от близости к поверхности почвы многолетней почвенной мерзлоты. Лиственничники всегда с елью в первом ярусе и доминированием ели во втором ярусе древостоя. Самые разреженные древостои из коренных типов леса формирует сосна, но тогда несколько большей полноты достигает подчиненный ярус, характеризующийся доминированием ели. При совместном поселении сосны и лиственницы первоначально чаще всего доминирует сосна и идет формирование сосняков с примесью лиственницы, приводящее к древостоям состава, указанного в табл.25. Но иногда сосна в стадии жердняка погибает почти полностью и формируются лиственничники с примесью сосны. В 1972 г. нами была заложена пробная пло-

Таблица 25

Краткая таксационная характеристика древостоев в сфагново-зеленомошном типе ЛРУ (13–сф-зм)

Тип леса	Состав древостоя по ярусам	Бонитет, полнота, класс возраста	Порода	Количество стволов, шт /га	Средняя высота,м	Средний диаметр, см
Ельник	I. 7Е1С1Лц1Б.п. +П	III,6 0,6 VI	ель сосна лиственница береза пихта	469 43 25 27 28	17,5 19,0 21,0 16,6 15,6	20,7 26,5 28,0 18,3 18,0
	II. 7Е1Б.п.2П ед.Лц,С	III,6 0,2 IV	ель береза пихта лиственница сосна	248 29 72 2 2	9,2 11,1 9,0	10,3 9,7 9,3
Лиственничник	I. 7Лц3Е +С,Б.п. ед.П	IV 0,6 V	лиственница ель сосна береза пихта	581 276 27 78 3	17,1 14,4 15,6 11,3 12,0	17,5 15,5 16,7 12,0 14,3
	I. 5Е3Лц2Б.п. ед.П	IV 0,2 IV	ель лиственница береза пихта	1531 418 358 11	6,0 11,2 10,0 -	6,1 7,2 6,6 -
Сосняк	I. 8С1Е1Лц +Б.п.	IV 0,5 V	сосна ель лиственница береза	382 80 214 134	13,8 11,5 10,6 10,4	18,5 14,8 14,0 15,0
	II. 7Е2С1Б.п.	IV 0,3 III	ель сосна береза	289 38 35	8,9 9,0 8,5	11,0 10,5 10,2

щадь 33. Перечет показал состав 5С3Лц1Е1Б.п., возраст древостоя около 50 лет. Через 11 лет (в 1983 г.) это был лиственничник состава 6Лц2С1Е1Б.п. из-за массового усыхания сосны при практически полном сохранении лиственницы (более 400 шт/га), и это при том, что в

1972 г. лиственница несколько отставала от сосны по средним значениям диаметра и высоты. Таким образом, можно констатировать, что при одновременном поселении лиственница обгоняет ель по высоте, а сосну, отставая в росте, вытесняет в стадии изреживания древостоя в связи с большей устойчивостью и жизнеспособностью. Отметим, что эти свойства лиственницы дают ей преимущества только в одном, малораспространенном типе лесорастительных условий – при специфическом сочетании низкой инсоляции и промерзания подпочвенных и нижнепочвенных горизонтов. Как мы указывали выше, на инсолируемых склонах с многолетней почвенной мерзлотой преимущество однозначно имеет уже сосна.

Таким образом, на конкретных примерах было рассмотрено строение древостоев лесов Приуфимского низкогорного лесорастительного района и наглядно показаны ареалы лесообразователей, отраженные на рис. 5 и 6 (см). Установлено, что древостои всегда сложные по строению и составу, а в первом ярусе насаждений здешние леса чаще всего среднеполнотные. Второй ярус насаждений обычно представлен более молодыми поколениями деревьев, но в зеленомошных лесах здесь много угнетенных деревьев, одновозрастных с деревьями господствующего яруса. В связи с большим количеством лесообразователей и неоднородностью мезоусловий для лесов изучаемого района характерна мозаичность с небольшими по площади однотипными древостоями. Это особенно характерно для лесорастительных условий, выделяемых на нешироких полосах перегибов плато, узких плато и в логах. Рассмотрена производительность в различных типах леса и показано, что она изменяется от I класса бонитета в осинниках хвощево-кислично-снытевых до IV класса в ельниках и лиственничниках сфагново-зеленомошных, и даже V класса в молодняках березы в мелкопапоротниково-зеленомошном типе ЛРУ. В целом выявлена широкая экологическая амплитуда ели и липы, которые образуют коренные и производные типы лесов в наиболее широком наборе типов лесорастительных условий. При этом ель избегает только местообитания с периодически пересыхающими почвами, где из хвойных пород более устойчивые позиции имеет сосна. В то же время показано, что в лесах сложной группы типов ЛРУ при конкуренции с широколиственными лесообразователями более устойчивые позиции имеет пихта, избегающая «таежных» типов леса, где она произрастает отдельными деревьями, часто только во втором ярусе. Показан узкий экологический ареал у лиственницы, спо-

собной формировать древостои со своим доминированием только в сфагново-зеленомошном типе лесорастительных условий, занимающих в целом на Уфимском плато небольшую площадь. Из широколиственных видов деревьев наименьшим экологическим ареалом характеризуется дуб, явно тяготеющий к местообитаниям с непостоянным режимом влажности почв, где он и образует коренные типы леса, практически не выходя в местообитания со свежими и влажными почвами. Другие широколиственные деревья могут внедряться в древостои иных лесообразователей практически во всех лесорастительных условиях. Исключение составляет вяз гладкий, входящий в первый ярус пойменных ольшатников, но самостоятельных насаждений не образующий. Это мы целиком связываем с инверсией температур и холодными в течение всего года условиями роста в поймах небольших речек и ручьев. Кроме уже упомянутой липы в широком наборе типов ЛРУ образует производные древостои и береза бородавчатая. Береза пушистая в своем ареале связана с зеленомошными лесами, причем более всего с проявлениями многолетней почвенной мерзлоты. Наконец, производные леса из осины характерны для лесорастительных условий с глубокими свежими и влажными почвами, но самые обширные осинники встречаются на выположенных подошвах склонов, где они обладают наибольшей производительностью среди всех лесов водоохранно-защитной полосы.

4

ОСОБЕННОСТИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В УСЛОВИЯХ ПРИУФИМСКОГО НИЗКОГОРНОГО ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНОГО РАЙОНА

4.1. Естественный лесовозобновительный процесс под пологом лесов

Естественное подпологовое возобновление древесных растений, являясь начальным этапом лесообразования, в то же время имеет ряд существенных черт, присущих только ему. В частности, лесообразование должно рассматриваться как процесс глобальный, в историческом плане длительный, ход и направленность которого более зависят от внешних факторов. К таковым могут быть отнесены глобальные изменения климата, крупные тектонические перестройки, а в последнее время и масштабные антропогенные воздействия. Процесс лесообразования, поддерживающий существование лесов как типа растительности, может быть регрессирующим, приводящим к уменьшению роли лесов (остепнение, отундривание и т.п.) или прогрессирующим (наступление лесов на луга, степи, тундру, болота и т.п.). При этом могут изменяться географические ареалы лесообразователей, возникать новые типы леса. В относительно стабильных условиях лесообразовательный процесс поддерживает существование лесной растительности в динамическом равновесии, причем преимущество имеют лесообразователи, длительное время способные возобновляться под своим пологом. Возникают немногочисленные коренные типы леса, которые наиболее соответствуют в данный момент лесорастительным условиям того или иного района. Большинство лесообразователей, не формирующих самостоятельных коренных лесов, уменьшают свое обилие и чаще всего занимают подчи-

ненное положение в коренных насаждениях. Особенно минимализируется обилие древесных пород-пионеров, создающих древостои на начальных стадиях сукцессий при значительных природных или антропогенных нарушениях лесного покрова. Существование коренных лесов в динамическом равновесии поддерживается за счет ряда поколений, сменяющих друг друга по мере старения и распада господствующего и наиболее старшего полога древостоя. Поэтому «стимул» к смене поколений является эндогенным фактором, определяемым продолжительностью жизни лесообразователя коренного типа леса. Естественное подпологовое возобновление и выступает своеобразным поставщиком поколений лесообразователя. При этом древесные породы выработали в процессе эволюции ряд адаптаций, способствующих подпологовому возобновлению. В первую очередь – это теневыносливость как способность осуществлять онтогенез при очень низком световом довольствии, характерном для яруса живого напочвенного покрова, где проходят первые этапы жизни древесных растений. Этому фундаментальному свойству теневыносливости сопутствует ряд других адаптаций, способствующих подпологовому возобновлению: особый характер динамики семеношения; изменчивость продолжительности начальных этапов онтогенеза; способность образовывать поверхностную придаточную корневую систему и избегать тем самым острой конкуренции за воду и элементы минерального питания со взрослыми деревьями; изменение формы роста как способ переживания неблагоприятных условий, способствующий накоплению подроста под пологом; накопление календарно разновозрастного, но биологически одновозрастного подроста, длительное время способного при улучшении условий изменять форму роста и переходить к интенсивному приросту в высоту как одноосного дерева. Различные сочетания всех этих свойств (адаптаций) разной степени выраженности определяют биологические особенности той или иной древесной породы, реализующиеся в случае успешности ее возобновления под пологом древостоев. Сам естественный лесовозобновительный процесс зависит от множества факторов подпологовой среды, определяющихся положением в рельефе, составом и сомкнутостью древесного полога, богатством и режимом влажности почв, строением и составом травяно-мохового покрова и яруса кустарников, составом и обилием возобновляющихся древесных пород. Для многих видов древесных растений при их естественном размножении велика роль животных, снижающих или усиливающих их

возобновление (потребление семян, их распространение, повреждение и поедание подроста и т.д.). Наконец, антропогенное воздействие может преобразовывать ход естественного возобновления, в некоторых случаях коренным образом изменяя его интенсивность, направленность и породный состав (рубки, локальное загрязнение окружающей среды, выпас скота, рекреация и т.п.).

4.2. Общая характеристика подпологового возобновления в различных типах леса

Естественное возобновление древесных растений изучалось на пробных площадях, заложенных по общепринятым методикам [Сукачев, Зонн, Мотовилов, 1957]. На пробных площадях (0,2–0,25 га) для изучения мелкого подроста высотой менее 50 см закладывались 100 учетных площадок размерами 1 х 0,5 м, где определялись: количество подроста древесных растений по видам с измерениями высоты и определением возраста; описывался травяно-моховой покров с указанием видов растений и общего проективного покрытия трав и мхов отдельно. Возраст для подроста различных деревьев определялся сочетанием методов: по мутовкам; перетяжкам у основания одновозрастных побегов; по годичным кольцам древесины на ее срезах; в особо ответственных случаях анатомическим методом по следу верхушечной почки в сердцевине стволика подроста [Придня, 1967; Бойченко, 1969]. Для учета подроста высотой более 0,5 м (крупного) дополнительно закладывалось 30 учетных площадок размерами 2 х 2 м, где определялись все те же показатели, что и при учете мелкого подроста. Количество подроста пересчитывалось на один гектар площади леса или гектар площади определенной синузии.

Рассмотрим материалы, характеризующие общее количество мелкого и крупного подроста древесных растений под пологом лесов в различных типах лесорастительных условий (табл.26). Обратим внимание на следующие закономерности. Во-первых, общее количество крупного подроста во всех типах леса изменяется в довольно узких пределах, определяемых границами от 2 до 7 тыс. шт/га. Из этой закономерности выпадают липняки, где в категорию крупного подроста входит большое количество экземпляров стелющейся порослевой липы, каждый стволик которой учитывался за отдельное

деревце. Большим количеством крупного подроста характеризуются также березняки мелкопапоротниково-зеленомошные 50-летнего возраста, но здесь это отставшие в росте экземпляры берез бородавчатой и пушистой и все ели, поселившиеся одновременно с березой верхнего полога, которые в последующие 12–15 лет перешли в ярус древостоя, что было подтверждено перечетами, проведенными через 21 год. В целом столь близкое количество крупного подроста под пологом различных типов леса объясняется однопорядковыми общими полнотами и сомкнутостью древесного яруса. Следует указать, что эти древостои всегда сложные по строению и составу, когда при меньших полнотах первого яруса общая сомкнутость выравнивается за счет лучшего развития второго яруса. Под пологом таких лесов может найтись место для развития именно такого количества крупного подроста, который, однако, представлен очень различающимися по эколого-биологическим характеристикам древесными видами в различных типах лесорастительных условий. Отсюда возникает вторая закономерность – во всех типах леса на положительных элементах рельефа (типы ЛРУ от 0 до 4) в возобновлении доминируют широколиственные породы, а на склонах и в отрицательных элементах рельефа – хвойные (типы ЛРУ от 5 до 13, за исключением 7). В этой закономерности тоже есть ряд исключений. Это производные липняки и в некоторых случаях березняки, особенно в местоположениях, вблизи которых отсутствуют семеносящие древостои темнохвойных видов деревьев. Третьей закономерностью, отраженной в табл.26, является то, что в водоохранно-защитных лесах всегда достаточно подроста для поддержания оптимальной полноты древостоя и для постепенной смены поколений деревьев. В случае проведения рубок при условии сохранения подроста его оказывается в достаточно для восстановления древесного полога, в связи с чем водоохранно-защитной зоне изучаемого района практически нет необлесившихся вырубок. Более того, интенсивно идет и последующее возобновление. Четвертой закономерностью, четко проявляющейся в местообитаниях вне плато, является снижение участия хвойного подроста в составе возобновления при увеличении его возраста, причем именно в тех условиях, где хвойные виды наиболее успешно возобновляются. Этот факт связан со следующими биологическими особенностями лесообразователей: 1) очень медленным ростом (темно)хвойного и относительно быстрым ростом (широко)лиственного подроста деревьев; 2) вегетативным размножением широколиственных

Таблица 26

Количество подроста древесных пород по типам леса водоохранно-защитной полосы Уфимского плато

Тип ЛРУ	Тип леса									
	ельник	пихтач	сосняк	лиственничник	липняк	дубняк	кленовник	ильмовник	березняк	осинник
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
0-кр-сн		126(0,3) 5(0)					60(0) 13(2)	148(0) 2(0)		
1-кп-сн	214(0) 4(2)	22(92) 3(50)			6(0) 14(2)					
2-орл-сн						11(1) 6(2)			9(2) 6(2)	
3-кн-сн					50(0) 11(1)					
4-чил			5(9) 2(6)			19(0) 9(0)				
5-хв-кисл-сн		11(81) 2(68)			17(38) 4(42)					8(68) 4(30)
6-лбз-кисл-сн	- 2(65)									
8-лп-зм			2(9) 3(50)		3(0) 8(0)					
9-ос-зм	36(88) 3(84)		18(89) 7(88)						15(100) 1(20)	
10-зиг-зм			14(85) 3(63)							

Окончание табл. 26

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
11-лп-кисл-сн	19(79) 5(50)	10(72) 6(11)			3(19) 5(0)					
12-мп-зм	37(98) 4(55)								10(10) 24(50)	
13-сф-зм	56(88) 2(67)		12(97) 3(55)	16(94) 3(77)					9(72) 4(54)	

Примечание. Над чертой количество мелкого подроста (тыс.шт/га), в скобках – доля подроста хвойных пород (%); под чертой – то же для крупного подроста.

видов (в основном – это липа). Поэтому хвойный подрост минимум 15–20 лет относится к категории мелкого, а у широколиственных пород, берез и осины лучшие экземпляры переходят в разряд крупного в 4–5 лет, тем более если это порослевые экземпляры (липа, осина). Соответственно и накопление подроста у хвойных под пологом лесов идет на стадии мелкого подроста, а у лиственных пород их торчки почти всегда относятся к категории крупного подроста. Из всех производных типов леса лучшей возобновительной способностью хвойных пород деревьев отличаются березняки, во всех лесорастительных условиях являющиеся короткопроизводными лесами.

4.2.1. Естественное возобновление хвойных

Ель сибирская – главный лесообразователь Уфимского плато в целом и водоохранно-защитной полосы в частности. В силу своих эколого-биологических свойств она способна образовывать коренные типы леса в большинстве лесорастительных условий. Исключение составляют пойменные местоположения и местообитания характеризующиеся неустойчивостью режима влажности почвы, где отмечаются только отдельные деревья этой древесной породы. В этих же условиях практически исключается и естественное подпологовое возобновление ели (табл.27). Это орляково-снытевый, коротконожково-снытевый и чилиговый типы лесорастительных условий. При

Таблица 27

Количество подроста ели в различных лесорастительных условиях, тыс.шт/га

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	0		0	
1-кп-сн	1,56	0-5,8	0,42	0-1,12
2-орл-сн	0,07	0-0,2	0	
3-кн-сн	0		0	
4-чил	0,4	0-1,6	0,02	0-0,08
5-хв-кисл-сн	3,5	0-17,0	0,23	0-0,76
8-лп-зм	0		0,04	0-0,08
9-ос-зм	13,5	4,6-25,2	0,96	0-2,4
10-зиг-зм	5,0	3,4-8,2	1,02	0,56-1,6
11-лп-кисл-сн	3,85	0,4-7,0	0,38	0-1,12
12-мп-зм	19,93	7,7-39,2	1,65(4,2)	1,36-2,16(12,0)
13-сф-зм	16,97	1,2-44,3	1,68	0,4-4,32

оптимизации режима влажности почв на широких плато (1–крупно-папоротниково-снытевый тип ЛРУ) ель успешно возобновляется.

Оптимум возобновления этой древесной породы приходится на склоновые местоположения и подошвы склонов, но и здесь в наиболее теплых местообитаниях с богатыми почвами, то есть там, где сильные позиции занимают широколиственные породы (чаще всего липа), ель возобновляется слабо. Особенно это проявляется на инсолируемых склонах, относящихся к липняково-зеленомошному типу ЛРУ. В этих лесорастительных условиях в производных типах леса накопление подроста ели и появление ее в ярусе древостоя идет очень медленно. В остальных лесорастительных условиях склонов ель успешно возобновляется и под пологом лесов накапливается в среднем от 0,38 до 1,68 тыс. шт/га ее крупного подроста, что в целом обеспечивает смену поколений. Мелкого подроста накапливается от 1,2 до 44,3 тыс. шт/га, но в некоторых случаях (после урожайных лет и последующего года с благоприятными погодными условиями для прорастания семян и первоначального роста) сеянцев только 1–2-летнего возраста может отмечаться до 190 тыс. шт/га. Соотношение количества мелкого и крупного подроста изменяется от 5 в зигаде-

нусово-зеленомошном до 15 в осочково-зеленомошном типе лесорастительных условий. В более благоприятных по богатству почвы условиях, где поселение ели затруднено, это соотношение в пределах 1,5–3,5, то есть выживаемость поселившихся елей выше. При неустойчивом режиме влажности, напротив, это соотношение доходит до 20 (4–чилиговый тип ЛРУ) или подрост не выживает полностью (2–орляково-снытевый тип ЛРУ). Подрост перерастает 50 см на плато в 13–14 лет и на склонах в 16–24, а лучшие экземпляры в 11–12 лет независимо от лесорастительных условий. Дифференциация подроста по интенсивности роста происходит во всех типах ЛРУ после 6 лет развития – до этого возраста приросты елей изменяются в узких пределах, равных 1,2–1,7 см в год. Низким темпам роста соответствует и небольшая элиминация, усиливающаяся при увеличении приростов в последующие годы, причем отпад идет за счет угнетенных особей [Мартьянов, 1974]. На стадии крупного подроста, не переходя в ярус древостоя, ель может доживать до 70(76) лет, после чего отмирает. Отпаду предшествуют практически полное прекращение верхушечного роста, изреживание хвои за счет уменьшения продолжительности ее жизни, крона в этом возрасте у подроста всегда зонтикообразная.

Формирование придаточной корневой системы поверхностного типа идет у ели также после 5–6 лет за счет появления адвентивных корней на полегшем стволике. К 15–25 годам этот процесс заканчивается и дальнейшего полегания стволика не происходит. В последующие годы и самый быстрорастущий подрост, и самый угнетенный подрост формируют вертикальный стволик без эпикотилярного изгиба. Максимальная длина погребенной части стволика подроста ели, обнаруженная нами, была равна 32 см (хвощево-кислично-снытевый тип ЛРУ), а максимальный возраст погребенной части – 20 лет (сфагново-зеленомошный и хвощево-кислично-снытевый типы ЛРУ). Формирование придаточной корневой системы на погребенной части стволика подроста приводит к деградации первоначальной генстической корневой системы вплоть до ее полного отмирания. Средний возраст стволика, погребенного и укоренившегося, практически во всех лесорастительных условиях около 7 лет. Именно этот возраст мы применяем для коррекции общего возраста ели, определяемого до корневой шейки у крупного ее подроста. Накопление подроста ели идет до высоты в 40 см, при больших высотах подрост не накапливается. При этом максимальное накопление отмечено нами

в мелкопапоротниково-зеленомошном типе ЛРУ, где при высотах 16–30 см был сосредоточен подрост от 7 до 26 лет.

Естественное подпологовое возобновление ели поддерживается достаточно интенсивным семеношением этой древесной породы в пределах водоохранно-защитной полосы Уфимского плато. По нашим наблюдениям, за 26 лет средние и повышенные урожаи ели наблюдались 15 лет, то есть даже чаще, чем раз в два года, повышенные следовали через 4–5 лет. Полное отсутствие семеношения сли отмечено только в 1983 г., слабые урожаи с небольшим количеством созревающих семян отмечались 7 лет (1975, 1979–1981, 1995, 1997, 1999). Таким образом, в целом дефицит семян не является лимитирующим естественное возобновление фактором. Тем не менее на положительных элементах рельефа, где господствуют лиственные древостои и нет притока семян из других насаждений, семян ели может быть недостаточно для успешного ее возобновления. При этом следует учесть, что подстилка из опавшей листвы практически не преодолима для маломощных проростков ели. В силу того, что крылышко у ели не срастается с семенем, последнее всегда отделяется и обязательно проваливается под слой опадающих листьев. В раннелетний период подстилка в лиственных лесах еще плотная, под ее слоем создаются благоприятные для прорастания семян ели условия (тепло, влажно), но проростки ели, имеющие надземное прорастание семядолей, такую подстилку преодолеть не могут. К июлю, когда подстилка в результате перепревания разрушается, почти не остается жизнеспособных семян. Проростки, преодолевшие это препятствие, осенью могут оказаться погребенными под опадающими листьями и полегающими травами и погибают под их слоем. Отделяющиеся от крылатки семена ели дают ей преимущество при возобновлении на моховом покрове, исключая зависание на поверхности плотного слоя мхов. В этих условиях главная причина гибели проростков, определяющая их массовый отпад – пересыхание верхних слоев мохового покрова. Это наблюдается гораздо чаще на инсолируемых, нежели теневых, склонах, что обнаружено в осочково-зеленомошном типе ЛРУ. В целом ель успешно возобновляется во всех типах лесов зеленомошной группы как на широких плато так и на подошвах склонов.

Пихта сибирская. Постоянный спутник ели, пихта образует одновременно с ней коренные типы леса в лесорастительных условиях сложной (снытевой) группы. Однако в липняково-зеленомошном типе ЛРУ пихтачи мы признаем длительнопроизводным типом леса,

где ее возобновление затруднено. В отличие от ели у пихты возобновление отмечается во всех типах ЛРУ, в том числе и в местообитаниях с непостоянным режимом влажности почв. Но следует отметить, что накопление ее подроста в этом случае идет медленно (табл.28). Успешно эта древесная порода возобновляется на широких плато (1–крупнопапоротниково-снытевый тип ЛРУ), подошвах склонов, где пихтовый подрост более многочислен по сравнению с еловым. На инсолируемых склонах в осочково-зеленомошном типе ЛРУ и на теневых склонах в липняково-кислично-снытевом типе ЛРУ ее подрост примерно равно представлен с елью, но пихта уступает ели в местообитаниях с охлажденными и мерзлотными почвами, особенно в сочетании с повышенной инсоляцией (10–зигаденусово-зеленомошный тип ЛРУ). В сложных типах леса (за исключением липняково-зеленомошного типа ЛРУ) мелкого подроста пихты в среднем насчитывается от 0,07 до 9,16 тыс. шт/га, крупного – от отсутствия в коротконожково-снытевом типе ЛРУ до 0,95 тыс. шт/га в хвощево-кислично-снытевом типе ЛРУ, где наблюдается оптимум возобновления пихты. Успешно пихта возобновляется и на широких плато (1–крупнопапоротниково-снытевый тип ЛРУ), где ее подрост

Таблица 28

Количество подроста пихты в различных лесорастительных условиях, *тыс. шт/га*

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	0,1	0-0,4	0,04	0-0,08
1-кп-сн	6,0	0-16,8	0,86	0,08-1,44
2-орл-сн	0,07	0-0,2	0,03	0-0,08
3-кн-сн	0		0,03	0-0,08
4-чил	0,08	0-0,2	0	
5-хв-кисл-сн	9,16	0-31,2	0,95	0-1,84
8-лп-зм	0		0	
9-ос-зм	8,70	0,2-31,2	0,71	0-2,8
10-зиг-зм	0,12	0-0,4	0,05	0-0,24
11-лп-кисл-сн	4,5	0,2-8,3	0,42	0-1,04
12-мп-зм	2,73	0,4-9,4	0,41	0-0,88
13-сф-зм	1,69	0-4,8	0,27	0-0,56

отмечается в коренных и производных типах леса. Соотношение количества мелкого и крупного подроста у пихты изменяется в различных условиях произрастания от 2 до 12 (осочково-зеленомошный тип ЛРУ). В сложных типах леса, характеризующихся постоянством режима увлажнения почв (крупнопапоротниково-снытевый, хвощево-кислично-снытевый, липняково-кислично-снытевый типы ЛРУ), это соотношение изменяется в более узких пределах – от 7 до 10. Крупного подроста пихты под пологом лесов сложной группы наблюдается от отсутствия в чилиговом до 0,86–0,95 тыс. шт/га в условиях крупнопапоротниково-снытевого и хвощево-кислично-снытевого типов ЛРУ. В отличие от ели, возобновление которой всегда успешнее там, где могут формироваться ее древостои, у пихты часто успешное возобновление наблюдается в местообитаниях, исключающих не только произрастание ее древостоев, а в некоторых случаях даже и вхождение этой древесной породы в первый ярус древостоя. Это видно на примерах осочково-зеленомошного, мелкопапоротниково-зеленомошного и сфагново-зеленомошного типов ЛРУ.

Рост сеянцев пихты во всех лесорастительных условиях под пологом лесов слабый – лучшие экземпляры, растущие в «окнах» полога древостоя, перерастают 50 см в возрасте от 13–14 лет (1–крупнопапоротниково-снытевый тип ЛРУ) до 20–21 года (5–хвощево-кислично-снытевый тип ЛРУ). Еще медленнее растут сеянцы пихты под пологом деревьев – здесь даже максимальные высоты в 20 лет всего 22–23 см, а средние изменяются от 17 до 23 см. Дифференциация сеянцев пихты по темпам роста начинается в возрасте 5–7 лет сразу после окончания ювенильного периода онтогенеза. У пихты раньше на 2–3 года, чем у ели, начинается формирование поверхностной придаточной корневой системы. Поэтому изгиб стволика у нее несколько меньше – в среднем погребается под опадом и мелкоземом 5–6 см. Максимальная длина погребенной и укоренившейся части стволика, отмеченная в крупнопапоротниково-снытевом типе ЛРУ, около 25 см, а максимальный возраст погребенной части ствола – 24 года. Для коррекции возраста подроста пихты высотой более 12 см мы прибавляем 6 лет к значению, подсчитанному до корневой шейки ствола подроста. Способность к накоплению подроста у пихты выражена несколько меньше, чем у ели. Максимумы накопления отмечены нами в мелкопапоротниково-зеленомошном и крупнопапоротниково-снытевом типах ЛРУ, где на высотных ступенях в 16–30 см концентрируется подрост в возрасте от 7 до 18 лет. Это на 8 лет

меньше, чем у ели. Подрост в неблагоприятных условиях, не переходя в ярус древостоя, может доживать до 60(66) лет, а затем погибает. Часто наблюдается одновременная гибель сформированного полога подроста пихты при плотном ее росте – в этом случае не выживает ни одного экземпляра. Такое наблюдается в крупнопапоротниково-снытевом и хвощево-кислично-снытевом типах лесорастительных условий. В таких местах возникают довольно значительные площади (до 100 м^2), лишенные подроста. Здесь после полегания отмершего подроста пихты процесс возобновления начинается вновь.

Пихта сибирская в пределах водоохранно-защитных лесов Уфимского плато имеет самый неустойчивый режим семеношения, характеризующийся длительными периодами отсутствия средних и повышенных урожаев семян. Так, в период с 1979 по 1991 год наблюдались только очень слабые урожаи, а в 1990 г. семеношение не отмечалось повсеместно. За 26 лет наблюдений (1975–2000 гг.) отмечено всего 10 средних и повышенных урожаев семян этой древесной породы. Таким образом, для пихты можно констатировать, что семян не всегда достаточно для беспрерывного подпологового возобновления. Такими были годы: 1979, 1981, 1983, 1986–1991, 1993, 1995, 1997–2000, то есть 15 лет из 26. Обильные урожаи отмечены только за три года – 1976, 1992 и 1996. Пихта компенсирует недостаток семян высокой способностью к накоплению сеянцев на малых ступенях высоты, высокой теневыносливостью, способностью поселяться на лесной подстилке и среди неморального средне- и высокотравья. В целом это обеспечивает высокую выживаемость ее сеянцев и непрерывность возобновления.

Сосна обыкновенная. Сосна, являющаяся пионерной породой, заселяет обезлесенные по различным причинам лесные площади, гораздо менее успешно возобновляется под пологом лесов (табл.29) по сравнению с елью и пихтой. Во-первых, следует отметить практически полное отсутствие ее подроста в насаждениях сложной группы типов леса, особенно приуроченных к положительным элементам рельефа. Довольно значительное среднее значение количества подроста сосны, приведенное для чилигового типа лесорастительных условий, целиком определяется тем, что в число учтенных площадей включен сосняк чилиговый (пр.пл.30), в котором за 12–13 лет до учета прошел беглый низовой пожар, вызвавший вспышку возобновления сосны. Стабильно самосев этой древесной породы отмечается в зеленомошных типах леса (9–осочково-зеленомошный, 10–зигадену-

сово-зеленомошный, 12–мелкопапоротниково-зеленомошный, 13–сфагново-зеленомошный типы ЛРУ), но только на инсолируемых склонах идет накопление крупномерного подроста. В теневых местообитаниях при достаточно высоких количествах поселяющейся сосны крупномерного ее подроста или нет (75% площадей), или его исключительно мало. Отпад подроста сосны в основном происходит до 20 лет, но угнетенные деревца сосны в относительно лучших условиях освещения, не переходя в ярус древостоя, могут доживать до 40–45 лет. На инсолируемых склонах удовлетворительное возобновление сосны с формированием яруса крупномерного подроста отмечается только в сосняках осочково-зеленомошных, где количество мелкого и крупного ее подроста может быть больше, чем у ели. Но при увеличении в составе первого яруса участия ели, последняя начинает преобладать в возобновлении и не только за счет увеличения количества семян, но и из-за снижения жизнеспособности самосева сосны в связи с ухудшением светового режима под пологом смешанных елово-сосновых насаждений. Более того, в зигаденусово-зеленомошном типе лесорастительных условий увеличение ели в составе древостоев, в частности, во втором их ярусе, может приводить к практически полному прекращению процесса возобновления со-

Таблица 29

Количество подроста сосны в различных лесорастительных условиях, тыс. шт/га

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	0		0	
1-кп-сн	0		0	
2-орл-сн	0		0	
3-кн-сн	0		0	
4-чил	6,88	0-24,8	0,03	0-0,16
5-хв-кисл-сн	0		0,01	0-0,08
8-лп-зм	0,1	0-0,2	0,72	0-1,4
9-ос-зм	4,49	0,4-15,0	1,0	0-7,76
10-зиг-зм	6,6	1,0-11,6	0,48	0-1,76
11-лп-кисл-сн	0		0	
12-мп-зм	3,18	0,1-12,2	0,05	0-0,1
13-сф-зм	1,34	0-5,2	0,06	0-0,56

сны. На инсолируемых склонах угнетенный подрост сосны может доживать до 50–55 лет, не переходя во второй ярус древостоя. Таким образом, естественная смена поколений сосны может обеспечиваться только в сосняках осочково-зеленомошных и в меньшей степени в сосняках зигаденусово-зеленомошных при условии малого участия ели в составе древостоев. В остальных лесорастительных условиях, где отмечаются древостои сосны (чилиговый, липняково-зеленомошный, мелкопапоротниково-зеленомошный и сфагново-зеленомошный типы ЛРУ), их формирование связано с заселением сосной лесных послепожарных или обезлесенных территорий. В частности, сосна интенсивно осваивает сенокосные луга, пастбища и пашни после прекращения их эксплуатации.

Непрерывность заселения сосной лесных и обезлесенных площадей обеспечивается практически постоянным ее семеношением. Так, за 1975–2000 гг. средние и повышенные урожаи ее отмечались 24 года, а только средние, локально низкие урожаи учтены в 1983–1984 гг. Отсутствие урожая семян и повсеместно слабые урожаи за 26 лет нами не отмечались, поэтому дефицит семян, по крайней мере в насаждениях с участием сосны в господствующем ярусе древостоя, лимитирующим возобновление фактором не является. Основными факторами, ограничивающими обилие поселения сосны, являются низкая теневыносливость сеянцев, а в лесах со значительной примесью лиственных пород и маломощность ее проростков, не способных, как и ель, преодолеть подстилку и оказывающихся погребенными в первые годы жизни опадом листьев и стеблями полегающих осенью трав. На теневых склонах именно недостаточная теневыносливость сосны приводит к элиминации мелкого подроста из-за невозможности сведения положительного энергетического баланса и в связи с отсутствием механизма регуляции темпов роста на низких уровнях освещенности, чем обладают ель и пихта на начальных этапах онтогенеза [Мартьянов, 1978].

Рост самосева сосны, поселившегося под пологом насаждений в более осветленных местах, хороший, и превышает рост ели и пихты. В частности, в сосняках осочково-зеленомошных основная масса самосева перерастает 50 см в 9–10 лет, а отдельные экземпляры достигают этой высоты в 7 лет. В чилиговом типе ЛРУ отмечены шестилетки сосны с высотой 50–60 см. На теневых склонах (мелкопапоротниково-зеленомошный тип ЛРУ) рост более замедленный – здесь 50 см подрост достигает лишь в 15–16 лет.

Лиственница Сукачева. Самая локализованная хвойная древесная порода, насаждения которой строго приурочены к местообитаниям с многолетней почвенной мерзлотой, причем практически только на теневых склонах. На протяжении 200 км вдоль р.Уфы обнаружено 5 участков мерзлотных склонов, относящихся к зигаденусово-зеленомошному типу лесорастительных условий, но расположенных не на южных, а на восточных и западных склонах. Здесь в составе древостоев наряду с сосной и елью произрастает лиственница. Повсеместно на этих участках в подросте доминирует ель, встречаются сосна, пихта и береза пушистая. Лишь на одном участке под пологом древостоя составом 7С2Е1Лц и сомкнутостью около 0,6 обнаружен самосев лиственницы. На теневых склонах, относящихся к сфагново-зеленомошному типу лесорастительных условий, в древостоях с участием лиственницы возобновление ее также очень слабое, часто отсутствует. Количество мелкого подроста в среднем всего 1 тыс.шт/га с колебаниями от отсутствия до 6,2 тыс.шт/га. Крупного подроста лиственницы под пологом лесов этого типа ЛРУ чаще всего нет, редко его количество доходит до 100 шт/га. Только в молодняках к этой категории относится до 0,5 тыс.шт/га, отставших в росте деревьев лиственницы. Возобновление лиственницы успешно идет только в крупных «окнах» полога древостоя и в краевых местоположениях, где она перерастает не только сосну и ель, но и поселившуюся одновременно с ней березу пушистую.

Семеношение лиственницы Сукачева в целом обеспечивает необходимое для непрерывного возобновления количество семян. Урожаи семян почти ежегодные, но средние и особенно повышенные уровни семеношения (18 лет из 26) отмечаются чаще в четные годы, а слабые – в нечетные. Отсутствие семеношения лиственницы отмечено нами только в 1981 г. Проростки чаще всего появляются на моховом покрове, обеспечивающем благоприятную влажность, что очень важно для относительно крупных семян лиственницы. Рост самосева лиственницы под пологом лесов сфагново-зеленомошного типа ЛРУ медленный – к 10 годам высота сеянцев в среднем всего 14 см, а максимальная в этом возрасте достигает 23 см. После 10 лет под пологом лесов этого типа лесорастительных условий подрост лиственницы практически не сохраняется.

4.2.2. Естественное возобновление широколиственных пород

Липа сердцелистная – наиболее постоянный компонент древостоев лесов водоохранно-защитной полосы р. Уфы. Демонстрирует широкую экологическую амплитуду и в подпологовом возобновлении (табл.30). Во всех лесорастительных условиях отмечается самосев и крупномерный подрост этой древесной породы, но обязательным компонентом яруса подроста липа выступает всего в четырех лесорастительных условиях – на широких и узких плато с почвами, сформированными на делювии известняка (крупнопапоротниково-снытевый и коротконожково-снытевый типы ЛРУ) и в верхних частях склонов всех экспозиций, то есть в переходных типах лесорастительных условий (липняково-зеленомошный и липняково-кисличноснытевый типы ЛРУ), где имеется оптимум возобновления. Значительно ее обилие и в лесах, растущих на подошвах склонов, но в некоторых хвойных насаждениях она не возобновляется. В лесах зеленомошной группы типов ЛРУ участие липы в подпологовом возобновлении очень непостоянно, а в местообитаниях с многолетней почвенной мерзлотой – редкое. В таких лесорастительных условиях липа почти не переходит в разряд крупного подроста, хотя продолжительность жизни ее самосева до 30 лет. На мерзлотных теневых склонах такой самосев полегает, укореняется, а надземная часть у него всего 5–6 см с 2–4 небольшими листьями. Способность к ксилоризомному вегетативному размножению [Чистякова, 1978, 1979] у липы проявляется во всех типах лесорастительных условий, при этом чем благоприятнее условия роста (за исключением светового довольствия, недостаток которого и вызывает в изучаемом районе переход липы к ксилоризомному развитию), тем интенсивнее образуются побеги на горизонтальной ксилоризоме, вызывая со временем парцеляцию побегов, их обособление и образование куртины вегетативного происхождения. Эти процессы отчетливо прослеживаются в засушливых условиях (орляково-снытевый, коротконожково-снытевый, чилиговый типы ЛРУ) и в переходных от зеленомошных к снытевым типам ЛРУ (липняково-зеленомошный и липняково-кислично-снытевый типы ЛРУ). Чем напряженнее для липы условия роста на начальных этапах онтогенеза, тем реже образование ксилоризомы, обязательное в суровых условиях, приводит к вегетативному возобновлению.

Побеги (побег) у липы возникают лишь после гибели оси первого порядка. Это наблюдается в насаждениях зеленомошной группы лесорастительных условий, на северных перегибах плато и в высокополнотных насаждениях хвойных пород на широких плато и на подошвах склонов. В целом для липы в изучаемом районе характерно небольшое количество семенного мелкого подроста, изменяющееся от отсутствия до 1–2,4 тыс. шт/га, очень редко наблюдается более массовое поселение. Как установлено исследованиями в этом районе [Мушинская, 1977, 1997], элиминация у липы в основном проходит на стадии проростков и формирования всхода в связи с низкой устойчивостью ее на этих стадиях к фузариозу. В этот период гибнет более 90% всходов, а выжившие остаются неустойчивыми и в первую перезимовку, и только выжившие двухлетки (1–2% от количества проростков) продолжают свое развитие и рост. С другой стороны, ксилоризомное вегетативное размножение обеспечивает липе в благоприятных для ее роста условиях наибольшее количество крупного подроста среди всех древесных растений изучаемого района. Действительно, обилие крупного подроста от 1,95 до 4,29 тыс. шт/га является достаточным для формирования новых поколений деревьев. Установлено, что там, где развивается такое количество крупного подроста липы (коротконожково-снытевый, чилиговый, липняково-зеленомошный, липняково-кисличнo-снытевый типы ЛРУ), другие древесные растения или не возобновляются, или количество их самосева минимально. Не в последнюю очередь данное обстоятельство определяется развитым пологом подроста липы. Развитие липы по пути одноосного прямостоящего подроста без образования ксилоризомы наблюдается изредка в самых благоприятных условиях произрастания – это чаще всего крупные «окна» полога древостоя на широких плато (крупнопапоротниково-снытевый тип ЛРУ). В состоянии ксилоризомного размножения липа может переживать несколько смен поколений древесного яруса, так как возникающие вторичные стволики сами способны образовывать ксилоризому и вегетативно размножаться. Об этом свидетельствует факт существования липняковых ельников на северном пределе распространения липы за сотни километров от мест, где наблюдается семеношение этой древесной породы. В водоохранно-защитных лесах Уфимского плато отмечаются ксилоризомные сеянцы, растущие на мерзлотных теневых склонах до 30 лет. При этом они еще ни разу не ветвились.

Таблица 30

Количество подроста липы в различных лесорастительных условиях, *тыс.шт/га*

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	0,45	0-1,0	0,02	0-0,08
1-кп-сн	0,83	0,2-2,4	0,54	0-1,2
2-орл-сн	0,13	0-0,4	0,19	0-0,48
3-кн-сн	0,73	0,2-1,4	4,29	2,88-7,32
4-чил	0,72	0-1,4	1,95	0-7,28
5-хв-кисл-сн	1,59	0-5,8	1,09	0-2,4
8-лп-зм	0,70	0,6-0,8	2,38	0,16-4,6
9-ос-зм	0,49	0-2,3	0,35	0-1,32
10-зиг-зм	0,24	0-1,0	0,26	0-0,64
11-лп-кисл-сн	0,63	0,2-1,5	3,96	1,28-6,8
12-мп-зм	0,83	0-1,5	0,51	0-1,3
13-сф-зм	0,18	0-2,0	0,02	0-0,24

Липа сердцелистная в изучаемом районе плодоносит ежегодно, но качество ее семян снижается во влажные и прохладные годы в связи с затруднениями опыления насекомыми. В первый год прорастают только семена, опавшие до установления снегового покрова, а оставшиеся в кроне и опадающие по снегу из-за непрохождения стратификации могут прорасти только через год. Кроме высокого отпада из-за фузариоза, проростки липы массово отмирают при пересыхании подстилки и верхних слоев почвы [Мушинская, 1977]. Рост сеянцев и подроста липы под пологом древостоев медленный, особенно в зеленомошных типах леса с почвенной мерзлотой, где семенные экземпляры крайне редко достигают высоты 50 см. Несколько лучше рост сеянцев липы в осочково-зеленомошных и мелкопапоротниково-зеленомошных типах леса – здесь основная масса сеянцев достигает высоты в 50 см в 15–16, а лучшие в 13–14 лет. На плато и подошвах склонов большинство сеянцев перерастают 50 см после 11 лет, лучшие после 8 лет. Следует отметить, что стволики второго порядка, возникающие на ксилоризоме, растут быстро только в первый год, затем их приросты не превышают приросты стволика первого порядка, который чаще всего продолжает расти плагиотропно,

полегает и укореняется. Возникшие на ксилоризоме стволы второго порядка долгие годы растут вертикально.

Клен остролистный – древесная порода, сформировавшаяся в неморальных лесах как дерево второго яруса сложных дубняков. Самостоятельной роли как лесообразователь почти повсеместно не имеет – образование производных насаждений из клена остролистного явление редкое. Однако в пределах западных предгорий Южного Урала и на Уфимском плато, выполняющем благодаря своим абсолютным высотам ту же барьерную роль, что и упомянутые предгория, кленовые древостои не являются редкими. Как отмечает П.Л.Горчаковский [1968], комплекс неморальных широколиственных лесов во главе с дубом черешчатым на восточных пределах распространения разрушился и древесные породы его составляющие произрастают в разных местообитаниях. Благодаря этому обстоятельству в Республике Башкортостан произрастает более трети липняков и три четверти кленовников России. В Приуфимском низкогорном лесорастительном районе производные кленовники распространены менее липняков, тем не менее отмечаются во всех лесорастительных условиях, приуроченных к положительным элементам рельефа (кроме орляково-снытевого типа ЛРУ). Особенно прочные позиции клена отмечаются на узких плато и южных перегибах, где он хорошо возобновляется (табл.31). Именно здесь и на северных перегибах естественное возобновление клена постоянно и обильно, а в условиях узких плато – оптимум возобновления, где количество крупного подроста равно 2–4,3 тыс. шт/га. В остальных лесорастительных условиях естественное возобновление клена или незначительно (липняково-кислично-снытевый тип ЛРУ), или непостоянно, когда более чем в половине насаждений подрост отсутствует. В лесах зеленомошной группы типов ЛРУ крупный подрост клена исключительно редок, особенно в местообитаниях с мерзлотными почвами.

Семеношение клена остролистного может быть определено как периодическое из-за значительной гибели цветочных почек в суровые зимы, неопыленности и физической гибели бутонов и цветов во время заморозков и возвратных холодов в первой половине мая в период цветения клена [Мушинская, 1977; Мушинская, Баталов, Мартьянов, 1978; Ю.Кулагин, Мушинская, 1984]. Полного отсутствия урожая почти не наблюдается, но урожаи семян в такие годы не обеспечивают гарантированного появления всходов. Урожайные годы наблюдаются через 4–5 лет. Семена опадают осенью и проходят стра-

Таблица 31

Количество подроста клена в различных лесорастительных условиях, *тыс. шт/га*

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	17,75	0,6-39,4	0,52	0-1,84
1-кп-сн	3,85	0-12,9	0,28	0-1,04
2-орл-сн	0,07	0-0,2	0,08	0-0,16
3-кн-сн	12,33	3,4-20,2	3,16	2,08-4,32
4-чил	2,04	0-9,6	0,67	0-2,96
5-хв-кисл-сн	0,43	0-1,4	0,04	0-0,2
8-лп-зм	0,60	0-1,2	0,52	0-1,04
9-ос-зм	0,54	0-3,6	0,05	0-0,3
10-зиг-зм	0,20	0-1,0	0,02	0-0,08
11-лп-кисл-сн	0,80	0,4-2,8	0,58	0,24-0,96
12-мп-зм	0,05	0-0,2	0	
13-сф-зм	0,32	0-1,6	0,02	0-0,16

тификацию, а оставшиеся в кроне на зиму погибают из-за высыхания. Семена прорастают в мае-июне и при благоприятных условиях формируют в первый год два настоящих листа. В дальнейшем в условиях подпологового затенения растений рост замедленный, даже на плато основная масса сеянцев перерастает 50 см высоты в 14–15 лет, лучшие сеянцы в 8–9 лет, а в лесах хвощево-кислично-снытевого типа ЛРУ в 21–22 года и в 11–12 лет соответственно. В насаждениях зеленомошных типов леса подрост чаще всего этой высоты не достигает из-за постоянного перевершинивания и смены побеговых осей. Образование так называемых «торчков» постоянно наблюдается во всех лесорастительных условиях при сильном затенении. «Торчки» – это самые нижние части стволика сеянцев клена, погребенные и укоренившиеся, которые возникают при гибели первой оси роста, несущие спящие почки, из которых прорастают стебли замещения. Совершенно точно установить возраст таких «торчков» затруднительно. Нами исследовались особи, стволы которых имели возраст до 47 лет, причем «торчок» имел следы ранее отмерших стеблей. Полегания стеблей у клена не наблюдается, стволики имеют незначительный изгиб, где образуется маломощная придаточная корневая сис-

тема, но отмирания ранее развитых корней не происходит. Придаточные корни у клена тонкие, сильно ветвящиеся, густо покрыты микоризой. Замещающих побегов у клена мало: чаще один, редко два, но они расположены очень близко. Поэтому в отличие от липы ксилоризома клена остролистного не служит для вегетативного размножения, а является своеобразным органом для выживания в неблагоприятных условиях роста. Наконец, отметим, что хвойные леса наиболее неблагоприятны для роста и развития клена и других широколиственных пород не столько из-за сильного затенения (которое может быть даже менее интенсивным, чем в сомкнутых широколиственных лесах), сколько из-за отсутствия светлого весеннего периода, приходящегося на время формирования ассимиляционного аппарата сеянцев. Поэтому в хвойных лесах подросту клена приходится ежегодно формировать листья в основном за счет запасов ассимилянтов, в то время как в листопадных лесах формирующиеся листья обеспечивают свой рост во многом за счет текущей ассимиляции.

Ильм горный. Это еще одна древесная порода широколиственных лесов, по экологии сходная с кленом остролистным. Как и клен, в условиях Башкирского Предуралья и на Западных предгорьях Южного Урала образует производные типы леса, устойчиво возобновляющиеся в ряду поколений. На Уфимском плато в пределах водоохранно-защитной полосы ильм имеет те же оптимумы возобновления, что и клен (табл.32), но на северных и южных перегибах и на узких плато возобновляется более стабильно и массово, уступая последнему в чилиговом, липняково-зеленомошном и липняково-кисличнo-снытевом типах ЛРУ. В зеленомошных типах лесов в отличие от клена ильм практически не возобновляется, что связано с его мелкосемянностью и фенологией семеношения. Как известно, семена ильма горного созревают в начале лета и сразу происходит диссеменация, но облиственные кроны всех деревьев препятствуют дальнему разлету семян ильма. В отличие от своего родственника вяза гладкого, семена которого сразу готовы к прорастанию, у ильма они могут прорасти только после стратификации через год. Небольшое количество семян, попавшее под полог лесов склоновых местоположений, по-видимому, в большинстве потребляется животными, а оставшиеся не могут служить базой для гарантированного формирования подроста этой породы. В лесах же на положительных элементах рельефа и на перегибах плато возобновление ильма стабильно и очень обильно. Наибольшее количество мелкого подроста отмеча-

Таблица 32

Количество подроста ильма в различных лесорастительных условиях, *тыс.шт/га*

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	105,05	29,4-212,8	2,24	0,88-3,52
1-кп-сн	36,91	0,3-204,1	0,97	0-3,36
2-орл-сн	0,73	0-2,2	0,21	0-0,4
3-кн-сн	33,43	15,6-44,3	2,35	0,48-4,0
4-чил	0,40	0-1,6	0,10	0-0,32
5-хв-кисл-сн	0,23	0-0,8	0,08	0-0,3
8-лп-зм	0,5	0-1,0	0,44	0-0,88
9-ос-зм	0,11	0-0,6	0,01	0-0,08
10-зиг-зм	0		0	
11-лп-кисл-сн	0,53	0-1,0	0,34	0-0,56
12-мп-зм	0,05	0-0,2	0	
13-сф-зм	0,03	0-0,4	0	

ется именно для этой древесной породы – нередко под пологом лесов отмечается более 200 тыс. шт/га сеянцев.

Рост и развитие подроста ильма в зависимости от подпологовых условий резко различаются. При недостаточности освещения развитие растений идет замедленно, приросты незначительны, характерен «торчковый» рост с частой сменой стволиков. Такие экземпляры перерастают 50 см только после 20 лет жизни. С другой стороны, даже в небольших «окнах» полога древостоя ильм с первых лет растет быстро: 50 см перерастает в 7–9 лет, 1 метр в 12–13 лет. Подрост ильма горного обладает самой совершенной системой образования мозаики листьев кроны, располагающихся в абсолютно одной плоскости сложной конфигурации, подобной плоскости вайи орляка обыкновенного. Ксилоризома у ильма, образующаяся в нижний части ствола, небольшой длины в (4–5 см), но с годами удлиняется до 15 см за счет новых побегов и приобретает коленчатый вид. Как и у клена, точный абсолютный возраст из-за гнили центральной части ствола определить трудно. Максимальный возраст стволика, определенный нами, был 48 лет, при этом ксилоризома имела два следа ранее отмерших осей. Как и клен, ильм при ксилоризомном отрастании име-

ет обычно один стволик. Укоренение происходит в первые годы, формирующиеся придаточные корни мощные, но генетическая первичная корневая система продолжает развитие.

Семеношение ильма горного практически ежегодное, обеспечивастся цветением в ранневесенний период; высокой устойчивостью к заморозкам и возвратным холодам; ветроопылением, чему способствуют цветение до облиственния всех деревьев; произрастанием компактными насаждениями на положительных элементах рельефа; быстрым созреванием семян. Обилие семян обусловливает непрерывность естественного подпологового возобновления во всех лесах снытевой группы типов ЛРУ. В меньшей степени возобновление ильма проявляется в переходных типах леса из-за дефицита семян и конкуренции со стороны липы, обеспечивающей здесь свое преимущество в основном за счет ксилоризомного размножения.

Дуб черешчатый – главный лесообразователь широколиственных лесов. На Уфимском плато в пределах водоохранно-защитной полосы имеет самый узкий экологический ареал, локализуясь только в местообитаниях с неустойчивым режимом влажности почв, где он и успешно возобновляется (табл.33). Во всех других лесорастительных условиях естественное возобновление этой древесной породы непостоянно и малочисленно. Оптимум возобновления дуба – широкие плато с почвами, сформированными на пермских бескарбонатных глинах. В этих условиях дуб единственный представитель широколиственных пород, имеющий обильный подрост. В коротконожково-снытевом типе ЛРУ, напротив, все широколиственные лесообразователи успешно возобновляются, и только здесь дубняки имеют полноразвитый состав второго яруса из всех представителей неморальной древесной флоры. В чилиговом типе ЛРУ велика роль сосны, выступающей основным конкурентом дуба в формировании древостоев. В отмеченных выше лесорастительных условиях дуб имеет высокую выживаемость поселившегося подроста (табл.33). Это важное обстоятельство, особенно если учесть отсутствие вегетативного размножения дуба. Как и другие широколиственные породы, дуб имеет ксилоризому в виде редьковидного образования, формирующегося первоначально на месте гипокотиля и несущего серию спящих почек, служащих для образования побегов замещения в случае гибели первичной оси. Ксилоризома у дуба выполняет роль своеобразного ксилоподия и является наиболее организованной среди широколиственных пород деревьев. Это, во-первых, ее высокая ус-

Таблица 33

Количество подроста дуба в различных лесорастительных условиях, *тыс.шт/га*

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	0		0	
1-кп-сн	0,89	0-5,2	0,08	0-0,4
2-орл-сн	6,67	3,4-8,0	5,31	4,32-6,4
3-кн-сн	1,07	0,4-1,4	1,01	0-2,0
4-чил	1,95	0-3,4	0,27	0-0,56
5-хв-кисл-сн	0,07	0-0,3	0,03	0-0,1
8-лп-зм	0,60	0,4-0,8	0,24	0-0,48
9-ос-зм	0,23	0-0,6	0,19	0-0,64
10-зиг-зм	0,56	0-2,8	0,06	0-0,24
11-лп-кисл-сн	0,15	0-0,6	0	
12-мп-зм	0		0	
13-сф-зм	0		0	

тойчивость к гнилям; во-вторых, способность к размножению спящих почек за счет образования их у основания недолговечных побегов (которые погибают в течение вегетационного периода до одревеснения); в-третьих, способность формировать сильный замещающий стволик до гибели предыдущего, более старшего.

Рост подроста дуба в лучших условиях освещения позволяет ему перерастать 50 см в 7–8 лет и 1 м в 19–20 лет. В зеленомошных типах леса предельная высота подроста дуба 85–90 см. В условиях затенения подрост очень часто перевершинивается из-за гибели верхушки стебля, при этом образуется центральная гниль стволика, затрудняющая дальнейшее формирование его – происходит замена оси. Живет стволик у дуба в неблагоприятных условиях меньше, чем у других широколиственных пород деревьев, чаще до 20–25 лет, редко до 40 лет. Побеги замещения укореняются в нижней погребенной части слабыми придаточными корнями, и во все годы у «торчка» развивается мощная стержневая центральная корневая система ниже ксилоподия. Побег замещения в первый же год перерастает старую ось, но в последующие годы, при неиз-

менности условий роста, переходит к небольшим приростам в пределах 4–7 см. В целом максимальный возраст подроста дуба с учетом ранее отмерших стволиков можно оценивать в 60–65 лет, после чего он, по-видимому, окончательно усыхает. В случае значительных изменений световой обстановки в связи с гибелью соседних деревьев или древостоя в целом подрост дуба за 2–3 года оправляется и способен к быстрому росту, когда годичные приросты его превышают 1 м. В течение 20 лет мы наблюдали восстановление дубняков после массового усыхания, последовавшего за двумя арктическими зимами 1968–1969 и 1979–1980 гг. Восстановились дубняки в орляково-снытевом, коротконожково-снытевом и чилиговом типах лесорастительных условий за счет деревьев дуба второго яруса и подроста, лучше перенесших суровые морозы этих лет. В 1999 г. после двадцатилетнего перерыва началось плодоношение дуба.

Семеношение дуба черешчатого, по нашим наблюдениям с 70-х годов, периодическое, когда повышенные урожаи желудей бывают раз в 4–5 лет, а в остальные годы желудей мало. Л.Ф.Семериков [1986] для уральских дубняков приводит периодичность плодоношения в 4–8 лет. Созревающее количество плодов дуба вполне обеспечивает в такие годы успешное возобновление под пологом дубняков. Разнос желудей сойками обычно недалекий – 100–200 м [Семериков, 1986], но подрост дуба отмечается во всех лесорастительных условиях за исключением теневых склонов и северных перегибов, что обеспечивает, однако, небольшое количество подроста и единичное участие дуба в составе древостоев.

Вяз гладкий. Естественное семенное возобновление этой древесной породы наблюдается в поймах небольших речек и ручьев, протекающих в пределах водоохранно-защитной полосы Уфимского плато. Возобновление вяза единичное из-за мощного развития нитрофильного высокотравья и конкуренции с порослевым и семенным возобновлением ольхи серой и черемухи. Возобновление поддерживается практически ежегодным обильным семеношением взрослых деревьев вяза. Созревшие семена после опадения прорастают в этот же год, но большинство всходов гибнет из-за затенения. Под пологом сероольшатников встречается всего до 2 тыс. шт/га подроста вяза возрастом до 5–6 лет и высотой до 25 см.

4.2.3. Естественное возобновление мелколиственных деревьев

Береза бородавчатая. Широко распространенная порода, образующая древостои во всех лесорастительных условиях, кроме северных перегибов, пойм и мерзлотных склонов. Береза бородавчатая (повислая) демонстрирует крайне слабое естественное подпологовое возобновление (табл.34). Отметим некоторые особенности возобновления этой породы. Во-первых, в местоположениях, где доминируют широколиственные породы, осина, и под пологом самих березняков самосев березы бородавчатой отсутствует. Главная причина этого – мощный опад листьев, непреодолимый барьер для мелких проростков березы, которые вынуждены прорастать через подстилку с поверхности из-за позднезимнего и ранневесеннего разлета семян. Во-вторых, под пологом древостоев с участием хвойных пород и их доминированием небольшое количество самосева березы не обеспечивает гарантированного появления крупного подроста из-за высокого светолюбия этой породы даже в молодом возрасте, когда под пологом отмечается всего 20–60 шт/га угнетенного крупного подроста. В-третьих, более успешно береза бородавчатая возобновляется под пологом лесов зеленомошной группы, но здесь она вступает в конкурентные отношения с другим видом – березой пушистой, которая в таких насаждениях, особенно растущих на мерзлотных склонах, конкурентноспособнее благодаря своей большей холодостойкости, теневыносливости и меньшей требовательности к почвенному плодородию. В зеленомошных лесах береза бородавчатая количественно преобладает в крупном подросте только на инсолируемых склонах, а береза пушистая – в местообитаниях на всех мерзлотных склонах. Примерно равные конкурентные возможности демонстрируют виды берез на теневых немерзлотных склонах, где их соотношение в подросте, а затем и в древостоях зависит от многих факторов, в том числе и от обилия семян березы того или иного вида. На мерзлотных склонах береза бородавчатая отмирает уже на стадии крупного подроста, и подчиненный ярус древостоя под пологом лесов или молодняк формирует только береза пушистая. Таким образом, относительно успешно береза бородавчатая возобновляется только под пологом зеленомошных лесов инсолируемых склонов, где количество мелкого подроста ее может доходить до 18,2 тыс. шт/га,

Таблица 34

Количество подроста березы в различных лесорастительных условиях, тыс.шт/га

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	0		0	
1-кп-сн	0		0	
2-орл-сн	0		0	
3-кн-сн	0		0	
4-чил	0,08	0-0,4	0,02	0-0,08
5-хв-кисл-сн	0,17	0-0,8	0,03	0-0,16
8-лп-зм	0		0,60	0,48-0,72
9-ос-зм	2,37	0-18,2	0,13	0-0,4
10-зиг-зм	0,92*	0-3,4	0,86*	0-1,92
11-лп-кисл-сн	0,15**	0-0,4	0,06**	0-0,16
12-мп-зм	0,75**	0-1,9	0,42**	0,08-1,5(11,8)
13-сф-зм	2,13*	0-12,6	0,73*	0-1,92

* – преимущественно береза пушистая;

** – поселение и рост берез бородавчатой и пушистой.

Без значка – береза бородавчатая.

крупного – до 0,72 тыс.шт/га. Возобновление площадное, но выживает подрост березы бородавчатой только в крупных «окнах» полога древостоя и на микроповышениях, чаще всего предствляющих собой сгнившие пни или валеж.

Растет береза бородавчатая под пологом насаждений медленно: высоту в 50 см лучшие экземпляры ее перерастают в 9–10 лет, основная масса подроста в 11–12 лет, а подрост выше одного метра отмечается не ранее 14–15 лет. В неблагоприятных условиях в затенении подрост растет еще медленнее, редко перерастает 70–80 см из-за постоянной суховершинности и замены осей роста. Замещающие стволики, возникают из спящих почек, сосредоточенных у корневой шейки, с каждым замещением растут все медленнее и у них меньшая продолжительность жизни. Перед полным усыханием прорастает чаще всего множество спящих почек (4–7), формирующиеся побеги не одревесневают и особь погибает или к концу лета, или в перезимовку. Так развивается весь самосев березы бородавчатой на мерзлотных

теневых склонах, где при поселении отмечается значительное ее участие. Здесь подрост перерастает 50 см уже в 9–10 лет, но в более старшем возрасте его высота меньше из-за перевершинивания и частой смены стволиков. В угнетенном состоянии береза бородавчатая чаще всего отмирает до 20 лет, редко живет до 30 лет.

Семеношение березы бородавчатой, особенно в оптимальных условиях, почти ежегодное, часто обильное [Махнев, Махнева, 1989]. В склоновых местоположениях обсеменение лесных площадей березой происходит и за счет деревьев, и их насаждений, произрастающих выше по склону и на плато, этому способствует поснежное опадение семян, которые легко по весеннему насту достигают нижележащих насаждений. Поэтому мы считаем, что дефицита семян у этой древесной породы на склонах нет, так как в настоящее время абсолютного господства коренных насаждений из хвойных и широколиственных пород не наблюдается.

Береза пушистая. Данный вид березы является, в отличие от березы бородавчатой с ее лесостепной экологией и явной пионерностью в поселении, видом горно-таежной экологии [Ю.Кулагин, 1963,1983]. Береза пушистая демонстрирует это свое отличие в лучшем поселении под пологом древостоев (см. табл. 34). Замедленный рост в начале онтогенеза, ее большая холодостойкость, меньшая морозкоустойчивость, меньшее светолюбие, меньшая требовательность к богатству и аэрированности почвы по сравнению с березой бородавчатой явно свидетельствуют об этом. Именно для березы пушистой характерно активное поселение и достаточно большое накопление крупномерного подроста под пологом лесов на теневых склонах и на мерзлотных инсолируемых склонах. В благоприятных условиях подрост березы пушистой растет не медленнее, чем подрост березы бородавчатой, что отмечается в осочково-зеленомошном типе ЛРУ. На теневых склонах именно замедленные темпы роста позволяют ей сохраниться и перейти в разряд крупного подроста. Здесь лучшие экземпляры достигают высоты в 50 см в 10–11 лет, а основная масса их только в 19–20, то есть на 4 года позже березы бородавчатой. В угнетенном состоянии береза пушистая может расти до 35 лет, а иногда отмечаются деревца до 4,5 м высотой с диаметром 3–4 см и возрастом до 50 лет. В суровых условиях теневых мерзлотных склонов долговечность березы пушистой небольшая – достигнув высоты в 13–14 м и диаметра не более 20 см, она в возрасте 60–70 лет отмирает. Семеношение ее менее обильное и неежегодное по сравнению с

березой бородавчатой, но оно тем не менее обеспечивает гарантированное появление сеянцев под пологом лесов зеленомошной группы типов ЛРУ, особенно при наличии многолетней почвенной мерзлоты. Береза пушистая подобно бородавчатой имеет серию спящих почек, прорастающих замещающим побегом в случае гибели первичного стволика. В связи с большей теневыносливостью такие стволики живут несколько дольше, чем у березы бородавчатой, и в целом в угнетенном состоянии продолжительность жизни отдельных экземпляров подроста достигает 50 лет. Препятствием к более широкому расселению этого вида березы является меньшая засухоустойчивость проростков, всходов и подроста по сравнению с березой бородавчатой, которая успешно осваивает открытые пространства на забрасываемых лугах, пастбищах, гарях и вырубках, увеличивая тем самым обилие своих диаспор за счет вступления в плодоношение новых и новых древостоев, которые более долговечны, чем у березы пушистой.

Осина (тополь дрожащий). Осина, обладающая уникальным способом корнеотпрыскового возобновления, очень слабо возобновляется под пологом лесов водоохранно-защитной полосы р.Уфы (табл.35). В лесах Уфимского плато это единственный способ ее возобновления. Так, нами за 30 лет изучения естественного семенного возобновления у этой древесной породы под пологом леса не обнаружено ни одного экземпляра подроста семенного происхождения. Ранее проведенные исследования по изучению формового разнообразия и происхождения осинников, предпринятые Ю.Ф.Косоуровым [1958, 1973], показали, что под пологом лесов осина представлена только особями вегетативного происхождения. При этом женские деревья формируют значительное количество семян. Ю.Ф.Косоуров [1973] связывает отсутствие семенного возобновления осины с редкостью пожарищ и минерализованых площадей, так как в подобных местообитаниях (кострища, дорожные выемки, железнодорожные насыпи) семенные экземпляры осины наблюдаются. В связи с вегетативным способом возобновления отпрыски осины наблюдаются только в лесах, в которых эта древесная порода может входить в состав древостоев. Возобновление осины практически всегда малочисленное, особенно редок крупномер, который под пологом лесов не накапливается. Это связано с двумя обстоятельствами. Во-первых, осина, обладающая очень малой теневыносливостью, в неблагоприятных условиях гибнет в первые годы жизни – максимально угнетен-

Таблица 35

Количество подроста осины в различных лесорастительных условиях, *тыс. шт/га*

Тип ЛРУ	Мелкий (до 50 см)		Крупный (выше 50 см)	
	среднее	лимиты (min-max)	среднее	лимиты (min-max)
0-кр-сн	0		0	
1-кп-сн	0,16	0-0,6	0	
2-орл-сн	0,67	0-1,8	1,07	0,08-2,72
3-кн-сн	0,07	0-0,2	0	
4-чил	1,48	0-7,0	0,24	0-0,4
5-хв-кисл-сн	1,74	0-11,4	0,03	0-0,24
8-лп-зм	0,30	0-0,6	0,04	0-0,08
9-ос-зм	0,02	0-0,2	0,01	0-0,08
10-зиг-зм	0		0	
11-лп-кисл-сн	0,1	0-0,4	0,04	0-0,16
12-мп-зм	0		0	
13-сф-зм	0		0	

ный подрост ее живет 5–7 лет. Во-вторых, если корневой отпрыск осины пророс из корня в оптимальных условиях, то за 3–4 года такое деревце переходит во второй ярус древостоя, имея сформированную крону и ствол высотой в 4–5 м. Отпрыски образуются на нетолстых шнуровидных корнях, идущих непосредственно под подстилкой или моховым покровом. Длина их до 30–40 м, корни расходятся радиально от материнского дерева. Таким образом, одно взрослое дерево осины может обеспечить появление отпрысков на 0,3–0,4 га площади леса. Отпрыски появляются по 1–10 штук на одном корне на различном расстоянии друг от друга. В затененных условиях они могут погибать уже в течение вегетационного сезона до одревеснения. В более освещенных местообитаниях живут 5–7 лет, имея высоту 30–70 см, суховершинят, затем усыхают. В окнах полога древостоя уже во второй год могут иметь высоту более 2,5 м и сформированную крону. Именно так за 2–3 года зарастают сенокосные поляны в хвощево-кислично-снытевом типе ЛРУ после прекращения их выкашивания. Оптимум возобновления осины в орляково-снытевом типе лесорастительных условий, где отпрыски осины чаще попадают в благоприятные условия для роста в связи с осветленностью дубо-

вых, осиновых и березовых насаждений из-за меньшего развития широколиственных пород деревьев во втором ярусе.

Ольха серая. Дерево пойменных местообитаний, возобновляющееся под пологом почти исключительно пневой порослью, которой может отмечаться до 9,2 тыс. шт/га с высотой до 0,5 м и до 1 тыс. шт/га с высотой более 0,5 м. Семенное возобновление ольхи редкое – 100–400 шт/га. В краевых местоположениях лесов в поймах и даже по краю суходольных лесов (хвощево-кислично-снытевый тип ЛРУ) ольха серая успешно поселяется с помощью семян.

Ива козья. Древесная порода, самостоятельных типов леса не образующая. Участвует единичными деревьями в сложении древостоев во всех типах леса, кроме мерзлотных и периодически сухих. Заметное обилие имеет только в молодняках на теневых склонах, где выпадает из древостоев через 30–35 лет. Устойчиво участвует в краевом возобновлении лесов, характеризующихся свежими и периодически сырыми почвами. Под пологом лесов ива козья не возобновляется, единичные экземпляры молодых деревьев встречаются в достаточно крупных «окнах» полога древостоя, где растут быстро, к 10 годам переходя в разряд тонкомера, но продолжительность жизни небольшая (45–50 лет), после чего гибнут, даже при оптимальных условиях роста.

4.3. Семенное и вегетативное размножение лесных деревьев

Процесс естественного подпологового возобновления слагается, как мы отмечали выше, из процессов семенного и вегетативного размножения, с разной степенью выраженности сочетающихся у различных древесных пород – от исключительно семенного до полностью вегетативного. Выше были охарактеризованы семенное возобновление у хвойных, генеративно-вегетативное у ряда лиственных и вегетативное, отмечаемое у осины. В то же время имеются данные о способности к вегетативному возобновлению хвойных деревьев, в частности пихты сибирской, для районов Урала и Предуралья [Горчаковский, 1954, 1959; Кучеров, Федорако, 1965; Зубарева, 1973]. Так, П.Л.Горчаковский [1954] отмечает, что в некоторых типах пихтачей Урала до четверти подроста составляют вегетативные экземпляры пихты. В лесах приречной части Уфимского плато мы предприняли

поиски таких экземпляров, образующихся из укоренившихся полегших нижних ветвей пихты и ели. Было просмотрено в различных лесорастительных условиях несколько сотен экземпляров крупного подроста и тонкомера этих пород, имеющих полегшие и погребенные опадом нижние ветви.Установлено, что до трети полегших и погребенных ветвей пихты укореняются и у многих формируется достаточно хорошо развитая корневая система. Укоренение погребенных ветвей ели, напротив, явление редкое, присущее чаще всего краевым местообитаниям в лесорастительных условиях, характеризующимся свежими, периодически влажными почвами. Следует отметить, что пихта в этих условиях имеет почти полное укоренение погребенных ветвей. Такие укоренившиеся ветви пихты размножаются, растут и развиваются даже после потери связи с материнским деревом из-за его гибели или отгнивания основания первично укоренившейся ветви. Во многих типах леса нами наблюдались значительные по площади пятна, занятые сплошь ветвями. В частности, в лиственничнике сфагново-зеленомошном потомство одной пихты вегетативным способом заполнило небольшую поляну площадью до 100м^2. Нередко такие вегетативные экземпляры растут вниз по склону, и тогда у небольшой пихты высотой до 1 м ветви могут простираться на 4–5 м. В то же время нами не было найдено ни одного вегетативно возникшего экземпляра подроста пихты. Под пологом леса у пихты сибирской укоренившиеся ветви продолжали расти плагиотропно даже после потери связи с материнским деревом. Мы пришли к выводу, что вегетативное размножение у пихты сибирской и ели сибирской под пологом насаждений не приводит к возобновлению и появлению новых особей, и поэтому такие укоренившиеся ветви не учитывали в составе подроста. Формирование вегетативных экземпляров у пихты, реже у ели, наблюдается в краевых местоположениях инсолируемых склонов и в лесных редкостоях на лугах. Здесь этот способ возобновления обычен и приводит к формированию куртин подроста и может объяснить абсолютное господство пихты в припоселковых лесах, когда в краевом положении древостои почти чисто пихтовые. Вегетативные экземпляры подроста пихты и ели возникают из приподымающихся ветвей и реже от вертикальных пролептических побегов, формирующихся на верхней поверхности вблизи узлов укоренившихся ветвей. Такие пихты и ели за 2–3 года формируют симметричную крону, растут гораздо быстрее семенных экземпляров и после 10 лет способны к образованию шишек. Таким

образом, можно констатировать, что вегетативное размножение у ели и пихты имеет значение только при размножении их в краевых местоположениях и в олуговелых редкостоях (не лесных с густым травяным покровом) этих деревьев. Дерево пихты, имеющее укорененные нижние ветви, способно формировать до 10 экземпляров вегетативного происхождения, располагающихся на расстоянии от 1 до 4 м от ствола. В редкостоях образуются круговые куртины, а в краевых местоположениях новые экземпляры образуются только со свободной стороны. У пихты образование «юбки» укоренившихся плагиотропных ветвей в подпологовых условиях все же имеет значение для возобновления из-за угнетения ими развития трав и мхов и создания микроклимата, способствующего прорастанию семян и развитию подроста. И это тем более существенно, что подкроновые пространства наиболее интенсивно обсеменяются пихтой в связи с особенностями ее диссеменации, связанной с разрушением шишки. Именно в пределах «юбки» плагиотропных побегов наблюдается большое количество подроста пихты, что создает впечатление образования вегетативных особей. У сосны и лиственницы укоренения полегающих ветвей нами не обнаружено.

Следует сделать несколько замечаний по вегетативному размножению лиственных деревьев. Для дуба, клена, ильма, вяза, берез бородавчатой и пушистой, ивы козьей способность к вегетативному размножению не является шагом к вегетативному возобновлению, а обеспечивает сохранение жизни в экстремальных условиях произрастания за счет формирования новых стволиков взамен погибших. Только для липы следует признать, что ксилоризомное размножение является и вегетативным возобновлением, а у осины вегетативное размножение – единственный способ естественного возобновления в подпологовых условиях.

4.4. Синузии травяно-мохового покрова и возобновление

Под пологом лесов изучаемого района мелкий и крупный подрост распределен как равномерно, так и контагиозно. Контагиозность более свойственна подросту, который формируется в благоприятных подпологовых условиях, чаще всего в «окнах» полога древостоя. Для одновидовых групп контагиозность проявляется у по-

Таблица 36

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях крапивно-снытевого типа ЛРУ (0–кр-сн)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс. шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Снытевая	65 41-80	85Ил 15Кл +Лп, ед.П 123,4	87 75-99	0,7 0-2
Аконитово-крапивная	35 20-59		85 70-100	0,7 0-2

Примечание. В 36–47 табл. над чертой – среднее значение показателя, под чертой – пределы их изменения.

род деревьев, имеющих очень большую численность при поселении. Это ель в зеленомошных и ильм в сложных типах леса.

Под пологом насаждений крапивно-снытевого типа лесорастительных условий отмечается самое большое количество подроста. Возобновление характеризуется обильным поселением ильма и клена (табл.36). Хорошо развитый ярус среднерослых и высоких трав, объединенный в две синузии, практически не различается в связи с высоким проективным покрытием и в снытевой, и в аконитово-крапивной синузиях. В этих условиях три четверти покрова представляют собой заросли трав с покрытием 41–100%. В связи с напряженной световой обстановкой под пологом трав возрастная структура подроста ильма и клена смещена в сторону молодых сеянцев (возраст 1–4 года включает 60–97% их количества), а после 12 лет самосева остается всего 1–20%. В пихтачах крапивно-снытевых в связи с меньшим развитием трав возрастной ряд подроста более равномерный. В данном типе лесорастительных условий отмечается самое большое количество возобновления, но в то же время здесь возобновляется наименьшее количество пород деревьев.

В условиях широких плато (1–крупнопапоротниково-снытевый тип ЛРУ) возрастает разнообразие возобновляющихся видов деревьев, в небольших количествах отмечается подрост темнохвойных

Таблица 37

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях крупнопапоротниково-снытевого типа ЛРУ (1-кп-сн)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, тыс. шт /га	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Снытевая	34 1-78	71Ил 13П 8Кл 4Е 3Лп 1Д +Ос 53,4	47 0-94	15 0-60
Сочевичниковая	24 10-48		58 18-94	29 0-60
Копытеневая	17 0-94		63 38-94	32 0-64
Крупно-папоротниковая	3 0-10		100	0
Крапивная	2 0-5		80	0
Вейниково-осочковая	1 1-2		75 50-100	25 0-50
Зеленомошная	19 0-65		52 33-72	50 33-63

пород, преимущественно пихты (табл.37). В составе возобновления продолжает преобладать ильм, несмотря на значительное снижение численности подроста. Распределение живого напочвенного покрова по синузиям неравномерное, зависит от состава и строения древостоев. В хвойных насаждениях резко снижаются проективное покрытие и площадь травяных синузий (снытевой, крупнопапоротниковой, сочевичниковой) и возрастает площадь теневых (копытеневой и зеленомошной). В связи с обилием семян возобновительная способность синузий в отношении широколиственных пород деревьев изменяется мало, но зеленомошная более благоприятна для поселения хвойных. При средней площади данной синузии в 19%, здесь сосредото-

Таблица 38

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях орляково-снытевого типа ЛРУ (2–орл-сн)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс. шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Снытевая	36 15-54	78Д 11Ос 7Ил 4Лп ед.Е, П15,3	48 35-55	1 0-3
Сочевичниковая	52 41-72		30 23-44	0,3 0-1
Орляковая	3 0-5		23 20-25	0
Вейниково-коротконожковая	9 0-15		22 20-22	0

чено до 40% хвойного подроста. Травяной покров в снытевой и сочевичниковой синузиях, развивающихся в условиях умеренного затенения, по возобновительной способности оказывается несколько хуже, чем в теневой – копытеневой синузии. Среднее проективное покрытие трав намного ниже, чем в предыдущем типе лесорастительных условий. В этом случае более 70% площади живого напочвенного покрова имеет проективное покрытие меньше 40%. Возрастная структура подроста всех видов деревьев более равномерная, особенно у хвойных, для которых подрост старше 12 лет составляет уже 60–80% от его количества под пологом насаждений кп-сн типа ЛРУ. У широколиственных пород подроста такого возраста также несколько больше – 11–45%.

Орляково-снытевый тип лесорастительных условий формируется на почвах, развитых на пермских бескарбонатных глинах. Это единственный тип ЛРУ, где в возобновлении доминируют дуб и осина (табл.38). В целом в этих условиях отмечается низкий уровень возобновления древесных. Среднее проективное покрытие трав несколько выше, чем в крупнопапоротниково-снытевом типе ЛРУ, и отсутствуют местообитания сильного затенения. Преобладают в этих

лесорастительных условиях осветленные дубняки и березняки. В снытевой синузии, формирующейся в условиях среднего затенения по микропонижениям с выраженным увлажнением почв, отмечаются мощные всходы и сеянцы дуба, а поросль осины не угнетается пологом трав. Древесные породы быстро перерастают травяной полог и выходят из затеняющего влияния трав. Полуметровой высоты осина достигает на 3-й, а дуб на 5-й год жизни, причем таких деревцев у дуба и осины более 40% всего подроста. Возрастная структура подроста равномерная, только ильм на 75% представлен особями в возрасте 1–4 года. Состав синузий и участков неблагоприятен для возобновления хвойных пород деревьев, что усугубляется периодическим пересыханием верхних горизонтов почвы и лесной подстилки.

На узких плато (коротконожково-снытевый тип ЛРУ) в возобновлении преимущество оказывается за ильмом и кленом (табл.39), обильное поселение которых обеспечивает значительное количество подроста. Почвы, как и в орляково-снытевом типе ЛРУ, периоди-

Таблица 39

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях коротконожково-снытевого типа ЛРУ (3–кн-сн)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс. шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Снытевая	55 26-86	61Ил 26Кл 8Лп 5Д ед.П, Ос 58,5	70 62-83	0
Копытеневая	27 7-57		82 72-100	0
Крупно-папоротниковая	4 0-7		66 33-100	0
Коротконожково-осочковая	10 0-31		51	0
Зеленомошная	4 0-11		45	0

Таблица 40

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях чилигового типа ЛРУ (4–чил)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс. шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Снытевая	10 0-26	41С 16 Кл 15Лп13Д 10Ос 3Ил 2Е +Б.б.	60 54-66	17 0-33
Копытеневая	78 62-88	ед.П 17,3	36 19-51	34 0-45
Орляковая	0,3 0-1		100	0
Лазурниковая	2 0-9		11	0
Осочково-коротконожковая	8 2-22		18 0-50	13 0-50
Зеленомошная	1,7 0-7		60 50-71	36 0-71

чески пересыхающие, что ограничивает возможности хвойных в поселении. В связи с общей сухостью условий, наиболее благоприятной для поселения древесных пород оказывается теневая копытеневая синузия. В ней нет препятствий для роста и развития широколиственных деревьев, сеянцы которых перерастают копытень уже в первый год (другие виды, входящие в эту синузию, также низкорослые – подмаренник пахучий, звездчатка жестколистная и некоторые другие). Зеленомошная синузия (Aulacomnium palustre) неблагоприятна для прорастания древесных из-за частого пересыхания и высокой плотности мохового покрова. Возрастная структура подроста выровненная. Подрост по синузиям распределен пропорционально их площади, но больше отмечается при проективном покрытии трав до 30%.

Постоянное действие иссушающих факторов в местообитаниях чилигового типа лесорастительных условий приводит к значительному изреживанию травяного покрова и развитию кустарникового яруса из чилиги, крушины, ракитника и других видов кустарников. Среднее проективное покрытие трав самое низкое из всех типов лесорастительных условий, причем отмечается абсолютное доминирование копытеневой синузии. Данная синузия, характерная для условий сильного затенения, на инсолирусмых склонах, особенно на склонах южной экспозиции, не ограничивает нормальное развитие всходов и сеянцев древесных растений (табл.40). В световых орляковой, лазурниковой и осочково-коротконожковой синузиях показатели возобновления древесных особенно низкие. Успешность возобновления древесных растений определяется снытевой и копытеневой синузиями, которые составляют около 90% площади живого напочвенного покрова. Это единственный тип лесорастительных условий из группы сложных, где ель преобладает в возобновлении над пихтой. У всех древесных пород возрастная структура подроста выровненная, с плавным и равномерным падением численности подроста с возрастом (1--4-летки составляют 16–44% всего количества). У осины 88% составляет молодая поросль.

В отрицательных формах рельефа с незначительным уклоном на подошвах склонов выделяется хвощево-кислично-снытевый тип лесорастительных условий. Здесь наблюдается смена направленности подпологового естественного возобновления от широколиственных деревьев к темнохвойным (табл.41), среди которого абсолютно преобладает подрост пихты, но достаточно обильно и возобновление сли. Богатые почвы с дополнительным источником увлажнения за счет подтока вод с вышележащих склонов обеспечивают даже при наличии сомкнутых сложных древостоев высокое проективное покрытие снытевой и крупнопапоротниковой синузий. С другой стороны, напряженная световая обстановка приводит к тому, что до 50% площади под пологом леса заняты участками сильного затенения, а именно зеленомошной синузией и мертвым покровом. Эти условия благоприятны для поселения хвойных, однако почти весь крупный подрост сосредоточен в травяных синузиях (снытевой, в меньшей степени крупнопапоротниковой). Поэтому, несмотря на низкую встречаемость из-за контагиозности характера размещения, в таких синузиях сосредоточено до половины всего подроста. Возрастная структура хвойных характеризуется преобладанием молодых групп

Таблица 41

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях хвощево-кислично-снытевого типа ЛРУ (5–хв-кисл-сн)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс.шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Снытевая	34 10-96	5ІП 1ЭЕ 14Лп9Ос 2Кл 2Ил 1Д 1Б.б.	27 0-75	21 0-75
Крупнопапоротниковая	14 5-51	1Б.п.ед.С 19,4	23 4-80	6 0-15
Мертвопокровный	41 4-66		30 0-46	21 0-46
Зеленомошная	11 1-37		69 37-100	69 37-100

подроста 1–8 лет, в которых сосредоточено 50–70% его количества, а поросль осины – это на 95% особи 1–4 лет. Только для липы во всех типах древостоев возрастной ряд выровненный. Оценивая роль синузиальной структуры в возобновлении этого типа ЛРУ, следует признать, что травяные синузии неблагоприятны для поселения древесных растений и в то же время представляют лучшие условия для их последующего роста и развития. В теневых условиях зеленомошной синузии и на мертвом покрове успешное поселение древесных не приводит к формированию крупного подроста из-за напряженного светового режима.

По условиям возобновления древесных растений неблагоприятным типом лесорастительных условий является липняково-зеленомошный. Здесь отмечается наименьшее количество подроста всех видов деревьев (табл.42). Встречаемость мелкого подроста не превышает 25% даже в сосняках. Для склоновых местоположений характерно самое низкое участие зеленых лесных мхов в сложении живого напочвенного покрова. Очень редки даже пятна площадью до 0,5 м^2 с покрытием мхов более 80%, а 88% площадей лишены мохового покрова. Удовлетворительно, в основном за счет ксилоризомного размножения, под пологом этих лесов возобновляется только липа. Она часто полегает и ее длинные стволы лежат вниз по склону,

Таблица 42

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях липняково-зеленомошного типа ЛРУ (8-лп-зм)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс.шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Снытевая	18 7-29	43Лп 16Кл 14Ил13Д 5Ос 4Б.б.4Б.п. 1Е+С 7,1	12 0-24	0
Орляковая	4 0-8		0	0
Костяничная	71 56-87		13 9-17	2 0-4
Осочково-коротконожковая	6 4-7		13 0-25	0
Зеленомошная	1 0-2		0	0

укореняясь ветвями. Остальные широколиственные деревья возобновляются, но подроста немного.

Осочково-зеленомошный тип ЛРУ выделяется в средних и нижних частях склонов высокой и средней крутизны. Этот тип условий характеризуется обилием мелкого и крупного подроста, особенно хвойных (табл.43). Доминирование зеленомошной синузии, обладающей высокой возобновительной способностью, определяет большее количество подроста хвойных (ели, пихты и сосны). При этом травяные синузии отличаются повышенными показателями возобновления древесных видов, достаточными для возникновения многовидовых куртин подроста в прогалах и «окнах» полога древостоя. Более благоприятной для возобновления является вейниково-осочковая синузия. Следует отметить, что она развивается чаще всего в комплексе с зелеными лесными мхами и сплошного задернения здесь не образуется. Напротив, костяничная синузия характерна для местообитаний, где отсутствует покров мхов, а условия менее благоприятны для поселения хвойных деревьев. Возрастная структура подроста всех древесных растений равномерная без явного преобладания младших возрастных групп.

Таблица 43

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях осочково-зеленомошного типа ЛРУ (9–ос-зм)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс.шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Зеленомошная	48 1-74	43Е 28П 16С 4Б.б. 4Б.п. 3Лп 2 Кл +Д	71 43-100	62 26-100
Костяничная	35 18-79	ед.Ил, Ос 33,9	27 13-50	27 13-50
Вейниково-осочковая	17 4-26		45 15-75	44 15-75

Многолетняя почвенная мерзлота в зигаденусово-зеленомошном типе ЛРУ приводит к снижению обилия подроста и смене доминирующего в возобновлении вида. В подросте здесь преобладает более засухоустойчивая и холодостойкая сосна, но и ель имеет достаточно прочные позиции. Синузиальная структура довольно простая и со-

Таблица 44

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях зигаденусово-зеленомошного типа ЛРУ (10–зиг-зм)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, тыс.шт/га	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Зеленомошная	58 19-100	44С 37Е 6Б.п 5Б.б. 4Д. 3Лп 1 Кл +П	37 21-56	34 16-54
Костяничная	28 0-51	16,4	20 3-47	15 3-27
Осочковая	14 0-30		31 22-57	29 3-57

стоит из зеленомошной, костяничной и осочковой синузий (табл.44). Возобновительная способность синузий близкая, лишь зеленомошная несколько более благоприятна для поселения в отличие от костяничной. Освещенность во всех синузиях достаточно высокая, что определяет успешность поселения и роста светолюбивой сосны. Поселение всех пород количественно распределено в синузиях пропорционально их площади, но крупный подрост древесных пород, кроме ели и сосны, сосредоточен в травяных синузиях. У ели и сосны, напротив, более 80% крупного подроста приурочено к зеленомошной синузии. Возрастная структура подроста у ели равномерная, но у сосны и обоих видов берез до 45% подроста составляют особи от одного до четырех лет.

Липняково-кислично-снытевый тип лесорастительных условий близок по основным характеристикам к липняково-зеленомошному типу, но приурочен к теневым склонам. Это отражается на возобновительной способности пихты, ели и липы. Все синузии близки по возобновительной способности, лишь снытевая уступает костяничной и зеленомошной по заселению хвойными видами (табл.45). Часто в ельниках этого типа лесорастительных условий напочвенный покров представлен исключительно зеленомошной синузией, и тогда наблюдается наиболее успешное возобновление всех пород, в целом составляющее более 23 тыс. шт/га подроста. В липняках, напро-

Таблица 45

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях липняково-кислично-снытевого типа ЛРУ (11-лп-кисл-сн)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс. шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Зеленомошная	44 4-100	30П 28Лп 26Е 8 Кл 5Ил 1Д 1Б.б. 1Ос +Б.п.	32 0-53	17 0-43
Костяничная	46 0-79	16,5	26 19-37	17 4-26
Снытевая	10 0-22		19 14-24	9 0-18

тив, площадь мохового покрова снижается, доминируют костяничная и снытевая синузии, а количество подроста снижается до 7–8 тыс. шт/га (преобладает липа). Во всех типах леса в различных синузиях возрастная структура подроста равномерная, но преимущественно представлен подрост в возрасте 9–20 лет.

Охлаждение почв, но без близкого к поверхности залегания многолетней мерзлоты, приводит к ослаблению позиций липы, и на таких теневых склонах формируется мелкопапоротниково-зеленомошный тип лесорастительных условий, в котором обильно возобновляется ель, в отличие от липняково-кислично-снытевого типа ЛРУ, где несколько лучше возобновляется пихта (табл.45, 46). Большое количество подроста ели отмечается в коренных ельниках, в производных березняках при условии близкого расположения обсеменителей. Зеленомошная и костяничная синузии распространены в коренных типах леса, в производных небольшую площадь могут занимать осочковая и снытевая синузии. Зеленомошная синузия отличается лучшими условиями для поселения древесных по сравнению с костяничной, и в ней сосредоточена основная масса подроста ели, сосны и пихты. В зеленомошных синузиях в зависимости от проективного покрытия мхов возобновительные процессы идут по-разному – при больших покрыти-

Таблица 46

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях мелкопапоротниково-зеленомошного типа ЛРУ (12–мп-зм)

Синузии	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс. шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Зеленомошная	73 57-100	71Е 11С 10П 4Лп2Б.п. 2Б.б + Кл, Ил.30,6	59 46-84	57 44-82
Костяничная	21 0-33		13 9-17	12 9-14
Снытевая	3 0-10		0	0
Осочковая	3 0-10		40	30

ях (более 80%) и увеличении толщины очеса мхов возобновительная способность несколько снижается. Все возобновляющиеся древесные породы имеют выровненную возрастную структуру, и лишь подрост сосны на три четверти состоит из молодых сеянцев 1–4 лет.

В местообитаниях, близких к мелкопапоротниково-зеленомошному типу ЛРУ, но с многолетним промерзанием подпочвенного слоя, выделяется сфагново-зеленомошный тип ЛРУ, где разрастание трав практически не наблюдается. Доминируют зеленые мхи и бореальные низкорослые травы и кустарнички. «Окна» полога древостоя сохраняют моховой покров, поверх которого лишь с несколько большим проективным покрытием развиваются те же виды высших растений. Под куртинами подроста и сформировавшегося тонкомера древостоя может возникнуть мертвый покров. В этом случае отмечаются наиболее низкие показатели возобновления всех древесных пород. В возобновлении под пологом насаждений сфагново-зеленомошного типа ЛРУ преобладает ель, а все остальные деревья возобновляются эпизодически и в малых количествах (табл.47). Это относится и к лиственнице, возобновление которой отмечается только в насаждениях с ее участием в первом ярусе древостоев. Поселение всех пород деревьев приурочено в основном к зеленомошной синузии, но подроста крупного относительно много и в зеленомошно-травяных синузиях. В связи с обильным обсеменением площадей в этом типе лесорастительных условий отмечается хорошее возобновление и для мертвого покрова, но крупного подроста здесь, наоборот, меньше. Возрастная структура подроста ели, пихты, березы пушистой выровненная, а у сосны и лиственницы – с преобладанием младших возрастных групп.

Таким образом, рассмотрена взаимосвязь возобновления древесных растений и синузий травяно-мохового покрова. Установлена тесная связь развития мохового покрова с успешностью возобновления ели, сосны, лиственницы и в меньшей степени пихты. Показано, что в большинстве типов лесорастительных условий зеленомошная синузия предоставляет лучшие микроусловия для поселения хвойных и количество их подроста можно напрямую связать со степенью развития мохового покрова. Однако существует ряд местообитаний, где зеленые лесные мхи создают сплошной покров большой толщины, не преодолимый для проростков хвойных, корешки которых могут не достигать минерального субстрата и при пересыхании мхов погибать. Отметим, что это характерно для инсолируемых склонов. Развитие мощного мохового покрова связано с большим участием в составе древостоев хвойных пород, что, в свою очередь, обусловливает усиленное обсеменение и повышение количества

Таблица 47

Синузии травяно-мохового покрова и их возобновительная способность в насаждениях сфагново-зеленомошного типа ЛРУ (13–сф-зм)

Синузии и участки	Площадь синузии, %	Состав возобновления и среднее количество подроста, *тыс. шт /га*	Общая встречаемость подроста, %	Встречаемость подроста хвойных, %
Зеленомошная	78 29-100	71Е 8Б.п. 8П 5С 3Б.б. 3Ив 1Кл 1Ип +Ил	62 8-84	59 8-82
Брусничнo-зеленомошная	7 0-60	26,1	70 46-93	69 45-93
Зеленомошно-осочковая	1 0-3		62 33-100	62 33-100
Зеленомошно-костяничная	7 0-71		39 35-43	30 29-31
Мертвопокровный	7 0-30		27 0-100	26 0-100

подроста. При значительном покрытии мхов поселение хвойных и лиственных деревьев чаще всего приурочено к «рединам» и разрывам мохового покрова. Скорость роста мхов может превосходить скорость роста отдельных всходов и малолетних сеянцев деревьев, то есть мхи могут угнетать такие растения. Это надо иметь в виду при оценке влияния мохового покрова на успешность возобновления древесных растений. Вероятнее всего, мхи являются индикаторами условий, к которым вырабо-

тались адаптации и у мхов, и у хвойных для поселения и первоначального роста. Травяные синузии, как показано выше, также не всегда являются серьезным препятствием для возобновления хвойных, но при мощном развитии травяной покров ограничивает их естественное возобновление. Для широколиственных пород и осины с их сильными всходами, порослью и сеянцами мощный травяной покров не является препятствием для поселения и роста в первые годы жизни. Особое место занимает адаптация в виде ксилоризомного размножения.

5

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОДРОСТА ДЕРЕВЬЕВ И КОНКУРЕНТНЫЕ ОТНОШЕНИЯ ДРУГ С ДРУГОМ И ПОДЛЕСОЧНЫМИ КУСТАРНИКАМИ

Для нормального протекания лесообразовательного процесса и формирования сомкнутого древесного полога в ходе смены поколений лесообразующих пород деревьев важное значение имеет пространственное размещение подроста. При этом различают две противоположные градации такого размещения: равномерное или случайное и контагиозное или групповое. Отметим, что в этих двух проявлениях пространственного размещения наблюдаются две тенденции – неопределенность площади обсеменения и целенаправленное заселение определенных участков. Оба типа размещения базируются на одной и той же основе, которая заключается в равномерном и случайном обсеменении лесных площадей и дальнейшем успешном развитии всходов, сеянцев и подроста в относительно однородной лесной среде (равномерный сомкнутый полог средневозрастного древостоя; сосняк, пройденный низовым пожаром; редкостойный сльник-зеленомошник; низкобонитетный сосняк лишайниковый и т.п.) или в формировании подроста в качественно разнородной подпологовой среде (например, сложные по составу и строению древостои, представленные несколькими поколениями деревьев). Известно, что даже в относительно однородных условиях формируются значительные почвенные разности и «окна» полога древостоя чаще из-за внеотборной элиминации деревьев в связи с буреломами, ветровалами, снеголомами, образованием ветровально-почвенных комплексов [Карпачевский, 1977, 1981; Карпачевский, Рожков и др., 1996]. Это также обусловливает неравномерность возобновления. В целом следует признать, что 1) равномерное по площади возобновление

является более редким по сравнению с групповым, 2) равномерное распределение подроста является временным явлением в ходе лесообразовательного процесса на той или иной площади. То есть, возникновение контагиозности в размещении подроста деревьев связано с появлением в лесном насаждении участков с более благоприятными условиями по сравнению с существующими. В другом случае, при ухудшении условий произрастании (в исследуемом районе это чаще всего мертвопокровные участки из-за затенения, иссушения и усиленного опада веток, листьев и хвои), возникают разрывы в равномерном размещении подроста и контагиозность отсутствует.

В лесах водоохранно-защитной полосы Уфимского плато возникновение групп подроста (куртин возобновления) обязано чаще всего образованию «окон» в пологе древостоя из-за отмирания старых деревьев или их вывала, вызванного бурями или снежным налипанием. В приспевающих и спелых насаждениях средний многолетний отпад оценивается у ели в 1,5–2,2% в год, у сосны – 0,05–0,36%, у пихты – 0,1–1,25% и у лиственницы – 0–0,22%. Роль ветровала, снего- и бурелома возрастает в насаждениях со сниженной полнотой и составляет от 50 до 100% случаев элиминации взрослых деревьев. Повышенная устойчивость к таким факторам у лиственницы объясняется отсутствием хвои зимой и ломкостью ее ветвей. В различных лесорастительных условиях на 1 га отмечается от 10 до 31 свежих или зарастающих вывала, каждый площадью до 100м^2. Большинство вывалов происходит со сломом стволов и лишь 2–7% с образованием ветровально-почвенных комплексов – это чаще всего вывалы сли (11–35% случаев вывалов этой древесной породы). По нашим наблюдениям, в микроусловиях ветровально-почвенных комплексов из-за быстрого зарастания их травами и кустарниками не наблюдается обильного поселения деревьев, но в образующихся «окнах» полога древостоя улучшается рост предварительно сформировавшегося подроста. Отметим, что, несмотря на небольшую площадь «окон», в них сосредоточена практически половина подроста всех пород. Более того, отмечается весьма высокая плотность подроста древесных растений (табл.48, 49). В зеленомошных типах леса только у ели отмечаются повышенные плотности заселения в одновидовых группах – до 40 и более шт/м^2. У всех других пород одновидовые группы мелкого подроста существуют при плотностях от 1 до 20 шт/м^2 (табл.48). В лесах сложной группы типов лесорастительных условий повышенной плотностью в одновидовых группах мелкого подроста отлича-

Встречаемость подроста древесных пород в насаждениях зеленомошной группы типов ЛРУ

Плотность подроста, *шт/м²*	Ель	Пихта	Сосна	Лиственница	Липа	Клен	Ильм	Дуб	Береза пушистая	Береза бородавчатая	Осина
*	**										
1–4	66,7(55,1)	84,1(49,3)	80,1(61,1)	82,4(13,0)	85,5(47,2)	100(79,3)	100(43,8)	100(50,0)	76,9(36,0)	85,7(33,3)	100(25,0)
0,25–0,5	85,8(62,1)	86,8(54,8)	69,4(44,8)	85,7(57,9)	61,8(38,2)	100(48,1)	100(45,5)	84,6(50,0)	78,2(48,8)	88,2(45,0)	100(50,0)
5–8	16,7(21,5)	10,9(27,3)	13,8(19,8)	14,7(24,6)	14,5(8,3)	0(13,8)	0(25,0)	0(16,7)	15,4(20,0)	14,3(22,3)	0(25,0)
0,6–1,0	11,4(23,8)	11,3(25,8)	11,3(19,4)	14,3(47,4)	21,3(32,6)	0(33,3)	0(31,8)	7,7(25,0)	16,9(35,5)	11,8(20,0)	0(50,0)
9–12	5,9(10,2)	3,2(12,1)	5,0(9,2)	2,9(13,0)	0(13,9)	0(3,4)	0(6,4)	0(16,7)	0(22,0)	0(22,2)	0(25,0)
1,0–1,5	1,9(7,9)	2,0(14,2)	6,5(16,4)	0(2,4)	6,7(14,6)	0(14,8)	0(18,2)	7,7(12,5)	4,0(8,3)	0(25,0)	0(0)
13–16	3,0(4,6)	0,9(5,1)	0,4(4,2)	0(8,6)	0(0)	0(0)	0(6,2)	0(0)	3,8(10,0)	0(22,2)	0(25,0)
1,6–2,0	0,9(3,5)	0(3,9)	3,2(6,0)	0(2,3)	7,9(7,9)	0(3,8)	0(2,3)	0(6,3)	0,9(5,8)	0(5,0)	0(0)
17–20	3,4(2,7)	0,9(2,5)	0,8(3,1)	0(8,6)	0(8,3)	0(0)	0(6,2)	0(0)	3,8(6,0)	0(0)	
2,1–2,5	0(1,8)	0(0,6)	3,2(7,5)	0(0)	1,2(5,6)	0(0)	0(2,2)	0(6,2)	0(0,8)	0(5,0)	
21–30	1,6(1,9)	0(1,2)	0(0,9)	0(8,4)	0(7,5)	0(3,5)	0(6,2)	0(16,6)	0(3,0)		
2,6–3,0	0(0,5)	0(0,7)	3,4(2,5)	0(0)	1,1(1,1)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0,8)		
31–40	1,2(1,9)	0(1,1)	0(0,8)	0(8,4)	0(7,3)		0(6,2)		0(3,0)		
3,1–3,5	0(0,5)	0(0)	3,0(2,4)	0(0)	0(0)		0(0)		0(0)		
более 40	1,7(2,1)	0(1,4)	0(0,9)	0(15,4)	0(7,4)						
более 3,5	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)						

Примечание к табл.48-49:

* – над чертой – плотность мелкого подроста, под чертой – крупного подроста (шт/м^2);

** – над чертой – доля мелкого подроста в одновидовых группах, в скобках – в многовидовых группах (%);
под чертой – то же для крупного подроста (%).

Таблица 49

Встречаемость подроста древесных пород (в одновидовых и многовидовых группах) в насаждениях сложной (снытевой) группы типов ЛРУ

Плотность подроста, *шт/м²*	Ель	Пихта	Сосна	Липа	Клен	Ильм	Дуб	Береза пушистая	Береза бородавчатая	Осина
*	**									
1–4 0,25–0,5	100(66,7) 89,7(51,7)	87,2(78,9) 92,9(57,1)	66,0(61,7) 87,5(68,8)	86,4(41,8) 63,6(40,8)	79,8(41,8) 67,3(35,7)	50,6(39,0) 69,7(42,9)	91,7(71,5) 59,5(39,1)	- 91,7(91,7)	- 100(83,4)	70,0(64,4) 93,1(48,3)
5–8 0,6–1,0	0(29,2) 10,3(27,6)	12,8(18,9) 7,1(22,9)	23,4(27,7) 8,2(25,0)	9,9(20,2) 19,7(26,4)	13,2(15,0) 19,0(29,8)	17,2(18,1) 18,3(23,6)	8,3(19,4) 35,1(38,2)	- 8,3(8,3)	- 0(8,3)	20,0(20,0) 6,9(37,9)
9–12 1,0–1,5	0(2,1) 0(17,2)	0(0,6) 0(11,4)	2,1(2,1) 3,0(6,2)	3,7(9,5) 6,9(12,6)	4,4(13,6) 7,1(14,3)	10,2(12,4) 6,3(14,3)	0(2,1) 3,6(11,2)		- 0(8,3)	7,5(11,1) 0(10,3)
13–16 1,6–2,0	0(2,0) 0(2,0)	0(0,5) 0(2,9)	2,1(2,1) 0,6(0)	0(3,6) 2,3(6,9)	0,4(7,3) 4,8(11,3)	2,3(7,3) 4,9(9,3)	0(2,8) 0,9(6,4)			2,5(4,5) 0(1,8)
17–20 2,1–2,5	0(0) 0(1,5)	0(0,5) 0(5,7)	3,2(2,1) 0,7(0)	0(2,0) 2,0(4,6)	1,8(5,5) 1,0(5,4)	6,3(5,5) 0,5(4,3)	0(2,1) 0,5(0,9)			0(0) 0(1,7)
21–30 2,6–3,0		0(0,6) 0(0)	3,2(2,1) 0(0)	0(2,0) 2,0(2,9)	0,4(5,6) 0,5(2,3)	6,7(5,5) 0,3(2,1)	0(1,1) 0,4(0,9)			
31–40 3,1–3,5			0(2,2) 0(0)	0(2,0) 2,0(2,9)	0(5,6) 0,3(2,2)	3,9(5,5) 0(2,1)	0(1,0) 0(0,9)			
более 40 более 3,5				0(0) 1,5(3,7)	0(5,6) 0(2,0)	2,8(6,7) 0(1,4)	0(0) 0(2,4)			

Примечание. Обозначения см. по табл. 48

ется ильм (табл.49). Здесь же для всех широколиственных пород отмечается повышенная плотность (до 3 и более шт/м^2) крупного подроста. Это наблюдается в многовидовых группах, растущих в «окнах» полога древостоя. Особо следует сказать о липе, которая за счет ксилоризомного размножения имеет повышенную плотность и в одновидовых куртинах крупного подроста. Существование плотных групп мелкого подроста во всех условиях обеспечивается за счет обильного обсеменения. Поэтому везде под пологом леса в этом отношении преимущество имеют виды с высокой семенной продуктивностью (ель, ильм). Кроме того, следует отметить элиминацию всходов, сеянцев и подроста в жестких условиях произрастания, что видно на примерах березы бородавчатой, осины, лиственницы, дуба. Особенно наглядно это проявляется в одновидовых группах, 82–100% которых имеют малую плотность в 1–4 шт/м^2. В целом при этих небольших плотностях крупного подроста осуществляется нормальное формирование мелкого подроста: на 87% площадей в зеленомошных типах леса; на 76% площадей в сложных (в одновидовых группах); на 45% и на 54% площадей, соответственно, для многовидовых куртин. Для крупного подроста различия между одновидовыми и многовидовыми группами подроста еще более контрастны: если в зеленомошных лесах 86% одновидовых групп представлены плотностью в 0,25–0,5 шт/м^2, то в многовидовых – всего 50%; в сложных типах леса соответственно – 74 и 53% площадей возобновления.

Характеризуя влияние факторов среды, следует отметить следующие особенности. Во-первых, многовидовые куртины подроста, особенно повышенной плотности, характерны для самых благоприятных под пологом леса условий роста поселившегося подроста. В первую очередь – это «окна» полога древостоя. Во-вторых, одновидовые группы присущи не только участкам с жесткими условиями, но также формируются и в благоприятных для поселения и роста подроста данного вида и недоступных для обсеменения другими видами. Эти участки, как правило, приурочены к большим массивам однопородных насаждений, к площадям со специфическими условиями поселения (зеленомошные синузии, синузии задернителей, среднеросл ых и крупных трав). В этих условиях другие виды или не поселяются, или элиминируются в первый год жизни. В-третьих, здесь повышенная конкуренция между подростом одного вида в группах, вызывающая повышенный отпад ослабленных особей. В многовидовых куртинах за счет разницы в экологических потребностях осо-

бей конкурентные отношения не столь напряженные. Такие куртины имеют большую плотность подроста.

В сложных лесах отмечается большая, по сравнению с зеленомошными, плотность крупного подроста за счет широколиственных пород деревьев. В лесах зеленомошной группы типов ЛРУ липа за счет семенного возобновления может обеспечивать большую плотность мелкого подроста по сравнению со сложными типами леса, где в целом отмечается оптимум ее возобновления. В статус крупного подроста переходят менее 10% поселившегося подроста древесных пород, исключение составляет подрост липы. Пихта демонстрирует лучшую возобновительную способность в сложных типах леса по сравнению с елью.

При характеристике взаимоотношений видов древесных растений в возобновлении (табл.50, 51) укажем, что одинаковая численность подроста при учетах на крупных площадках может дать встречаемость в 8 раз большую, чем на мелких.

Под пологом насаждений зеленомошных типов леса (табл.50) мелкий подрост всех деревьев представлен на 65% лесной площади, а крупный – на 94%. Так как количественные характеристики возобновления всех деревьев были рассмотрены ранее, то сосредоточим внимание на случаях повышенной встречаемости древесных пород друг с другом. При этом сама встречаемость предлагается как мерило конкурентных отношений этих пород. С этих позиций в лесах зеленомошной группы можно выделить следующие пары. Во-первых, это высокая совместная встречаемость мелкого и крупного подроста ели и пихты, конкуренция которых более всего проявляется в насаждениях осочково-зеленомошного и мелкопапоротниково-зеленомошного типов лесорастительных условий. В насаждениях зигаденусово-зеленомошного и сфагново-зеленомошного типов ЛРУ, из-за значительного ослабления позиций пихты в связи с ее низкой холодостойкостью, конкуренция ослаблена, а ель полностью доминирует в мелком и крупном подросте. Конкурентные отношения между елью и сосной, особо значимые для сосны, возникают на стадии возобновления у этих пород в осочково-зеленомошном типе ЛРУ. В этих условиях именно ель во многом препятствует успешному возобновлению сосны. Условия, благоприятные для поселения лиственницы, благоприятны и для ели, которая и выступает главным конкурентом светолюбивой лиственницы. Как следствие, совместная встречаемость ели и лиственницы на стадии крупного подроста значитель-

Таблица 50

Совместная встречаемость подроста древесных пород в насаждениях зеленомошной группы типов лесорастительных условий

Подрост деревьев	Подрост деревьев											
	нет	Е	П	С	Лц	Лп	Кл	Ил	Д	Б.п.	Б.б.	Ос
Единичный подрост	** / 35,03 / 6,0	* / 11,7 / 11,3	3,1 / 5,4	3,4 / 1,2	0,21 / 0,3	0,36 / 1,3	0,57 / 0,4	0,1 / 0,2	0,1 / 0,4	0,36 / 2,8	0,04 / 0,3	0,04 / 0
Ель (Е)		18,4 / 15,8	6,3 / 5,5	3,0 / 3,5	2,3 / 1,5	0,8 / 1,7	0,18 / 0,3	0,34 / 0,5	0,1 / 0,2	0,7 / 6,3	0,44 / 1,0	0,04 / 0,1
Пихта (П)			4,9 / 4,7	0,82 / 0,7	0,22 / 0,2	0,1 / 1,7	0,11 / 0,8	0,18 / 0,4	0,07 / 0,5	0,18 / 1,5	0,11 / 0,5	0,1 / 0
Сосна (С)				3,9 / 3,4	0,07 / 0,6	0,07 / 0,6	0,1 / 0,1	0 / 0	0,04 / 0,3	0,14 / 1,2	0 / 0	0 / 0,1
Лиственница (Лц)					0,86 / 0,4	0,14 / 0	0,04 / 0	0,07 / 0	0 / 0	0,21 / 1,2	0 / 0,2	0 / 0
Липа (Лп)						0,46 / 4,8	0,04 / 0,8	0 / 0,7	0 / 0,5	0 / 0,4	0,04 / 0,2	0 / 0
Клен (Кл)							0,14 / 0,5	0,04 / 0,6	0 / 0	0,04 / 0	0 / 0	0 / 0
Ильм (Ил)								0,04 / 0,2	0 / 0,1	0 / 0	0 / 0,1	0 / 0
Дуб (Д)									0 / 0,4	0 / 0	0 / 0	0 / 0
Береза пушистая (Б.п.)										0,39 / 4,6	0 / 0,3	0 / 0,1
Береза бородавчатая (Б.б.)											0,43 / 0,6	0 / 0
Осина (Ос)												0 / 0

Примечание в табл. 48–49:

* – над чертой – встречаемость мелкого подроста, под чертой – крупного подроста, %;

** – над чертой – встречаемость площадок без мелкого подроста, под чертой – то же без крупного подроста, %.

Таблица 51

Совместная встречаемость подроста древесных пород в насаждениях сложной (снытевой) группы типов лесорастительных условий

Подрост деревьев	Подрост деревьев											
	нет	Е	П	С	Лц	Лп	Кл	Ил	Д	Б.п.	Б.б.	Ос
Единичный подрост	** 38,25 2,0	* 0,46 1,3	2,2 2,3	0,82 0,38	0 0	1,6 4,1	3,3 3,2	5,1 4,0	3,5 2,2	0 0,51	0 0,77	1,0 1,0
Ель (Е)		0,1 1,2	0,61 2,0	0 0	0 0	0,05 0,77	0 0,26	0 0,13	0 0,13	0 0,13	0 0,26	0,1 0
Пихта (П)			1,9 3,5	0 0	0 0	0,05 1,9	0,1 1,2	0,1 0,3	0,1 0,64	0 0	0 0,26	0,1 0,38
Сосна (С)				1,3 0,77	0 0	0 0	0 0	0 0,13	0,31 0,9	0 0,64	0 0,26	0 0
Лиственница (Лц)					0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Липа (Лп)						1,1 13,2	0,97 6,2	1,1 2,5	0,31 1,8	0 0	0 0	0,2 0,13
Клен (Кл)							6,1 11,5	8,4 6,8	0,92 3,0	0 0	0 0	0,15 0,9
Ильм (Ил)								14,8 9,7	1,1 1,3	0 0	0 0,13	0,15 0,26
Дуб (Д)									2,4 6,8	0 0	0 0	0,25 1,0
Береза пушистая (Б.п.)										0 0,13	0 0	0 0
Береза бородавчатая (Б.б.)											0 0,38	0 0
Осина (Ос)												1,0 1,3

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 50.

но снижается. В основном это связано с отпадом подроста лиственницы и наблюдается в лиственничниках сфагново-зеленомошных. Здесь же конкурентные взаимоотношения подроста лиственницы с березой пушистой и сосной разрешаются в пользу лиственницы. А главным конкурентом в возобновлении и березы пушистой, и сосны выступает ель. Наконец, в наиболее осветленных местообитаниях без почвенной мерзлоты из широколиственных пород только липа при возобновлении может составить конкуренцию для ели и пихты. Остальные взаимоотношения древесных пород в зеленомошных лесах в процессе естественного подпологового возобновления большой роли не играют.

В сложных типах леса (табл.51) площадь, лишенная мелкого возобновления, несколько больше, чем в зеленомошных лесах, но крупный подрост древесных пород представлен на 98% площади. Под пологом таких лесов подрост ели (мелкий и крупный) конкурирует только с пихтой и в меньшей степени с липой. С другими широколиственными породами прямой конкуренции в возобновлении не наблюдается. С кленом, ильмом, дубом и осиной ель разобщена, во-первых, из-за приуроченности их возобновления к разным типам леса, а во-вторых, из-за пространственной разобщенности под пологом лесов, где они совместно возобновляются. Это происходит за счет разнородности синузий, когда последние характеризуются микроусловиями, различающимися по многим факторам возобновления. Пихта, напротив, в отличие от ели, активно конкурирует с широколиственными породами, особенно на стадии крупного подроста. Поэтому для пихты значимыми являются конкурентные отношения с липой, кленом и ильмом в крупнопапоротниково-снытевом, липняково-зеленомошном, хвощево-кислично-снытевом и липняково-кислично-снытевом типах ЛРУ. Для возобновления сосны вообще в этих условиях отсутствует прямая конкуренция с другими хвойными, но важное значение приобретает конкуренция с подростом дуба и в меньшей степени – с березой пушистой. Наконец, особенно напряженные конкурентные отношения характерны для подроста широколиственных пород. Это конкурирущие пары липа–клен (крупнопапоротниково-снытевый и коротконожково-снытевый типы ЛРУ), клен–ильм (крапивно-снытевый, крупнопапоротниково-снытевый и коротконожково-снытевый типы ЛРУ), клен–дуб (коротконожково-снытевый и чилиговый типы ЛРУ). Наконец, в лесах орля-

ково-снытевого типа лесорастительных условий важна роль конкуренции дуба с осиной.

Первые периоды жизни подрост всех древесных растений осуществляет свой онтогенез в экологической нише, занимаемой также подлесочными кустарниками. В этом отношении особенно близки по жизненной форме кустарники и широколиственные деревья, подрост которых при неблагоприятных условиях развития может принимать кустовидную форму роста. В свою очередь, часть кустарников может в благоприятных условиях принимать форму дерева – это рябина, черемуха, крушина, жостер и даже бузина. Поэтому закономерено возникает вопрос о конкуренции кустарников с подростом деревьев.

Обращает на себя внимание незначительная во всех условиях встречаемость мелкого подроста деревьев и кустарников (табл.52, 53). Контагиозность отмечается только при учетной площади в 4 м^2. Следующая особенность – равномерность распределения встречаемости кустарников, что проявляется в зеленомошных типах леса. Это указывает на существенные различия между деревьями и кустарниками на этапе формирования яруса подроста, связанные с анемохорностью лесных деревьев (кроме дуба) и орнитохорией кустарников (кроме бобовых). Из 20 видов кустарников, представленных в табл.52 и 53 (см.), 18 являются орнитохорными (бересклет, частично мирмекофил и мирмекохор), только ракитники и чилига – баллисты. Связь с орнитохорией настолько тесная, что для многих кустарников обязательно поедание их ягод – иначе семена, не прошедшие пищеварительный тракт птиц, не прорастают. Поэтому их расселение исключительно определяется этологией птиц – потребителей сочных плодов. С этим безусловно связана и крайняя неспецифичность флоры кустарников, когда практически все виды общие как для бореальных, так и неморальных лесов (в зеленомошных не обнаружен только жостер слабительный, в снытевых – жимолость алтайская). С некоторыми количественными отличиями общие и доминанты кустарникового яруса: рябина, жимолость лесная, бересклет, чилига, с большим участием ракитников в зеленомошных, крушины и калины в сложных типах леса. Именно эти виды чаще всего выступают конкурентами крупному подросту древесных растений. В зеленомошных типах леса для хвойных значимы конкурентные взаимоотношения с рябиной, жимолостью лесной, ракитниками, чилигой. Здесь же отметим повышенную встречаемость подроста широколиственных

Таблица 52

Совместная встречаемость подроста деревьев и кустарников в насаждениях зеленомошной группы типов ЛРУ

Кустарники	Общая встречаемость кустарников, %	Подрост деревьев										
		Е	П	С	Лц	Лп	Кл	Ил	Д	Б.п.	Б.б.	Ос
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Рябина	**	*										
	5,7	1,8	0,8	0,4	0,2	0,1	0	0	0,03	0,1	0,1	0
	22,6	7,7	3,3	2,3	0,6	1,9	0,3	0,4	0,5	3,5	0	0
Жимолость лесная	3,8	1,2	0,3	0,4	0	0,1	0,03	0,1	0,03	0	0,03	0
	10,3	6,0	3,5	0,9	0,3	0,9	0,9	0,6	0,8	1,7	0,1	0
Бересклет	2,8	0,2	0,1	0,1	0	0	0,03	0	0	0	0,03	0
	4,5	0,8	0,8	0,4	0	0,5	0,3	0	0,3	0,9	0	0
Ракитник ***	4,1	1,3	0,2	1,1	0	0,1	0	0	0	0,03	0	0
	11,4	4,4	1,3	4,2	0,4	0,4	0	0	0,1	2,7	0,1	0,1
Чилига	5,2	0,9	0,2	0,8	0	0,1	0,1	0,03	0,1	0,03	0	0
	7,7	3,1	1,5	4,1	0	0,9	0	0,1	0,5	0,1	0	0,1
Черемуха	0,4	0,1	0,03	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0
	0,3	0	0	0,1	0	0,1	0	0,1	0,1	0	0	0
Шиповник ***	0,6	0,2	0,1	0,03	0	0,03	0	0	0	0	0	0
	2,4	0,6	0,8	0,3	0,1	0,3	0,1	0,1	0,3	0,3	0	0
Малина	1,7	0,4	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0
	3,8	1,2	2,1	0,1	0	0,9	0,4	0,4	0,3	0,6	0,1	0
Крушина	1,7	0,2	0,1	0,1	0	0,03	0,1	0	0	0	0	0
	3,7	0,9	0,5	0,3	0	0,5	0	0,1	0,3	0,3	0	0
Жимолость алтайская	1,9	0,6	0,03	0	0,1	0	0,03	0,03	0	0,1	0	0
	6,5	1,7	0,3	1,3	0,1	0,1	0	0	0	0,4	0	0
Калина	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0,8	0	0,1	0	0	0,1	0	0,1	0,1	0	0	0
Бузина	0,2	0,1	0,03	0	0	0	0	0	0	0,03	0	0
	0,8	0,1	0,3	0	0	0,3	0,1	0	0	0,1	0	0

Окончание табл. 52

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Смородина щетинистая	0,4 0,9	0,1 0,4	0 0	0 0,1	0 0,1	0 0	0 0	0 0	0 0	0,03 0	0 0	0 0
Смородина черная	0,2 0,1	0,1 0,1	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0,1	0 0	0 0
Волчье лыко	0,1 0,5	0 0,3	0,1 0,4	0 0	0 0	0 0,3	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Кизильник	0 0,1	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Свидина	0,1 0,5	0,1 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0,1	0 0	0 0	0 0
Лещина	0,1 0,4	0 0,1	0 0,3	0 0,1	0 0	0 0,1	0 0	0 0,1	0 0,1	0 0,1	0 0	0 0
Вишня	0 0,1	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Жостер слабительный	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Общая встречаемость, %	29,1 77,9	7,4 27,7	2,12 15,3	2,99 14,5	0,3 1,6	0,46 7,3	0,29 2,1	0,16 2,0	0,16 3,5	0,32 11,2	0,26 0,3	0 0,2

Примечания к табл.52 и 53:

* – над чертой – встречаемость на площадках 0,5м^2 с мелким подростом;
под чертой – встречаемость на площадках 4 м^2 с крупным подростом;

** – над чертой – общая встречаемость кустарников на площадках 0,5м^2; под чертой то же на площадках 4 м^2, %;

*** – без видовой принадлежности.

Таблица 53

Совместная встречаемость подроста деревьев и кустарников в насаждениях сложной (снытевой) группы типов ЛРУ

Кустарники	Общая встречаемость кустарников, %	Подрост деревьев										
		Е	П	С	Лц	Ло	Кл	Ия	Д	Б.п.	Б.б.	Ос
Рябина	**	*										
	6,2	0,1	0,9	0,2	0	0,1	0,4	1,0	1,0	0	0	0,1
	15,7	1,1	2,4	0,5	0	3,7	2,4	2,4	3,5	0,2	0,2	0,6
Жимолость лесная	3,2	0,05	0,1	0	0	0,1	0,8	1,0	0,2	0	0	0
	16,0	0,8	2,2	0,2	0	5,1	5,2	3,7	1,0	0,2	0,8	0,2
Бересклет	8,4	0	0,1	0,05	0	0,4	2,0	2,3	0,6	0	0,05	0,1
	19,0	0,2	0,5	0,5	0	5,9	8,7	4,6	2,9	0,2	0,3	0,5
Ракитник ***	0,8	0	0	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0	0
	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0,3	0
Чилига	11,2	0,1	0,1	1,3	0	0,5	1,1	0,2	1,3	0	0	0,1
	16,2	1,1	0,5	1,6	0	3,2	4,3	0,6	2,2	0,6	0	1,6
Черемуха	3,0	0	0,05	0	0	0,3	0,7	0,9	0,3	0	0	0,4
	6,3	0,5	0,2	0	0	2,1	1,3	1,1	0,2	0	0	0
Шиповник ***	1,1	0	0,05	0,05	0	0,05	0	0	0,1	0	0	0,05
	1,6	0,2	0,2	0,3	0	0,5	0,5	0,2	0,3	0	0	0,3
Малина	2,9	0,5	0,7	0	0	0	0,1	0,2	0	0	0,05	0
	3,5	0,5	1,6	0	0	0,6	0,3	0,5	0	0	0	0
Крушина	4,9	0,05	0,05	1,4	0	0,1	0,2	0,1	0,5	0	0	0
	12,5	0,2	0,3	0,6	0	3,0	3,5	2,7	3,0	0,3	0,3	0,6
Жимолость алтайская	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Калина	5,3	0	0,05	0,05	0	0,3	2,0	2,4	0,3	0	0	0,05
	10,8	0	0,2	0	0	5,1	5,1	3,0	2,1	0	0	0

Окончание табл. 53

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Бузина	0,05 0,8	0 0,2	0 0,5	0 0	0 0	0,05 0,2	0 0	0,05 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Смородина щетинистая	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Смородина черная	0,05 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Волчье лыко	0,02 1,1	0 0	0 0,3	0 0	0 0	0 0,3	0 0	0 0	0,1 0,2	0 0	0 0	0 0
Кизильник	0,2 0,3	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0,2	0 0,2	0 0	0 0	0 0	0 0,2	0 0
Свидина	0 0,3	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0,2	0 0	0 0	0 0	0 0
Лещина	0,2 2,2	0 0	0 0	0 0	0 0	0 1,3	0 0,8	0,05 0,2	0 0,3	0 0	0 0	0 0
Вишня	2,2 2,2	0 0	0 0	0,1 0,5	0 0	0 0,2	0 0	0 0,2	0,1 0,8	0 0	0 0	0 0,5
Жостер слабительный	0,05 0	0 0	0,05 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Общая встречаемость, %	49,77 100	0,8 4,8	2,15 8,9	3,25 4,2	0 0	1,9 30,4	7,3 32,3	8,2 19,4	4,6 16,5	0 1,8	0,1 1,8	0,8 3,2

пород с жимолостью лесной, березы пушистой с ракитником. В сложных типах леса хвойные конкурируют с теми же видами, а для широколиственных – это рябина, жимолость лесная, бересклет, крушина и калина. Взаимоотношения подроста с другими видами кустарников малозначимы и стохастичны. Следует отметить повышенную встречаемость в единых местообитаниях крупного подроста широколиственных пород и ряда кустарников, отмеченных выше, что может быть связано с усилением ксилоризомного размножения древесных видов и вегетативного размножения кустарников в благоприятных условиях под пологом широколиственных лесов. Это видно на примере калины, размножающейся здесь преимущественно вегетативно. Конкуренция между деревьями и кустарниками идет в основном за пространство. Складываются ситуации: есть кустарники – нет поселения древесных пород; есть куртина подроста древесных пород – нет поселения кустарников. Конкуренция крупного подроста и кустарников за свет, воду и минеральное питание не выражена в связи с незначительной плотностью взрослых кустов (не более 2–2,5 тыс. шт/га для всех видов суммарно) и низкорослостью большинства из них под пологом леса.

6

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ПОДПОЛОГОВОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Рассмотренные выше материалы о формировании древостоев и естественном подпологовом возобновлении показали, что большинство типов лесорастительных условий, даже с наличием многолетней почвенной мерзлоты, не строго специфичны по отношению к возможностям древесных растений возобновляться под пологом лесов, формировать чистые древостои или принимать участие в их составе (табл.54). Как и при обсуждении лесотипологической схемы, в этом случае четко прослеживается только деление всех типов лесорастительных условий на две группы: сложную (снытевую), где преимущества имеют широколиственные (неморальные) деревья, и зеленомошную, характеризующуюся доминированием бореальных видов деревьев. В связи с нестрогой специфичностью в большинстве типов лесорастительных условий в возобновлении участвует большее число видов деревьев, чем количество их, представленное в древостое. Кроме того, следует отметить, что виды-пионеры часто характеризуются слабым подпологовым возобновлением или не возобновляются вообще в тех условиях, где существуют их древостои. Это касается лесных насаждений, возникающих исключительно при заселении обезлесенных по каким-либо причинам площадей, или после пожаров. Таковы сосна, береза бородавчатая, в меньшей степени лиственница, береза пушистая и ива козья. Поэтому одним из путей выяснения причин различий древесных видов в процессе естественного возобновления является классификация видов по особенностям возобновления, что по сути заключается в группировке видов деревьев по определенным и известным свойствам или признакам.

Таблица 54

Краткая обобщенная характеристика лесорастительных условий по возобновительной способности древесных растений

Тип ЛРУ	Оптимум формирования древостоев	Оптимум подпологового возобновления	Количество возобновляющихся и образующих древостой (в скобках) деревьев
0-кр-сн	Кл, Ил, П	Кл, Ил	5(8)
1-кп-сн	П, Е, Лп, л, Ил	Ил, П	8(8)
2-орл-сн	Д, Б.б., Ос	Д, Ос	7(7)
3-кн-сн	Лп, Д	Лп. Кл, Ил, Д	6(8)
4-чил	Д. С, Лп	Лп, Кл, Д, Ос	10(9)
5-хв-кисл-сн	П, Е, Ос, Лп, Б.б.	П, Ос	9(6)
6-лбз-кисл-сн	Е. П, Б.б.	Лп. П, Е	7(5)
7-сн-лбз	О.с., В	О.с., В	2(2)
8-лп-зм	С,. Е, Лп	Лп	9(9)
9-ос-зм	С, Е, Б.б.	С. Е, П, Б.б.	11(5)
10-зиг-зм	С, Е, Б.п.	Е. С, Б.п.	8(6)
11-лп-кисл-сн	Е. П, Лп, Ос	Лп, Кл	9(6)
12-мп-зм	Е, Б.б., С. Б.п.	Е	9(6)
13-сф-зм	Лц, Е, С, Б.п.	Е, Лц. Б.п.	9(5)

Для классификации естественного подпологового возобновления **древесных пород, формирующих древостои и возобновляющихся в суходольных лесах, были выбраны** два биологических свойства: способ размножения (генеративное, вегетативное, генеративно-вегетативное) и способность этих видов осуществлять онтогенез либо без изменения, либо с изменением жизненной формы. Типы этой классификации располагаются по степени уменьшения способности подроста накапливаться под пологом леса, а сама способность служит дополнительным критерием классификации. Таким образом, в изучаемом районе в суходольных типах леса, образуемых 4 хвойными и 8 лиственными лесообразователями (ольха серая, возобновление которой отмечается в последние годы в связи с заполнением Павловского водохранилища и в суходольных типах леса, не включена в связи с неясностью дальнейшей судьбы деревьев, поселившихся в этих условиях), выделяется 5 типов естествен-

ного подпологового возобновления. (Отметим, что попытка подобной классификации предпринята Б.И.Федорако [1968], взявшего за основу соотношение генеративного и вегетативного размножения при возобновлении вообще, включая таковое в неоэкотопах, и при заселении нелесных площадей, а также при восстановлении лесов после рубок. Эта классификация нас не удовлетворила, тем более что в ней имеются явные неточности по отношению к липе мелколистной и клену остролистному).

I. Тип генеративного накопительного возобновления без изменения жизненной формы. К этому типу следует относить возобновление наших темнохвойных лесообразователей – ели и пихты. Отнесение их к I типу возобновления не означает, что этим видам вообще нехарактерна кустовидная фаза онтогенеза [Белостоков, 1980,1981]. В частности, в высокогорьях Южного Урала ель и пихта имеют зачастую многовершинную подушковидную форму, причем такие деревца высотой 60–70 см довольно обильно закладывают генеративные органы. Не означает это и отрицания возможности вегетативного возобновления этих деревьев, но в иных, не подпологовых условиях, что было показано в предыдущих разделах. Однако растения, перешедшие к размножению укорененными вствями, не переходят к формированию прямостоячего подроста даже в более осветленных подпологовых условиях. Поэтому при наличии вегетативного размножения возобновления, как начального этапа лесообразовательного процесса, нет, а полностью осуществлять онтогенез могут только ели и пихты, сохранившие жизненную форму дерева.

II. Тип генеративного накопительного возобновления с изменением жизненной формы или без него. К этому типу относятся широколиственные деревья – дуб, клен и ильм, часто принимающие в подпологовых условиях форму роста аэро- или геоксильного кустарника, причем у дуба формируется своеобразный сферический ксилоподий. В «окнах» полога древостоя, в краевых местоположениях онтогенез этих видов может осуществляться минуя кустовидную фазу с формированием габитуса дерева с ювенильного периода. Следует отметить, что в пессимальных условиях эти деревья все же чаще всего сохраняют один стволик, время от времени заменяя его быстрорастущими порослевыми побегами от спящих почек, локализованных на стволиках (или ксилоподиями у дуба) в верхних слоях почвы или непосредственно над почвой под подстилкой (для ильма, клена). В иных районах Предуралья в освещенных местоположениях наблю-

дается многовершинность у ильма и дуба. К этому типу возобновления в некоторых лесорастительных условиях, в частности с многолетней почвенной мерзлотой, можно отнести березу пушистую, в целом другого типа возобновления.

III. Тип генеративно-вегетативного накопительного возобновления с изменением жизненной формы или без него. Представлен одним видом – липой мелколистной, легко переходящей к кустарниковой форме роста и формирующей множество побегов на укореняющихся полегших стеблях, причем побеги эти могут довольно далеко отстоять друг от друга. Семенное возобновление липы ослаблено из-за неустойчивости ее проростков к фузариозу, при этом сохранившийся подрост очень редко развивается сразу по пути онтогенеза дерева. Однако впоследствии при улучшении условий роста это может компенсироваться легким переходом кустовидной липы к формированию древесного ствола. Размножение и накопление подроста липы идет на стадии кустовидного подроста.

IV. Тип генеративного пионерного возобновления без изменения жизненной формы. Сборная группа из сосны обыкновенной, лиственницы Сукачева, берез повислой и пушистой, ивы козьей. Пионерность, то есть способность к поселению и быстрому росту на открытых пространствах, в меньшей степени выражена для лиственницы и березы пушистой. Для всей группы характерно явное светолюбие подроста, позволяющее ему расти лишь в освещенных местах лесов – «окнах» полога древостоя, рединах, в краевых перед опушками частях насаждений. Развитие растений проходит без изменения формы роста, порослевая способность у подроста чаще всего реализуется у берез за счет спящих почек нижней части стволика после его усыхания ослабленными, нередко многочисленными побегами, часто не одревеснеющими и поэтому быстро погибающими. Темпы роста замещающих побегов с годами снижаются, долговечность их малая, и растение погибает.

V. Тип вегетативного периодического возобновления без изменения жизненной формы. Представлен лишь осиной с уникальным для суходольных лесов подзоны корнеотпрысковым возобновлением. Генеративное возобновление характерно для осины только при заселении открытых пространств (вырубок, гарей, частично заброшенных сенокосов и пастбищ, отвалов горно-добывающей промышленности и т.п.). В лесу же возобновление осуществляется исключительно за счет корневых отпрысков, которые развиваются из спящих

почек чаще всего одного корня по 1–10 на различном расстоянии друг от друга, формируют собственную придаточную корневую систему уже в первый год. В теневых условиях отпрыски не одревеснеют, могут погибать еще в конце лета, в более благоприятных – живут до 5–7 лет, при этом постепенно уменьшаются приросты и растения затем погибают. Почти ежегодно в этих случаях у осины происходит замена побегов. В оптимальных же условиях она на год может давать более чем двухметровые приросты, формирует крону и на третий-четвертый год переходит в разряд тонкомерных деревьев.

Рассмотрим некоторые прогностические возможности приведенной выше классификации на примере 15 эколого-биологических свойств древесных пород, пять из которых характеризуют генеративную сферу и десять – некоторые характеристики поселения и роста подроста. В первую очередь отметим изменение этих характеристик в ряду типов возобновления.

1. *Периодичность семеношения.* Двадцатипятилетние наблюдения за семеношением хвойных и лиственных пород, литературные данные убеждают, что практически не бывает годов с полным отсутствием урожаев плодов и семян древесных растений. Различные виды древесных пород отличаются по частоте обильных по урожаю лет. В ряду типов возобновления четко прослеживается уменьшение промежутка между урожайными годами от 5–7 у ели, пихты, дуба, 4–5 у липы, клена, до 2–3 лет у сосны и лиственницы или ежегодно среднего, часто обильного для берез, ивы козьей, ильма и осины.

2. *Крупность семян.* По этому показателю только для деревьев IV и V типов возобновления характерны очень мелкие семена, а средние и крупные – для широколиственных, относящихся к II и III типам. Исключение составляет I тип возобновления, представленный елью и пихтой.

3. *Сроки диссеменации.* Прослеживается изменение от летне-осенней диссеменации у растений первых трех типов к весенне-летней у деревьев IV и V типов возобновления. Следует отметить, что только у широколиственных деревьев семенам необходима стратификация для прорастания (исключение – вяз гладкий). Например, семена ильма, опадающие ранним летом, прорастают весной следующего года. Подобное отмечается и для семян липы, опадающих аномально зимой и весной (основная масса осенью). Имеются данные о необходи-

мости стратификации у части семян пихты сибирской, которая формирует обычно всходы без стратификации [Ямалеев, 1974].

4. *Дальность разлета семян.* Увеличение дальности разлета семян от 5–60 до 500 м и более. Отметим, что традиционно измеренная от стены леса эффективная дальность разлета анемохорных семян (из рассматриваемых 12 видов деревьев только дуб считается зоохорным) внутри насаждений будет минимальной. Одновременно именно для лесных насаждений велика роль животных в распространении диаспор всех деревьев (дятлы, клесты, сойка, белка, бурундук и др.).

5. *Количество плодов и семян.* Увеличение количества диаспор от десятков тысяч (дуб) и 1,5–2 млн(ель, пихта в урожайные годы) до десятков миллионов у осины, берез и ивы козьей. Если при этом учитывать частоту обильных урожаев, то наблюдаемая разница между видами еще более значимая.

6. *Скорость прорастания семян.* Уменьшение времени прорастания от 25–35 дней до 10–15 и менее. Даже сосна и лиственница, входящие в IV тип возобновления, характеризуются повышенными темпами прорастания по сравнению с елью и пихтой.

7. *Изменение продолжительности этапов онтогенеза.* Большая изменчивость продолжительности всех этапов жизни до генеративного периода у деревьев I–III типов возобновления и незначительная у деревьев IV–V типов возобновления, которые всегда очень рано вступают в генеративный период онтогенеза.

8. *Образование ксилоризомы и переформирование корневой системы.* Ксилоризомное развитие практически обязательно для начальных этапов онтогенеза деревьев I–III типов возобновления. У хвойных (I тип) ксилоризома служит для переформирования корневой системы при преимущественном развитии поверхностной части, предназначенной для перехвата питательных веществ из разлагающейся подстилки и ухода от острой конкуренции за элементы минерального питания со взрослыми деревьями. Эпикотильный изгиб стволика у ели и пихты уменьшает высоту надземной части, ускоряет формирование придаточной корневой системы и служит одной из причин накопления календарно разновозрастного, но биологически одновозрастного подроста ели и пихты на низких ступенях высоты. У широколиственных пород ксилоризома обеспечивает выживаемость особей после гибели стволика за счет формирования нового стволика, в меньшей степени это относится к формированию поверхност-

ных корней. У липы, кроме этого, ксилоризома является органом вегетативного размножения. Для деревьев IV–V типов ксилоризома не характерна – у них восстановление стволиков после гибели или не происходит (сосна, лиственница), или обеспечивается спящими почками у основания стволиков, которые практически не укореняются (березы). У осины и ивы козьей придаточные корни могут формироваться в нижней части стволиков, прикрытых подстилкой или моховым покровом. У всех видов IV–V типов возобновления стебли не полегают и эпикотилярного изгиба не образуют.

9. *Теневыносливость всходов.* Снижение теневыносливости от средней и высокой у всходов деревьев первых трех типов до низкой и средней для всходов растений IV и V (у осины отпрыски) типов. У хвойных теневыносливость связана с сохранностью семядолей, несущих палеоморфные черты, в том числе способность к синтезу хлорофилла в темноте. На этапе всходов элиминируется в теневых условиях до 95–98(100)% поселяющихся растений.

10. *Теневыносливость подроста.* Снижается по сравнению со всходами у всех древесных пород, но остается довольно высокой для пихты, ели, липы, клена, ильма, средней у дуба и низкой для подроста IV и V типов возобновления.

11. *Засухоустойчивость подроста.* Повышается с возрастом по мере развития световых листьев (хвои) и корневых систем, но только для подроста сосны, лиственницы, березы бородавчатой (все IV тип) справедливо суждение о достаточно высокой засухоустойчивости.

12. *Заморозкоустойчивость подроста.* Низкая у мелкого и крупного подроста деревьев первых трех типов из-за обмерзания формирующихся побегов и высокая у подроста деревьев IV и V типа.

13. *Отношение к богатству почв.* Лишь среди деревьев IV типа отмечаются виды, способные довольно успешно произрастать на бедных почвах (сосна, береза бородавчатая, в меньшей степени лиственница и береза пушистая). Остальные виды деревьев – типичные мезотрофы.

14. *Скорость роста и развития.* От I типа возобновления к V четко прослеживается увеличение скорости роста и развития растений. Это проявляется даже в подпологовых условиях, где виды IV и V типов возобновления часто не могут свести положительный энергетический баланс и гибнут [Татаринов, 1972; Мартьянов, 1978].

15. *Продолжительность жизни подроста в пессимальных условиях.* Четкое уменьшение продолжительности жизни подроста от 50–

70 и более лет у ели и пихты (I тип), 40–50 у ильма, клена, дуба (II тип), 70 лет у липы (отдельные побеги ксилоризомы) до 20–30 у деревьев IV типа и 2–7 у осины (V тип). Для липы в пессимальных условиях при переходе к кустовидной форме роста и ксилоризомному размножению продолжительность жизни может быть и больше 70 лет, но при этом она никогда не цветет.

На основе вышеизложенного легко сгруппировать эколого-биологические особенности древесных пород, позволяющие им успешно возобновляться под пологом леса или захватывать освободившиеся пространства. Отметим, что в I и II типах возобновления сосредоточены виды деревьев, утрачивающие свои позиции при антропогенной трансформации лесов (рубки, рекреация, выпас скота, загрязнение), а их местообитания захватывают виды III–V типов возобновления (в самой меньшей степени это относится к сосне и лиственнице при естественном лесовосстановительном процессе, но экспансии способствует человек при искусственном лесоразведении, используя их естественные эколого-биологические свойства).

7

СИСТЕМА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ

В отличие от животных, растения не могут менять свое местообитание в течение онтогенеза и весь свой жизненный цикл осуществляют на одном месте, независимо от изменяющихся потребностей, что возможно благодаря модификационной изменчивости и лабильности онтогенеза. Жизнедеятельность усложняется из-за неопределенности стации поселения и низкой способности растений влиять на выбор благоприятных для поселения и дальнейшего роста микроусловий. Поэтому древесные растения для осуществления нормального органогенеза и полного онтогенеза выработали ряд адаптаций различного ранга, обеспечивающих им выживание и развитие на всех стадиях индивидуальной жизни. Вопросы адаптациогенеза древесных растений длительно разрабатывались Ю.З.Кулагиным, укажем далеко не все проблемы, рассмотренные им: зимостойкость и жизненные формы деревьев [1970]; феномен экологической эквивалентности [1975б, 1980]; кризисные для древесных растений ситуации [1977, 1980]; экологические аспекты проблем преадаптаций, эвриадаптаций и постадаптаций [1978, 1980, 1985]; структура адаптивного потенциала вида [1984б, 1985]; адаптации по защите онтогенеза древесных растений [1984а, 1985]. В контексте нашего рассмотрения важны последние работы, на которых мы более подробно остановимся. Ю.З.Кулагин выделяет 4 группы адаптаций (табл.55) и десять способов защиты онтогенеза древесных растений. Кратко охарактеризуем эти способы:

Первый способ – повышение резистентности клеточно-тканевых новообразований при формировании побегов, цветков, семян; он имеет ограниченные возможности, но в то же время широко распространен среди древесных растений и поддерживается отбором.

Таблица 55

Классификация адаптаций по защите онтогенеза древесных растений [Ю.Кулагин, 1985]

Группа адаптаций	Материальная база адаптаций	Проявление адаптивности
1. Повышение запаса устойчивости	протоплазматическая и метаболическая стабильность	усиленная резистентность меристем и структурных новообразований;барьерный эффект
2. Оптимальная феноритмика	чувствительность меристем к экзогенным влияниям; интенсивные митозы	изменение порога реагирования;ускорение органогенеза
3. Изменение морфогенеза	отсутствие междоузлий; плагиотропность роста; подземный тип роста	минимализация;хамефитизация;криптофитизация
4. Снижение вероятности летального исхода	многолетнее функционирование меристем; метамерная изменчивость; почки возобновления	дублирование;гетероморфизм;регенерация

Второй способ – выбор оптимальных сроков клеточно-тканевых новообразований при прорастании семян, формировании побегов, цветков, базируется на повышении порога реагирования меристем при сниженном уровне резистентности.

Третий способ – ускорение темпов структурных новообразований, с тем чтобы снизить вероятность их повреждения заморозками, суховеями и другими неблагоприятными воздействиями.

Четвертый способ – защитные покровы, служит дополнением к первому способу и реализуется в форме почечных чешуй и их смолистых выделений, опушенного эпидермиса, утолщенных стенок завязи и пыльников, чашелистиков и лепестков околоцветника.

Пятый способ – минимализация размеров побегов, базируется на резком изменении их морфогенеза с ускоренной закладкой верхушечной почки и элиминацией боковых почек (брахибласты, спящие почки).

Шестой способ – криптофитизация, проявляющаяся в более глубоком и необратимом изменении органогенеза с полным уходом

молодого побега от атмосферных влияний и укрытием его в почвенном субстрате.

Седьмой способ – хамефитизация, то есть изменение биоморфы в направлении стланцевости и пространственности с целью более полного использования защитных свойств снежного покрова и благоприятных условий приземных слоев воздуха.

Восьмой способ – многократное дублирование вегетативных и генеративных органов (побегов, цветков, семян, почек).

Девятый способ – усиление метамерной изменчивости, что снижает вероятность тотального повреждения структурных новообразований как в вегетативной, так и в генеративной сфере.

Десятый способ – усиление регенерационной способности вегетативных органов – осуществляется за счет адвентивных или специализированных почек возобновления.

На основе этих способов, описанных Ю.З.Кулагиным [1985], и его классификации адаптаций рассмотрим эколого-биологические свойства двух основных групп древесных растений: способных к поселению и росту в подпологовых условиях и способных к пионерному поселению, но с ослабленными возможностями естественного поселения и роста под пологом леса. Эти эколого-биологические свойства по отношению к типам деревьев по возобновлению, рассмотренные нами в предыдущем разделе, сведены в табл.56, соотносительно уже к двум процессам возобновления – подпологовому и пионерному.

Рассмотрение системы адаптаций по защите онтогенеза древесных растений в приложении к двум способам возобновления начнем с генеративной сферы. Отметим, что это рассмотрение не будет последовательным, согласно пунктам табл.56, так как любое приспособление не существует и не функционирует само по себе – жизнедеятельность осуществляется под защитой ряда адаптаций, в большинстве случаев за счет коадаптаций, скоррелированных друг с другом, а в свете принципа экономии многие адаптации существуют за счет мультифункциональности тех или иных структур, осуществляющих несколько важных функций одновременно.

Важное место в процессе семенного возобновления имеет стабильность урожаев семян. Вопрос этот многократно и многие годы обсуждается, особое внимание привлекают вопросы периодичности и цикличности урожаев семян, потери потенциальных урожаев, роль пыльцевого режима в формировании урожаев [см. обзоры по хвой-

Таблица 56

Эколого-биологические свойства деревьев, способствующие поселению и росту в подпологовых или открытых условиях

Условия поселения	Эколого-биологические свойства древесных растений
Подпологовое	1. Периодическое семеношение, обильное через 4-5 лет. 2. Семена средние или крупные, реже мелкие по размеру. 3. Летне-осенняя диссеминация. 4. Дальность разлета семян небольшая – 5-50 м, велика роль зоохории. 5. Количество семян от десятков тысяч до 1,5 млн шт/га. 6. Низкая скорость прорастания (более 20 дней), часто необходима стратификация. 7. Онтогенез на начальных этапах лабилен, продолжительность значительно изменяется, позднее семеношение. 8. Переформирование корневой системы, образование ксилоризомы, часто способность изменять форму роста в неоптимальных условиях, способность к вегетативному возобновлению (липа). 9. Теневыносливость всходов и подроста высокая и средняя. 10. Засухоустойчивость подроста низкая и средняя. 11. Растущие хвоя, листья, побеги с низкой заморозкоустойчивостью. 12. Мезотрофы. 13. На ранних стадиях онтогенеза низкая скорость роста. 14. Продолжительность жизни в пессимальных условиях высокая -- до 70 лет и более.
Пионерное	1. Ежегодное семеношение, часто обильное. 2. Семена мелкие. 3. Весенне-летняя диссеминация. 4. Большая дальность разлета семян -- 150-500 м и более. 5. Количество семян от 1 млн шт/га до нескольких десятков млн . 6. Скорость прорастания семян 3–10 дней. 7. Онтогенез мало лабилен, начальные стадии короткие, раннее наступление генеративной фазы онтогенеза. 8. Развивается центральная корневая система, жизненная форма дерева на протяжении всего онтогенеза, порослевая способность (кроме хвойных). 9. Теневыносливость низкая на всех стадиях онтогенеза. 10. Засухоустойчивость подроста средняя и высокая. 11. Высокая заморозкоустойчивость формирующихся листьев, хвои и побегов. 12. Мезотрофы и необлигатные олиготрофы. 13. Высокая скорость роста в оптимальных условиях с первых лет жизни, низкая способность регуляции роста. 14. Невысокая продолжительность жизни в пессимальных условиях – до 20-30 лет (у осины до 7 лет).

ным видам Т.П.Некрасовой, 1973, 1974, 1976, 1982, 1983а,б]. Однако, по нашему мнению, в большинстве случаев исследователи нечетко разделяют роль отдельных факторов в формировании урожаев семян. В частности, недостаточно обсуждается вопрос о зависимости цикличности (периодичности) семеношения от особенностей морфогенеза генеративных органов в побеговой системе древесных растений. Укажем, что очевидной является неизбежность периодичности семеношения у ели сибирской, в связи с формированием мегастробилов из женских генеративных почек, закладывающихся терминально на самых сильных побегах в верхней части кроны. Поэтому ежегодное семеношение приводит к разрушению побеговой системы ели, имеющей, как все хвойные, моноподиальное ветвление с его ограниченным количеством почек возобновления и трудностью формирования почек замещения. Отсюда неизбежно образуется перерыв в семеношении, необходимый для восстановления побеговой системы, тем более в верхней части кроны, находящейся в самых благоприятных условиях освещения. В этом мы видим главную причину периодичности урожаев у ели сибирской. Другие причины, такие как трофическое регулирование в связи с конкуренцией вегетативного и генеративного развития, влияние климатических факторов на обилие заложения, сохранение генеративных зачатков и успешность оплодотворения мегастробилов и их созревание, следует считать второстепенными. Последние в значительной степени определяют обилие урожая семян. Следует отметить, что трофическая регуляция заложения генеративных органов непосредственно влияет на сексуализацию верхушечных почек, при этом исключается формирование генеративных почек только после обильного семеношения конкретной ветви и дерева в целом. В популяциях ели есть деревья, урожай которых отмечается до 12–13 лет подряд, но это, как правило, низкие и средние уровни семеношения. У ели выработан механизм регулирования семеношения за счет неодновременного формирования урожая на разных ветвях кроны, что значительно сглаживает периодичность. Так, в водоохранно-защитных лесах Уфимского плато урожай шишек этой древесной породы полностью отсутствовал только в 1983 г., последовавшим за повсеместно высоким урожаем шишек в предыдущем 1982 г., а из 26 лет наблюдений (1975–2000 гг.) 15 лет характеризовались повышенными и средними уровнями семеношения.

Иной путь регулирования имеют другие хвойные деревья исследуемого района. В первую очередь это происходит за счет исключения абсолютной сексуализации терминальной почки всех ауксибластов, формирующих крону. У пихты сибирской и сосны обыкновенной эволюционно выработано свойство формирования трех типов побегов: вегетативного, вегетативно-женского и вегативно-мужского, причем разными путями. Вегетативные побеги у этих видов формируются по всей кроне. Побеги с генеративными зачатками закладываются в верхней (мегастробилы) и в средней или нижней частях кроны (микростробилы).

Рассмотрим второй вид темнохвойных деревьев – пихту сибирскую. Во-первых, для этой древесной породы характерно самое строгое распределение ярусов кроны по сексуализации: это верхние 4–10 мутовок побегов, несущих женскую сексуализацию; это средняя часть кроны с мужской сексуализацией, причем на границе верхнего и среднего ярусов возможна редкая смешанная сексуализация побегов, и, наконец, нижний ярус у пихты сибирской – чисто ростовой, несущий только вегетативные побеги. Сексуализация побегов проявляется всего два года: в первый год развивается вегетативная часть побега, несущая в верхней части кроны женские почки и в средней мужские, из которых на следующий год развиваются мегастробилы, опыляющиеся весной и к осени созревающие, и мужские, функционирование которых завершается после пыления, и далее побеги развиваются как вегетативные. Одновременно с генеративными почками на сильных побегах могут закладываться вегетативные, прорастающие в последующие годы межмутовочными побегами. В связи с двухлетним функционированием генеративных почек и двухлетним и более вегетативных можно считать, что пихта эволюционно сделала шаг к образованию системы укороченных побегов (брахибластов). Впрочем, брахибласты пихты менее долговечны и мультифункционы, чем у сосны и лиственницы. Однако следует указать на причастность таких почек к формированию межмутовочных побегов, к замещению поврежденного верхушечного главного побега и к вегетативному размножению пихты в благоприятных условиях из укоренившихся плагиотропных ветвей. Анализируя строение побеговой системы пихты, можно прийти к выводу, что у нее повышенные урожаи должны следовать через один год и чередоваться с годами слабых урожаев или их отсутствием. Так обычно и происходит при условии усиленного семеношения

(баллы 4 и 5 с нагрузкой 100–150 и более шишек на одно дерево) в урожайные годы. Если дерево пихты формирует меньшее или незначительное количество шишек, то серия таких семеношений может длиться до 5 и даже 8 лет подряд. Серии таких семеношений наблюдались нами в 1975–1985 гг. Одновременно были отмечены деревья, имевшие по три года подряд повышенную урожайность в 4–5 баллов (1976–1978 гг.), которые после этого не имели повышенных урожаев по 13–14 лет и только в 1992 гг. дали вновь высокий урожай. Следует отметить, что в промежуток между 1985 и 1992 гг. пихта давала очень низкие урожаи шишек, а в 1990 г. урожай отсутствовал во всех насаждениях. Приведенные данные, основанные на наших 26-летних наблюдениях, свидетельствуют о том, что наряду с погодичной изменчивостью семеношения у пихты сибирской отмечается специфическая многолетняя изменчивость. Чередование высокого и низкого уровней семеношения может иметь объяснение. Во-первых, многолетнее формирование урожаев шишек приводит к значительному снижению числа межмутовочных побегов у этой породы из-за преимущественного заложения генеративных почек. Во-вторых, размещение генеративных женских почек на верхней поверхности побегов снижает охвоение в наиболее благоприятных условиях освещения. В-третьих, конкуренция за питательные вещества между созревающим урожаем шишек, семян и формирующимися побегами приводит к уменьшению длины побега, растущего в данный год. Особенно снижается охвоение вегетативно-мужских побегов вследствие многочисленности образования с нижней и боковых сторон их мужских шишечек (микростробилов). В целом после ряда лет усиленного семеношения крона пихты в верхней части выглядит значительно изреженной, что не может не сказаться на общей обеспеченности дерева ассимилятами. Ему необходим промежуток времени для восстановления фотосинтетического аппарата, что мы и наблюдали в 1986–1991 гг. Есть еще одно предположение, связанное с геотропизмом генеративных органов у пихты, у которой на верхней поверхности побегов закладываются женские стробилы, а на нижней – мужские. Для пихты в норме наблюдается острый (менее 9^0) угол отхождения ветвей в верхней части кроны, близкий к прямому в средней, и тупой (более 9^0) в нижней части кроны, которая функционально только вегетативная. По нашим наблюдениям, после обильных урожаев ветви верхней части кроны обвисают, что нарушает коррелятивные связи, контролиру-

ющие заложение генеративных органов, и они или не закладываются, или абортируются. В безурожайные годы за счет особенностей формирования годичных приростов ветви вновь приподнимаются и коррелятивные связи восстанавливаются. Таким образом, усиленное семеношение у пихты сибирской снижает охвоенность кроны и нарушает систему коррелятивных связей, участвующих в регуляции заложения органов размножения. Это приводит к существованию серий годов с низкой урожайностью, в течение которых происходит восстановление ассимиляционного аппарата и архитектоники кроны. С такой системой регулирования урожаев пихта сибирская имеет самый неустойчивый характер семеношения среди всех хвойных деревьев района. За 26 лет наблюдений ее средние и повышенные урожаи отмечены всего 10 раз, а слабые урожаи или их отсутствие – 16 лет.

Сосна обыкновенная, формирующая подобно пихте вегетативные и генеративно-вегетативные побеги за счет сексуализации терминальной почки по-иному реализует эту сексуализацию. Генеративные органы закладываются на месте брахибластов, в норме несущих взрослую парную хвою. У сосны обыкновенной женские стробилы занимают место боковых почек сильного побега в верхней или средней части кроны, а мужские – место охвоенных брахибластов в нижней части побега, расположенного в средней и нижних частях кроны дерева. Однако побеги смешанной сексуализации очень редки. Созревают мега- и микростробилы в первый год роста побега, мужские затем отмирают, а женская опыленная шишечка только через один год продолжает свое развитие, начиная от процесса оплодотворения яйцеклеток и до созревания семян. Формирование женских шишек на месте боковых почек в некоторой степени снижает интенсивность ветвления, но не исключает его. В норме сосна на самых сильных побегах, какими являются вегетативно-женские, может формировать от 1 до 7 (норма 5) боковых почек, а шишек обычно меньше. Уменьшение охвоенности вегетативно-мужских побегов, расположенных в средней и нижней частях крон, компенсируется увеличением размеров хвои (чаще всего за счет длины) в верхних несексуализированных брахибластах побега. Мужская сексуализация чаще всего наблюдается в частях кроны, попавших в напряженные условия освещения, и часто предшествует отмиранию ветвей. То есть, с одной стороны, в верхней части кроны семеношение у сосны не препятствует умеренному ветвлению с образованием сильных почек и затем побе-

гов, а с другой, в нижней части кроны мужская сексуализация побегов приурочена к самым напряженным условиям освещения. В целом сосна имеет все предпосылки для ежегодного формирования урожаев шишек и семян, что мы и наблюдали в течение 26 лет. За 1975–2000 гг. у сосны не было слабых урожаев или их отсутствия, а усиленные урожаи отмечены 6 раз. В популяции сосны присутствует много деревьев, не сделавших за 26 лет ни одного перерыва в семеношении, а около половины деревьев не имели урожая всего 1–2 года. Таким образом, почечно-побеговая система у сосны обыкновенной обеспечивает ежегодное семеношение, регулирование уровня которого осуществляется трофическими связями между растущими и формирующимися побегами, а также созревающими урожаями шишек и семян. Однако в большей степени уровень плодоношения сосны связан с экстремальными погодными условиями во время формирования почек, пыления и оплодотворения. Такая особенность базируется на мультифункциональности брахибластов, в основной своей массе связанных с формированием хвои, но также и с формированием генеративных органов. Мультифункциональность брахибластов сосны имеет отношение также: 1) к компенсаторной функции их за счет ветвления и образования многохвойных пучков из 4–7 хвоинок; 2) к регенерации за счет образования замещающих почек или в пазухе хвоинок, или в месте отхождения (ветвления) брахибластов при гибели верхушечных и боковых почек одновременно. Таким образом, у сосны брахибласты в норме не преобразовываются в ауксибласты, что наблюдается у хвоепадной лиственницы и лиственных деревьев.

У лиственницы Сукачева центральная почка любого удлиненного побега является вегетативной. На следующий год на растущем побеге формируется одиночная хвоя, в пазухе которой закладываются почки брахибластов, в первый год также вегетативные. На второй год жизни побегов из почек брахибластов развивается пучковая хвоя. В последующие годы брахибласты могут оставаться вегетативными или становятся генеративными. Начиная с третьего года развития, чаще в верхней части кроны, женскую сексуализацию приобрстают брахибласты, находящиеся с нижней стороны побега. Сексуализация не полная, большая часть брахибластов образует мегастробилы в последующие годы жизни. По мере роста дерева ярус, в котором растет тот или иной побег, постепенно становится средним, брахибласты с нижней стороны исчерпываются и только тогда мужскую сексуализацию получают почки верхней стороны побега. Как

следует из изложенного, у лиственницы нет конкуренции вегетативных и генеративных структур, так как за счет «разумной» организации сначала сексуализируются брахибласты с нижней части побега, «отступающего» за счет развития кроны внутрь, то есть в неблагоприятные условия освещения. Затем, позднее, сексуализируются брахибласты верхней стороны побега, из-за своего положения лучше освещенные. Брахибласты за счет своей мультифункциональности способны образовывать и ауксибласты, что может происходить на центральном и самых верхних побегах первого порядка уже в первый год вегетации по типу «водяных», но которые у лиственницы вполне успевают одревеснеть и сформировать почки. На побегах старших возрастов преобразование брахибластов в ауксибласты – частое явление при обламывании побегов более молодых. На центральных осевых побегах часть брахибластов преобразуется в спящие почки в связи с усиленным радиальным приростом ствола. Такие почки могут «просыпаться» при потере большой части кроны и даже осветлении насаждений, а сохранившиеся в комлевой части ствола иногда образуют пневую поросль при вырубке дерева. То есть, побеговая система лиственницы за счет брахибластов обеспечивает в основном «бесконфликтное» многолетнее заложение и развитие вегетативных и генеративных органов. Тем не менее в исследуемом районе лиственница Сукачева имеет четкий двухгодичный цикл семеношения, когда за урожайным годом следует мало- или безурожайный год, после которого вновь урожайный. В годы усиленного семеношения (они являются четными) средняя урожайность шишек в лиственничнике сфагново-зеленомошном равна 1,34 балла (по В.Г.Капперу), по нечетным годам – 0,60 балла. Это находит свое объяснение в достоверных отрицательных корреляционных связях последующих урожаев и высоком влиянии созревающего урожая шишек у лиственницы Сукачева на формирование последующего урожая и более всего на сексуализацию брахибластов (в нечетные годы уже «цветение»-пыление этой древесной породы ослабленное). Отметим, что отрицательные корреляционные связи следующих друг за другом урожаев характерны для ели и пихты, а у сосны эти связи положительные.

Таким образом, архаический моноподиальный тип ветвления у хвойных растений с его ограниченным количеством почек возобновления вызывает «конфликт» между развитием вегетативной и генеративной сфер, создает угрозу разрушения побеговой системы, при-

водящей к потере способности восстановления массы хвои. Это может привести к отставанию в росте, что чревато в сомкнутых насаждениях сильным угнетением. Ель и пихта «платят» за это перерывами в генеративном процессе, которые необходимы для восстановления побеговой системы и охвоенности. Появление укороченных побегов и перенос на них генеративного развития определяют у сосны и лиственницы возможность ежегодного семеношения на достаточно высоком уровне. Конкуренция вегетативного и генеративного развития на трофическом уровне разрешается за счет погодичного регулирования урожаев и приростов и несовмещения максимальных урожаев и приростов [Мартьянов, Баталов, 1990].

Для эволюционно более молодых видов лиственных деревьев с их симподиальным ветвлением, предопределяющим большое количество почек возобновления, легкостью формирования почек замещения, существованием спящих почек, периодичность и цикличность не связана со строением побеговой системы. Они целиком зависят от эндогенного регулирования вегетативного и генеративного развития за счет трофических и гормональных связей и экзогенных, зачастую экстремальных, факторов. Очевидно, что эти механизмы характерны и для хвойных деревьев при формировании урожая семян того или иного уровня.

Важным этапом формирования урожая являются взаимосвязанные процессы пыления и оплодотворения, определяющие в первую очередь качество урожая и лишь затем его обилие. Следует отметить, что хвойные и лиственные деревья имеют (за исключением липы) озимый тип заложения генеративных органов. Это позволяет эффективно использовать весь период вегетации за счет раннего цветения. Для ветроопыляемых, особенно листопадных, видов деревьев, очень важно завершить процесс опыления до полного облиствения крон, что значительно повышает вероятность опыления семяпочек из-за более легкого переноса пыльцы скоростными потоками воздуха, не сдерживаемыми густыми кронами. У хвойных деревьев в связи с их вечнозеленостью выработан довольно совершенный механизм сексуализации с развитием женских стробилов в верхней части кроны и ниже мужских. У листо(хвое)падных деревьев из-за цветения до облиствения этот механизм отбором не поддерживается. Неустойчивость весенней погоды с ее возвратными холодами определяет необходимость, с одной стороны, сократить сроки цветения-пыления, а с другой, удлинить их для увеличения вероятности избегания экстре-

мальных весенних погодных условий и гарантированно сформировать урожай. У хвойных древесных многосемянные шишки, которые формируются в относительно небольших количествах по сравнению с плодами цветковых. Процесс опыления у хвойных несколько растягивается за счет неодновременности созревания микро- и макростробилов по вертикальной протяженности кроны, а также с инсолируемой и теневой ее сторон. У покрытосеменных кроме упомянутых особенностей наблюдается неравномерность раскрытия цветков. Особенно распространено это явление у энтомофильных видов (липа, клен). Раннецветущие клен остролистный и ива козья, кроме того, способны к частичному ветроопылению за счет избыточного формирования пыльцы. У клена, в дополнение к описанным особенностям, четко выделяются два-три периода, связанные со сменой типа цветения. Важной адаптацией у деревьев является значительная разобщенность по времени процессов пыления и оплодотворения. В минимальные сроки это происходит у быстросозревающих, с летней диссеменацией ильма горного, вяза гладкого и всех весеннецветущих древесных семейства ивовых (ивы, тополя, в том числе ива козья и осина).У других древесных растений к моменту опыления созревшей является только пыльца, а семяпочка после опыления продолжает развиваться еще 30–40 (у сосны более года) дней и только тогда происходит оплодотворение (конец июня – первая декада июля). Таким образом, липа мелколистная с ее яровым развитием и энтомофилией практически одновременно с другими деревьями приступает к формированию семян. Механизм этот и у хвойных, и у лиственных, являющийся адаптивным для генеративного процесса, анадаптивен с точки зрения экономии пластических веществ. У древесных массовым явлением становится пустосемянность (партеноспермия у хвойных и партенокарпия у покрытосеменных), обусловленная автономным развитием покровов стробилов (шишек) и плодов независимо от будущего наличия в них семян. Тем не менее эта адаптация выполняет свою главную задачу – обеспечивает в благоприятных условиях (погодные условия середины лета, достаточно развитые покровы плодущих органов и шишек) появление генетически полноценного потомства. А это с эволюционной, да и с онтогенетической стороны важнее, чем экономия ассимилятов.

Для пионерных видов (IV и V типы возобновления) характерно формирование мелких семян. Мелкосемянность в сочетании с частыми и обильными семеношениями обеспечивает дальний разлет

диаспор и повышает вероятность обсеменения свободных площадей. При подпологовом возобновлении древесных пород адаптивным следует признать увеличение размера семян. Крупность семян с большим объемом запасных веществ является адаптивной для гарантированного преодоления лесной подстилки и формирования сильного всхода, что всегда затруднено в подпологовых условиях. Таким путем пошли широколиственные породы деревьев: от семян самых мелких у ильма до самых крупных у дуба. Но в связи со значительными энергетическими затратами при формировании крупных семян у таких видов деревьев снижается их обилие. В количественном отношении существует прямая зависимость крупности семян и их обилия, крупности семян и сохранности всходов и сеянцев. Например, ильм, продуцирующий миллионы семян, дает под пологом леса 100 и более тысяч всходов, но крупного подроста не больше, чем у дуба, продуцирующего десятки тысяч желудей и имеющего под пологом леса не более 8 тыс. шт/га мелкого подроста. С пионерностью берез и сосны связана их весенне-летняя диссеменация, особенно весенняя по снеговому насту. Близкие по биологии к хвойным видам-пионерам сосне и лиственнице - ель и пихта имеют осеннюю диссеменацию, позволяющую им обсеменять подпологовые площади, к возобновлению на которых они и приспособлены. Взаимосвязана с условиями возобновления и скорость прорастания семян, скоррелированная с их размером. Семена видов-пионеров всегда имеют очень высокую скорость прорастания (энергию прорастания), что обеспечивает гарантированное прорастание в короткие сроки в условиях открытых пространств. Однако у сосны обыкновенной существуют механизмы задержки формирования всходов у части прорастающих семян, которые бурно растут после стимуляции подсушиванием, обгоняя в скорости роста и по темпам формирования всхода беспрерывно растущие проростки. Относительная стабильность влажности и температуры лесной подпологовой среды обусловливает длительность набухания, низкие темпы прорастания семян и формирования всходов. Однако сформировавшиеся в многоярусных широколиственных листопадных лесах дуб, клен, липа и ильм, семенам которых необходима стратификация, имеют очень ранние сроки прорастания (клен подснежное). Это связано с необходимостью эффективного использования ранневесеннего светлого периода в таких лесах. В этом случае проростки формируются до распускания листвы и развития мощного яруса многолетних средне- и высокорослых трав.

Адаптация оказывается невостребованной в хвойных лесах, имеющих примерно одинаковую низкую освещенность под пологом в течение всей вегетации. Семена ильма, клена и липы, попавшие на открытые пространства и прошедшие стратификацию, массово прорастают, но почти все погибают уже весной из-за недостаточной засухоустойчивости прорастающих семян, проростков и всходов. Виды-пионеры кроме устойчивости к подсыханию прорастающих семян и проростков, засухоустойчивости всходов выработали механизм защиты от перегрева прямыми солнечными лучами и от заморозков – неизбежных спутников открытых пространств. Уже сформированные всходы их имеют повышенную резистентность к перегреву гипокотиля и повышенную заморозкостойкость семядолей, свойство, которое у подпологовозобновляющихся видов не выработалось. Эти мелкие адаптации могут показаться незначительными, однако приведем один пример. Часовое подсушивание на фильтровальной бумаге может вызвать гибель прорастающих семян и проростков у ели и пихты до 50%, четырехчасовое – полностью элиминирует проростки и до 80% прорастающих семян, а для сосны и лиственницы не только не губительно, а является стимулирующим для дальнейшего роста и скорости формирования всхода при наступлении благоприятных условий (в нашем опыте – полив).

Вслед за окончанием герменального периода онтогенеза, когда прорастает семя и формируется всход (для проростков характерно гетеротрофное питание за счет запасов эндосперма и семядолей), наступает ювенильный период. Напряженность экологических условий под пологом многоярусных лесов, в первую очередь недостаточность световой энергии и конкуренция за элементы минерального питания с травяным покровом и взрослыми деревьями, не позволяет поселившимся сеянцам древесных интенсивно развиваться из-за недостаточности для этого ассимилятов. Виды, способные к успешному возобновлению под пологом лесов, выработали онтогенетическую адаптацию задержки индивидуального развития на начальных этапах. Так, у ели и пихты лабилен по длительности ювенильный период онтогенеза: у ели от 3 до 5, пихты 3–7 лет, в течение которого сохраняются семядоли. У светлохвойных видов – сосны и лиственницы – эта разница значительно сокращается: ювенильный период у сосны завершается за 2–3, очень редко 4 года; у лиственницы за 3–4 года. В подпологовых условиях возобновления светлохвойные гораздо лучше растут при меньшей напряженности экологических фак-

торов. Вероятно, что низкие темпы роста и формирования всходов и сеянцев ели и пихты не зависят от условий произрастания и закреплены генетически. Это обстоятельство следует признать адаптацией темнохвойных к подпологовому возобновлению. Широколиственные породы, имеющие адаптации к подпологовому возобновлению в листопадных лесах, отличаются высокой теневыносливостью, а их выживаемость обеспечивается за счет перестройки онтогенеза на виргинильном этапе. Это иллюстрируется переходом к ксилоризомному развитию, предпосылки которого формируются уже в ювенильном периоде. Ксилоризомный этап онтогенетического развития, приходящийся на начало виргинильного периода, появляется в онтогенезе только в пессимальных условиях роста. В этом случае эпикотилярный изгиб стволика у хвойных и полегание стеблей у липы и периодическая смена осей роста могут трактоваться как адаптации, направленные на задержку развития на первых этапах виргинильного периода. Суть этого явления заключается в перестройке и развитии корневой системы с минимализацией надземной части сеянца. При этом под пологом лесного насаждения происходит накопление подроста и формируется основа для нового поколения леса. На этом этапе виргинильного периода онтогенеза темнохвойные могут находиться до 70 (и более) лет, широколиственные – до 50–60 (липа – множество поколений древостоя за счет ксилоризомного возобновления). При этом отмечается рост растений, медленный, но последовательный, что позволяет преодолеть сначала затенение низкорослыми, затем средне- и высокорослыми травами и в конечном итоге сформировать световые хвою и листья. Самое важное в этапе ксилоризомного развития – сохранение подростом длительное время способности нормально расти и развиваться при улучшении условий жизни и формировать здоровое молодое, а затем и взрослое дерево. Таким образом, этот этап можно трактовать как этап задержки развития, но без признаков старения растений. Поэтому подрост возобновляющихся под пологом лесов деревьев в пессимальных условиях – это особь с задержкой развития, а у пионерных видов – угнетенная, постепенно стареющая особь, после 20–30 лет жизни в таких условиях уже не способная оправиться и осуществить свой онтогенез. Если не наступит улучшения условий роста, то такова судьба и подроста теневыносливых видов: у темнохвойных из-за изреживания кроны и невозможности поддержания жизнедеятельности всей возросшей системы корней, ствола, ветвей и хвои, а у широколиственных – в ос-

новном из-за исчерпывания возможностей восстановления стволика за счет лимита спящих почек, их возрастных ограничений и невозможности обеспечения возросших потребностей корневой системы. Если улучшение условий наступает (в лесах это в основном осветление), то подрост за 1–3 года оправляется и вступает в период прогрессирующего роста. Отметим, что для темнохвойных и широколиственных лесообразователей подпологовое возобновление происходит закономерно и постоянно. Очевидно, что лесовозобновительный процесс заканчивается на стадии прогрессирующего роста подроста, а далее идет лесообразовательный процесс. Поэтому у пионерных видов это может произойти и в 3–4 года (сосна, береза, осина), когда обильно поселившийся и интенсивно растущий подрост смыкается. Это можно видеть и при смене короткопроизводных березняков на ельники (в 15–25 лет), и сосняков на ельники (в 30–40 лет), когда не остается никакого сомнения в будущем этих насаждений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании 30-летних наблюдений показано, что в пределах Уфимского плато, в подзоне широколиственно-хвойных лесов сложился уникальный природный комплекс как результат совмещения и стыковки трех флороценотических комплексов: неморального, бореального и степного.

Геоморфологическое и флороценотическое своеобразие региона неразрывно связано с рельефом, в котором представлены глубокие долины, крутосклоны с сильной общей дренированностью и проявлениями многолетней почвенной мерзлоты. На водораздельных плато отмечается исчезновение заболоченности.

На Уфимском плато сформировался специфический и весьма редко отмечаемый для подзоны широколиственно-хвойных лесов комплекс лесообразующих факторов. Чередование плато, склонов различной экспозиции, представленность многолетней почвенной мерзлоты обусловливают мозаичность лесорастительных условий. Подробное изучение растительного покрова позволило выделить 14 типов лесорастительных условий (ЛРУ). Следует отметить, что такое сочетание многообразных лесорастительных условий на ограниченной территории – уникальное явление для подзоны широколиственно-хвойных лесов.

Исследование эколого-биологических особенностей лесообразующих видов древесных пород позволило выявить особенности плодоношения, формирования подроста и смены древесных пород при формировании древесного полога.

Установлено, что плодоношение деревьев связано не только с многолетней динамикой изменений климатических условий, но и с условиями произрастания в отдельных типах ЛРУ. Показано, что успешность прорастания семян и особенно формирование подроста древесных растений обусловлены не только эколого-биологически-

ми особенностями и экологической видоспецифичностью древесных пород, но и структурой древостоя и синузиальной структурой растительного покрова.

На основании многолетнего изучения процессов естественного возобновления и анализа адаптивного потенциала отдельных видов древесных растений разработана схема изменений и естественной смены пород в составе древостоя. Показано, что возврат к коренным типам леса с доминированием в древостое хвойных лесообразователей (сосна обыкновенная, лиственница Сукачева, ель сибирская и пихта сибирская) в отдельных типах ЛРУ невозможен без этапа формирования лиственных насаждений.

В широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато отмечается значительный вклад «угнетенного подроста» в формирование полноценного древостоя. Установлено, что ель сибирская, пихта сибирская, дуб черешчатый, липа сердцелистная, клен остролистный и ильм горный имеют способность к длительному произрастанию в жестких подпологовых условиях и в то же время сохраняют возможность формирования полноценного дерева в случае улучшения условий роста. Успешность такого длительного подпологового существования подроста связана с образованием ксилоризомы, а у хвойных (ель сибирская, пихта сибирская) – и переформированием корневой системы.

Проведенные работы позволяют заключить, что район исследований – широколиственно-хвойные леса Уфимского плато, по геоморфологическим и флороценотическим характеристикам может рассматриваться как уникальный природный комплекс. В этой связи правомерна постановка вопроса о выделении в пределах водоохранно-защитных широколиственно-хвойных лесов Уфимского плато особо охраняемой природной территории.

ЛИТЕРАТУРА

Абдрахманов Р.Ф. Техногенез в подземной гидросфере Предуралья / УНЦ РАН. Уфа, 1993. 208 с.

Абдрахманов Р.Ф., Попов В.Г. Формирование подземных вод Башкирского Предуралья в условиях техногенного влияния / БНЦ УрО АН СССР. Уфа, 1990. 120 с.

Абдулов М.Х., Кулагин Ю.З. Леса и их охрана // Природные ресурсы Башкирии и их охрана. Уфа: Башкнигоиздат, 1975. С. 124–141.

Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 236 с.

Арискина И.П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Ботанический журнал. 1962. Т.47, №5. С. 658–672.

Балков В.А. Гидрологическое районирование территории БАССР // Проблемы природного районирования / БГУ. Уфа, 1977. С. 80–98.

Баталов А.А. Возобновление широколиственных древесных пород // Возобновительные процессы в горных широколиственно-хвойных лесах / БФАН СССР. Уфа, 1981. С. 15–32.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А. О естественном возобновлении лиственницы Сукачева в лесах водоохранно-защитного назначения Уфимского плато // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. 1. Дикорастущая флора и растительность. Свердловск, 1978. С. 6–7.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А. Лесотипологические особенности и вопросы лесовосстановления в Приуфимском низкогорном лесорастительном районе // Проблемы использования типов леса в лесном хозяйстве и лесоустройстве / УНЦ АН СССР. Свердловск, 1986. С. 86–90.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А., Горюхин О.Б. Устойчивость проростков сосны обыкновенной и лиственницы Сукачева к темпера-

турным воздействиям и прерывистому увлажнению // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений: Тез. докл. Всесоюзной конференции. Ч.II. Красноярск, 1982. С. 77.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А., Горюхин О.Б. Проявление адаптивного полиморфизма у сосны и лиственницы в репродуктивном процессе // Половое размножение хвойных растений. Новосибирск, 1985. С. 72–75.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А., Кулагин А.Ю., Горюхин О.Б. Экологическая видоспецифичность лесообразователей в связи с естественным возобновлением в широколиственно-хвойных лесах // Экологические основы рационального использования и охраны природных ресурсов / АН СССР. Свердловск, 1987. С. 113–114.

Белостоков Г.П. Габитус кустовидного подроста древесных растений // Ботанический журнал. 1980. Т.65, №3. С. 391–404.

*Белостоков Г.П. В*озрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений // Ботанический журнал. 1981. Т.66, №1. С. 86–98.

Бойченко А.М. О методических особенностях определения возраста у подроста хвойных, растущих в Северной тайге // Лесной журнал, Известия ВУЗов. 1969. №6. С. 151–152.

Быстров В.Н. К установлению принципов ведения лесного хозяйства в условиях гористого рельефа // Сборник работ по лесному хозяйству. Вып. 1. Уфа, 1938. С. 23–85.

Вахрушев Г.В. Опыт геохимического районирования почвообразующих пород Западной Башкирии // Материалы по изучению почв Урала и Поволжья / ИБ БФАН СССР. Уфа, 1960. С. 53–60.

Возяков Г.С. Нскоторые аспекты применения постепенных рубок в елово-лиственных лесах бассейна реки Уфы // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / МЛХ БАССР. Уфа, 1974а. С. 52–55.

Возяков Г.С. Лесоводственная и лесоэксплуатационная оценка технологий лссозаготовок Башкирии // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / Уфа, 1974б. С. 84–88.

Возяков Г.С. Рубки и восстановление елово-пихтовых лесов Башкирии // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. 1. Дикорастущая флора и растительность. Свердловск, 1978. С. 9–11.

ЛИТЕРАТУРА

Абдрахманов Р.Ф. Техногенез в подземной гидросфере Предуралья / УНЦ РАН. Уфа, 1993. 208 с.

Абдрахманов Р.Ф., Попов В.Г. Формирование подземных вод Башкирского Предуралья в условиях техногенного влияния / БНЦ УрО АН СССР. Уфа, 1990. 120 с.

Абдулов М.Х., Кулагин Ю.З. Леса и их охрана // Природные ресурсы Башкирии и их охрана. Уфа: Башкнигоиздат, 1975. С. 124–141.

Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 236 с.

Арискина И.П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Ботанический журнал. 1962. Т.47, №5. С. 658–672.

Балков В.А. Гидрологическое районирование территории БАССР // Проблемы природного районирования / БГУ. Уфа, 1977. С. 80–98.

Баталов А.А. Возобновление широколиственных древесных пород // Возобновительные процессы в горных широколиственно-хвойных лесах / БФАН СССР. Уфа, 1981. С. 15–32.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А. О естественном возобновлении лиственницы Сукачева в лесах водоохранно-защитного назначения Уфимского плато // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. 1. Дикорастущая флора и растительность. Свердловск, 1978. С. 6–7.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А. Лесотипологические особенности и вопросы лесовосстановления в Приуфимском низкогорном лесорастительном районе // Проблемы использования типов леса в лесном хозяйстве и лесоустройстве / УНЦ АН СССР. Свердловск, 1986. С. 86–90.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А., Горюхин О.Б. Устойчивость проростков сосны обыкновенной и лиственницы Сукачева к темпера-

турным воздействиям и прерывистому увлажнению // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений: Тез. докл. Всесоюзной конференции. Ч.II. Красноярск, 1982. С. 77.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А., Горюхин О.Б. Проявление адаптивного полиморфизма у сосны и лиственницы в репродуктивном процессе // Половое размножение хвойных растений. Новосибирск, 1985. С. 72–75.

Баталов А.А., Мартьянов Н.А., Кулагин А.Ю., Горюхин О.Б. Экологическая видоспецифичность лесообразователей в связи с естественным возобновлением в широколиственно-хвойных лесах // Экологические основы рационального использования и охраны природных ресурсов / АН СССР. Свердловск, 1987. С. 113–114.

Белостоков Г.П. Габитус кустовидного подроста древесных растений // Ботанический журнал. 1980. Т.65, №3. С. 391–404.

*Белостоков Г.П. В*озрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений // Ботанический журнал. 1981. Т.66, №1. С. 86–98.

Бойченко А.М. О методических особенностях определения возраста у подроста хвойных, растущих в Северной тайге // Лесной журнал, Известия ВУЗов. 1969. №6. С. 151–152.

Быстров В.Н. К установлению принципов ведения лесного хозяйства в условиях гористого рельефа // Сборник работ по лесному хозяйству. Вып. 1. Уфа, 1938. С. 23–85.

Вахрушев Г.В. Опыт геохимического районирования почвообразующих пород Западной Башкирии // Материалы по изучению почв Урала и Поволжья / ИБ БФАН СССР. Уфа, 1960. С. 53–60.

Возяков Г.С. Некоторые аспекты применения постепенных рубок в елово-лиственных лесах бассейна реки Уфы // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / МЛХ БАССР. Уфа, 1974а. С. 52–55.

Возяков Г.С. Лесоводственная и лесоэксплуатационная оценка технологий лесозаготовок Башкирии // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / Уфа, 1974б. С. 84–88.

Возяков Г.С. Рубки и восстановление елово-пихтовых лесов Башкирии // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. 1. Дикорастущая флора и растительность. Свердловск, 1978. С. 9–11.

Ганиев Р.М. Пространственная структурированность генетической изменчивости лесообразующих видов Южного Урала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 25 с.

Гарифуллин Ф.Ш., Ивонина Г.Д., Пономарева М.Н. и др. Почвенно-эрозионное районирование Башкирской АССР // Охрана почв Башкирии / БФАН СССР. Уфа, 1976. С. 15–25.

Горчаковский П.Л. Пихтовая тайга Среднего Урала // Записки Уральского отделения географического общества СССР. Вып. 1. Свердловск: Свердловское книжное издательство, 1954. С. 12–77.

Горчаковский П.Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.3. Свердловск: Свердловское книжное издательство, 1956. С. 7–50.

Горчаковский П.Л. Темнохвойная тайга Среднего Урала и прилегающей части Северного Урала // Материалы по классификации растительности Урала / ИБ УФАН СССР. Свердловск, 1959. С. 18–22.

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Труды ИЭРиЖ. Вып. 59. Свердловск, 1968. 208 с.

Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Труды ИЭРиЖ. Вып. 66. Свердловск, 1969. 288 с.

Горчаковский П.Л. Растительность и ботанико-географическое деление Башкирской АССР // Определитель высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1988. С. 5–13.

Горюхин О.Б. К вопросу экологии семенного размножения пихты сибирской на Уфимском плато // Тезисы докладов конференции молодых ученых / БФАН СССР. Уфа, 1983. С. 100.

Горюхин О.Б. О качестве семян пихты сибирской на Уфимском плато // Научные основы охраны природы Урала и проблемы экологического мониторинга в соответствии с решениями XXVI съезда КПСС. Свердловск, 1985. С. 30.

Елагин И.Н. Фенология некоторых лесных мхов // Лесоведение. 1968. №2. С. 68–73.

Жданова Н.В., Лапиков В.В. Климатическая характеристика лесорастительных районов Башкортостана // Биоценотическая характеристика хвойных лесов и мониторинг лесных экосистем Башкортостана. Уфа: Гилем, 1998. С. 60–69.

Жудова П.П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа: Башкнигоиздат, 1986. 124 с.

Зигангиров А.М. Пищевые ресурсы лесов Башкирии и проблема их использования // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / МЛХ БАССР. Уфа, 1974. С. 178–182.

Зубаева Р.С. Восстановительные смены в лесах Среднего Урала // Материалы по динамике растительного покрова (Доклады на межвузовской конференции в сентябре 1968 г.) / ВПИ. Владимир, 1968а. С. 41–42.

Зубарева Р.С. Производные леса Среднего Урала и особенности хозяйства в них // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.2. Свердловск, 1968б. С. 37–39.

Зубарева Р.С. Критерии оценки лесорастительных условий при типологическом изучении горных лесов Среднего Урала // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства (Записки Забайкальского филиала географического общества СССР. Вып.LIV). Чита, 1971. С. 47–49.

Зубарева Р.С. Типы широколиственно-хвойных лесов северной части Уфимского плато // Проблемы ботаники на Урале (Записки Свердловского отделения ВБО. Вып.6). Свердловск, 1973. С. 100–110.

Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П., Фильрозе Е.М. Теоретические основы географо-генетической классификации типов леса и их развитие // Эколого-географические и генетические принципы изучения лесов / УНЦ АН СССР. Свердловск, 1983. С. 37–42.

Исаев А.В. Эколого-лесоводственные основы воспроизводства темнохвойных лесов Уфимского плато // Современные проблемы учета и регионального использования лесных ресурсов. Йошкар-Ола, 1998. С.187–188.

Исаев В.И., Муратов М.Э., Ханбеков Р.И. Влияние механизированных лесозаготовок на поверхностный и внутрипочвенный стоки // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под влиянием лесохозяйственных мероприятий / ВНИИЛМ. Пушкино, 1973. С. 51–67.

Исаева Р.П., Луганский Н.А. Естественные лесовосстановительные процессы в подзонах южной тайги и темнохвойно-широколиственных лесов Урала // Труды ИЭРиЖ. Вып.93. Свердловск, 1975. С. 94–128.

Ишкузина Л.У., Смирнова Е.С., Абзалов Р.М. Уфимское таежное и Юрюзано-Айское лесостепное плато // Проблемы природного районирования / БГУ. Уфа, 1977. С. 62–80.

Кадильников И.П. Формирование и систематика природных геокомплексов. Автореф. дисс. ... д-ра геогр. наук / ЛПИ. Л., 1974. 35 с.

Кадильников И.П., Кадильникова Е.И., Кудряшов И.К., Смирнова Е.С., Цветаев А.А. Физико-географическое районирование Башкирской АССР (Ученые записки БГУ. Сер. геогр. №16). Уфа, 1964. 210 с.

Кадильников И.П., Тайчинов С.Н. Условия почвообразования на территории Башкирии и его провинциальные черты // Почвы Башкирии. Т.I / БФАН СССР. Уфа, 1973. С. 15–62.

Кадильникова Е.И. Физико-географическое районирование Башкирской АССР // География Башкирии за 50 лет. Ученые записки БГУ. Вып. XXX. Сер. геогр. №2). Уфа, 1967 С. 122–135.

Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.

*Карпачевский Л.О. Л*ес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.

Карпачевский Л.О., Рожков В.А., Карпачевский М.Л., Швиденко А.З. Лес, почва и лесное почвоведение // Почвоведение. 1996. №5. С. 586–598.

Кем Н.И. Об устойчивости сеянцев липы мелколистной и клена остролистного к неблагоприятным факторам среды // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / МЛХ БАССР. Уфа, 1974 а. С. 132–133.

Кем Н.И. Рельеф и плодоношение липы // Там же. 1974б. С. 134–135.

Кем Н.И. К экологии самосева клена остролистного на Уфимском плато // Комплексное ведение лесного хозяйства Башкирии. Уфа, 1975. С. 50–53.

Кем Н.И. О биологии цветения липы мелколистной и клена остролистного // Интродукция и селекция декоративных растений в Башкирии / БФАН СССР. Уфа, 1978. С. 120–124.

Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.

Клинцов А.П. Лесовосстановительные процессы в сосновых запретных лесах бассейна реки Уфы // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.3. Свердловск: Свердловское книжное издательство, 1956. С. 61–64.

Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области / ИЭРиЖ. Свердловск, 1973. 176 с.

Косарев В.П., Таранков В.И. Лесная метеорология. М.: Экология, 1991. 176 с.

Косоуров Ю.Ф. О формовом разнообразии осины в лесостепи Башкирии // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.III / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1958. С. 7–20.

Косоуров Ю.Ф. Происхождение осинников горно-лесной зоны Южного Урала Башкирской АССР // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.IX / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1973. С. 45–52.

Котов М.И. Ботанико-географический очерк и районирование Башкирской АССР // Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. С. 5–16.

Крашенинников И.И., Кучеровская-Рожанец С.Е. Растительность Башкирской АССР. Т.1. М.; Л.: Из-дво АН СССР. 154 с.

Кудряшов И.К. Районирование карста Башкирии // Материалы Шестого Всеуральского совещания по вопросам географии и охраны природы, Физико-географическое районирование. Уфа, 1961. С.145–159.

Кулагин А.Ю. О формировании ивняков на Павловском водохранилище // Возобновительные процессы в горных широколиственно-хвойных лесах / БФАН СССР. Уфа, 1981а. С. 52–58.

Кулагин А.Ю. Некоторые экологические особенности двух форм ивы трехтычинковой // Экология. 1981б. №5. С. 80–83.

Кулагин А.Ю. Виды рода Salix в Башкирском Предуралье и на Южном Урале // Ресурсы и интродукция растений в Башкирии / БФАН СССР. Уфа, 1983. С. 78–87.

Кулагин Ю.З. Экология березы бородавчатой и березы пушистой в связи с особенностями их водного режима // Экология и физиология древесных растений Урала (Труды ИБ УФАН СССР. Вып.35). Свердловск, 1963. С. 7–45.

Кулагин Ю.З. Зимостойкость и жизненные формы древесных растений // III Уральское совещание по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, 1970. С. 14–16.

Кулагин Ю.З. Вопросы восстановления хвойных лесов Башкирии // Комплексное ведение лесного хозяйства Башкирии. Уфа, 1975а. С.14–18.

Кулагин Ю.З. О феномене экологической эквивалентности // Журнал общей биологии. 1975б. Т.36, №5. С. 709–715.

Кулагин Ю.З. О многолетней почвенной мерзлоте в Башкирском Предуралье // Экология. 1976. №2. С. 24–29.

Кулагин Ю.З. О кризисных для древесных растений ситуациях // Журнал общей биологии. 1977. Т.38, №1. С. 11–14.

Кулагин Ю.З. Экологические ареалы пород-лесообразователей в районе Уфимского плато // Лесоведение. 1978а. №5. С. 24–29.

Кулагин Ю.З. Хвойные лесообразователи и экологическое прогнозирование // Экология хвойных / БФАН СССР. Уфа, 1978б. С. 5–21.

Кулагин Ю.З. Экологический аспект проблемы преадаптаций // Журнал общей биологии. 1978в. Т.39, №6. С. 823–828.

Кулагин Ю.З. О видоспецифичности экологического ареала лесных деревьев // Экология. 1979. №3. С. 23–28.

Кулагин Ю.З. Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. М.: Наука, 1980. 115 с.

Кулагин Ю.З. Экология лесообразователей и климаэкотопы Южного Урала // Эколого-географические и генетические принципы изучения лесов / УНЦ АН СССР. Свердловск, 1983. С. 117–123.

Кулагин Ю.З. Адаптации по защите онтогенеза древесных растений // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды / КФАН СССР. Петрозаводск, 1984а. С. 4–20.

Кулагин Ю.З. О структуре адаптивного потенциала вида // Журнал общей биологии. 1984б. Т.45, №5. С. 596–601.

Кулагин Ю.З. Индустриальная дендроэкология и прогнозирование. М.: Наука, 1985. 117 с.

Кулагин Ю.З., Баталов А.А., Окишев Б.Ф., Мартьянов Н.А., Мушинская Н.И. Флоро-ценотические комплексы и распространение реликтовых видов растений на Уфимском плато // Редкие и исчезающие виды полезных растений Башкирии и пути их охраны / БФАН СССР. Уфа, 1982. С. 29–38.

Кулагин Ю.З., Мушинская Н.И. О критических периодах в семенном размножении липы сердцелистной // Лесоведение. 1982. №4. С. 56–61.

Кулагин Ю.З.,Мушинская Н.И. О критических периодах в семенном размножении клена платановидного (Acer platanoides L.) // Экология. 1984. №3. С. 12–16.

Кулагин Ю.З., Окишев Б.Ф. О взаимоотношениях ели с широколиственными лесообразователями в Предуралье // Всесоюзное совещание по биогеоценологии и методам учета первичной продукции в еловых лесах / КФАН СССР. Петрозаводск, 1973. С. 53–54.

Кулагин Ю.З., Окишев Б.Ф., Баталов А.А., Мукатанов А.Х., Мартьянов Н.А. О типологическом и флористическом своеобразии водоохранно-защитных лесов Уфимского плато в связи с проблемой их охраны // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов Урала. Свердловск, 1978. С. 59–63.

Кулагин Ю.З., Окишев Б.Ф., Яфаев Э.М. О зимостойкости ели сибирской и пихты сибирской // Всесоюзное совещание по вопросам адаптации к экстремальным условиям среды в северных регионах СССР / КФАН СССР. Петрозаводск, 1971. С. 101–102.

Кулагин Ю.З., Окишев Б.Ф., Яфаев Э.М. Лес как фактор нормализации биосферы // Материалы Восьмого Всеуральского совещания по вопросам географии, охраны природы и природопользования. Уфа, 1973. С. 34–36.

Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М.: Наука, 1987. 205 с.

Кучеров Е.В., Федорако Б.И. Особенности вегетативного размножения пихты сибирской в зависимости от экологических условий // Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений: Рефераты докладов и сообщений. Уфа: Башкнигоиздат, 1965. С. 153–155.

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Европейской части СССР / ИЛ АН СССР. М., 1958. 22 с.

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 204 с.

Левицкий И.И. Рост самосева и культур сосны на свежих вырубках // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.V / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1961а. С. 115–118.

Левицкий И.И. Сравнительная выгодность культур посевом и посадкой при бульдозерной подготовке почвы в Башкирии // Там же. 1961б. С.147–157.

Левицкий И.И. Результаты обследования культур, созданных посевом и посадкой в Башкирии // Там же. 1961в. С. 159–175.

Левицкий И.И. Сохранение подроста хвойных пород в горных условиях при сплошных рубках // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VI / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1962а. С. 27–34.

Левицкий И.И. Строение по диаметру елово-пихтовых насаждений в типах леса Уфимского плато // Там же. 1962б. С. 113–119.

Левицкий И.И., Письмеров А.В. Типология концентрированных вырубок в елово-пихтовых лесах Уфимского плато и их возобновление // Охрана природы и озеленение населенных пунктов. Уфа, 1961. С.63–66.

Левицкий И.И., Письмеров А.В. Типы вырубок Уфимского плато и пути их облесения // Лесной журнал, Известия ВУЗов. 1962а, №2. С.28–32.

Левицкий И.И., Письмеров А.В. Лесоводственно-геоботаническая классификация вырубок Уфимского плато // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VI / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1962б. С. 17–26.

Левицкий И.И., Письмеров А.В. Типы елово-пихтовых лесов Уфимского плато // Там же. 1962в. С. 5–16.

Левицкий И.И., Письмеров А.В. Опыт создания культур хвойных пород на вырубках Уфимского плато // Там же. 1962г. С. 41–57.

Левицкий И.И., Письмеров А.В. Характеристика основных типов елово-пихтовых лесов Уфимского плато // Лесной журнал, Известия ВУЗов. 1963. №5. С. 33–36.

Левицкий И.И., Царегородцев В.И. Сохранность подроста хвойных пород на вырубках в горных условиях // Лесной журнал, Известия ВУЗов. 1962. №6. С. 35–37.

Лесков И.Д. Особенности таксационной характеристики ведущих типов леса елово-пихтовых насаждений юго-западных лесхозов Свердловской области // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.3. Свердловск: Свердловское книжное издательство, 1956. С. 51–60.

Лыкошин А.Г. Многолетняя мерзлота в долине р. Уфы // Природа. 1952. №1. С. 115.

Максютов Ф.А. Барьерные ландшафты территории Башкирской АССР и проблемы их изучения // Проблемы изучения, охраны и рационального использования природных ресурсов Башкирии: Тезисы докл. республ. совещ. Ч.1 / БФАН СССР. Уфа, 1984. С. 4–5.

Мамаев С.А. Семенная продуктивность ели в Предуралье // Половая репродукция хвойных. Т.II. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1973. С. 142–144.

Мартьянов Н.А. Возобновление сосны в водоохранно-защитной полосе Павловского водохранилища // Комплексное ведение лесного хозяйства Башкирии. Уфа, 1975. С. 53–54.

Мартьянов Н.А. Анализ высотно-возрастной структуры подроста хвойных в различных типах леса // Экология хвойных / БФАН СССР. Уфа, 1978. С. 63–85.

Мартьянов Н.А. Экология подроста сосны в различных типах леса водоохранно-защитной полосы Павловского водохранилища / Возобновительные процессы в горных широколиственно-хвойных лесах / БФАН СССР. Уфа, 1981. С. 33–40.

Мартьянов Н.А. Экология семенного размножения сосны и лиственницы в естественных и антропогенных средах Башкирского Предуралья и Южного Урала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1983. 21 с.

Мартьянов Н.А. Взаимосвязь роста и развития сосны обыкновенной на начальных этапах онтогенеза // Дендроэкология, техногенез, вопросы охраны природы / БФАН СССР. Уфа, 1987. С. 27–36.

Мартьянов Н.А. Типы водоохранно-защитных лесов Уфимского плато и лесовосстановление // Северо-восточный регион Башкортостана: актуальные проблемы и пути их решения: Тезисы докл. научно-практ. конф. Уфа, 1996а. С. 181–182.

Мартьянов Н.А. Особенности начальных этапов онтогенеза хвойных в различных лесорастительных условиях // Дендроэкология: техногенез и вопросы лесовосстановления / ИБ УНЦ РАН. Уфа, 1996б. С. 36–49.

Мартьянов Н.А. Об эколого-биологической классификации естественного подпологового возобновления древесных пород в водоохранно-защитных лесах Уфимского плато // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. Уфа: Автор, 1997а. С. 39–43.

Мартьянов Н.А. Обзор семеношения хвойных пород в лесах водоохранно-защитной полосы Уфимского плато за 1975–1996 годы // Там же. 1997б. С. 166–167.

Мартьянов Н.А., Баталов А.А. Способность лесных культур хвойных пород к самовозобновлению // Актуальные проблемы развития сельского хозяйства в свете решений июльского (1978 г.) Пленума ЦК КПСС. Уфа, 1980. С. 62–65.

Мартьянов Н.А., Баталов А.А. Взаимосвязь радиальных приростов ствола хвойных пород и их семеношения как критерий лесообразовательного процесса // Экологические основы рационального

использования и охраны природных ресурсов (Информационные материалы) / АН СССР. Свердловск, 1987. С. 99.

Мартьянов Н.А., Баталов А.А. Связь радиальных приростов ствола хвойных пород с интенсивностью семеношения // Лесоведение. 1990. №2. С. 30–36.

Мартьянов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю. Естественный отпад хвойных деревьев и образование ветровально-почвенных комплексов в хвойных и смешанных насаждениях Приуфимского низкогорного района // Б.П.Колесников – выдающийся отечественный лесовед и эколог. К 90-летию со дня рождения: Тезисы докл. научн. конф. / УГУ. Екатеринбург, 1999. С. 67–68.

Мартьянов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю., Кужлева Н.Г. Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: флороценотическое своеобразие и охрана // Геоэкология в Урало-Каспийском регионе: Тезисы докл. межд. научно-практ. конф. Ч.2. Уфа, 1996. С. 20–22.

Мартьянов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю., Кужлева Н.Г. Редкие растения Башкортостана в водоохранно-защитных лесах Приуфимского низкогорного района и вопросы их охраны // Фауна и флора Республики Башкортостан: проблемы их изучения и охраны: Материалы докладов. Уфа, 1999. С. 89–95.

Махнев А.К., Махнева О.В. Плодоношение и биологические свойства семян белых берез в природных популяциях и популяционных культурах // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений: Тезисы докл. III Всесоюз. конф. / АН СССР. Петрозаводск, 1989. С. 179–180.

Мукатанов А.Х. Введение в изучение биогеоценозов Южного Урала / ИБ БФАН СССР. Уфа, 1986. 132 с.

Мукатанов А.Х. Ландшафты и почвы Башкортостана / ИБ УНЦ РАН. Уфа, 1992. 118 с.

Мукатанов А.Х. Почвенно-экологическое районирование Башкирии // Почвоведение. 1993. №9. С. 47–50.

Мукатанов А.Х. Почвенно-экологическое районирование Республики Башкортостан (почвенно-экологические округа): Препринт / ИБ УНЦ РАН. Уфа, 1994. 33 с.

Мукатанов А.Х. Особенности взаимоотношений лесов и почв в условиях Республики Башкортостан // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. Уфа: Автор, 1997. С.114–115.

Мукатанов А.Х. Почвенная оценка лесных экосистем на мониторинговых стационарах // Биогеоценотическая характеристика хвойных лесов и мониторинг лесных экосистем Башкортостана. Уфа: Гилем, 1998. С. 175–209.

Мукатанов А.Х. Вопросы эволюции и районирования почвенного покрова Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, 1999а. 228 с.

Мукатанов А.Х. Мерзлотные почвы Уфимского плато // Почвоведение. 1999б. №7. С. 828–833.

Мукатанов А.Х., Мартьянов Н.А., Соломещ А.И. Почвенно-лесорастительное районирование Республики Башкортостан, ведение лесного хозяйства и охрана природы // Башкирский экологический вестник. 2000. №2. С. 3–7.

Мулдашев А.А. Геоботаническая характеристика лесных экосистем на мониторинговых стационарах // Биогеоценотическая характеристика хвойных лесов и мониторинг лесных экосистем Башкортостана. Уфа: Гилем, 1998а. С. 210–239.

Мулдашев А.А. Характеристика хвойных лесов Республики Башкортостан и их эволюция // Биогеоценотическая характеристика хвойных лесов и мониторинг лесных экосистем Башкортостана. Уфа: Гилем, 1998б. С. 20–49.

Муратов М.Э. Пути сохранения водоохранно-защитной роли горных лесов Башкирии // Совершенствование комплексного ведения лесного хозяйства и лесоустроительного проектирования. Уфа, 1980. С. 17–21.

Муратов М.Э. Водоохранно-защитная роль горных лесов Башкирии и ее изменение под влиянием хозяйственных мероприятий // Лесоводство и лесозащита в Башкирии. Сборник научных трудов. Вып.X / ВНИИЛМ. М., 1981. С. 16–32.

Муратов М.Э. Влияние рубок главного пользования на стокорегулирующую роль горных лесов Южного Урала: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / ВНИИЛМ. Пушкино, 1989. 24 с.

Мушинская Н.И. К экологии цветения клена остролистного в Башкирском Предуралье // Биологические основы и рациональное использование почвенных и растительных ресурсов Башкирии / БФАН СССР. Уфа, 1976. С. 56–57.

Мушинская Н.И. Экология семенного размножения клена остролистного и липы мелколистной в Башкирском Предуралье: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / ИЭРиЖ. Свердловск, 1977. 24 с.

Мушинская Н.И. О естественном возобновлении липы мелколистной в липняках Башкортостана // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. Уфа: Автор, 1997а. С.165–166.

Мушинская Н.И. К изучению половой структуры популяций клена остролистного в кленовниках Башкортостана // Там же. 1997б. С. 136–137.

Мушинская Н.И. Баталов А.А., Мартьянов Н.А. О биологии цветения клена остролистного // Экология опыления. Пермь, 1978. С.113–118.

Некрасов М.С. Селекционно-лесоводственные и технические особенности ели сибирской на Среднем Урале: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / УЛТИ. Свердловск, 1966. 23 с.

Некрасова Т.П. Краткий обзор исследований морфогенеза и эмбриологии хвойных Советского Союза // Половая репродукция хвойных: Материалы I Всесоюз. симпозиума. Т.I. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1973. С. 14–33.

Некрасова Т.П. О потерях урожаев у хвойных пород // Лесоведение. 1974. №4. С. 3–8.

Некрасова Т.П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. №6. С. 37–43.

Некрасова Т.П. Развитие исследований по биологии плодоношения хвойных древесных пород в СССР // Плодоношение лесных пород. Новосибирск, 1982. С. 4–25.

Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983а. 169 с.

Некрасова Т.П. Значение эффективности опыления для урожая семян хвойных // Лесоведение. 1983б. №5. С. 3–7.

Окишев Б.Ф. Некоторые особенности водного режима ели и пихты в зимний период // Симпозиум по физиологии глубокого покоя древесных растений / БФАН СССР. Уфа, 1969. С. 85–86.

Окишев Б.Ф. Об устойчивости подроста ели и пихты под пологом леса и на вырубке // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.5 / УрЛОС. Свердловск, 1970а. С. 98–102.

Окишев Б.Ф. Транспирация ели и пихты в связи с затенением // III Уральское совещание по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, 1970б. С. 159–160.

Окишев Б.Ф. Возобновление ели и пихты в широколиственно-темнохвойных лесах Уфимского плато // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.5 / УрЛОС. Свердловск, 1970в. С. 95–97.

Окишев Б.Ф. Биологические особенности ели и пихты на Уфимском плато: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / КГУ. Казань, 1972. 19 с.

Окишев Б.Ф. Особенности сезонного роста побегов ели и пихты на Уфимском плато // Записки Башкирского филиала геогр. общества СССР. Вып. VII. Уфа, 1973. С. 179–187.

Окишев Б.Ф. Многолетняя почвенная мерзлота как причина низкой продуктивности сосняков и ельников на Уфимском плато // Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья и вопросы рационального их использования / БФАН СССР. Уфа, 1974. С. 78–79.

Окишев Б.Ф. Некоторые закономерности естественного возобновления ели и пихты на Уфимском плато // Научные основы ведения лесного хозяйства в Башкирии: Тезисы докл. научно-производ. конф. Уфа, 1975. С. 37–39.

Окишев Б.Ф. К сравнительной экологической характеристике ели и пихты // Экология хвойных / БФАН СССР. Уфа, 1978. С. 22–50.

Окишев Б.Ф. Возобновление ели и пихты // Возобновительные процессы в горных широколиственно-хвойных лесах / БФАН СССР. Уфа, 1981. С. 4–14.

Окишев Б.Ф. Особенности семеношения ели и пихты на вырубках // Лесоведение. 1982. №4. С. 88–91.

Окишев Б.Ф. Естественное возобновление темнохвойных в производных лиственных насаждениях Уфимского плато // Повышение продуктивности лесов Южного Урала / БСХИ. Ульяновск, 1987. С.24–29.

Окишев Б.Ф., Мартьянов Н.А. Некоторые особенности естественного лесовозобновления в водоохранно-защитных лесах Уфимского плато // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / МЛХ БАССР. Уфа, 1974. С.61–65.

Окишев Б.Ф., Пугачев А.Н. О возобновительном процессе в подзоне темнохвойно-широколиственных лесов // Проблемы комплексного изучения, освоения и охраны ландшафтов Урала: Тезисы докл. Уфа, 1980. С. 60–62.

Окишев Б.Ф., Пугачев А.Н. О плодоношении тонкомера ели и пихты на Уфимском плато // Лесное хозяйство. 1983. №2. С. 36–38.

Окишев Б.Ф., Пугачев А.Н. Об устойчивости тонкомерных деревьев ели и пихты на вырубках Уфимского плато // Лесное хозяйство. 1985. №11. С. 39–40.

Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1968. 496 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. Т.1. М.: Наука, 1988. 316 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. Т.2. М.: Наука, 1989. 375 с.

*Панова Н.К.*Формирование растительного покрова среднегорного высотного пояса Южного Урала с изменениями климата в голоцене // Взаимосвязь среды и лесной растительности на Урале/ УрО АН СССР. Свердловск, 1981. С. 40–57.

Панова Н.К. Некоторые итоги изучения послеледниковой истории горных лесов Южного и Среднего Урала // Проблемы использования типов леса в лесном хозяйстве и лесоустройстве / УНЦ АН СССР. Свердловск, 1986. С. 50–53.

Панова Н.К. Голоценовая история и тенденции развития растительности в горах Южного Урала // Проблемы охраны природных ресурсов Южного Урала: Тезисы докл. регион. совещ. Челябинск, 1990. С. 51–52.

Панова Н.К. История развития лесной растительности на Урале в голоцене // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье / УрО РАН. Екатеринбург, 1996. С. 26–49.

Панова Н.К. Природное разнообразие горных лесов Южного Урала в голоцене // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. Уфа: Автор, 1997. С. 13–14.

Письмеров А.В. Формирование и развитие травянистых ассоциаций на концентрированных вырубках Уфимского плато // Доклады II научно-технической конференции молодых специалистов лесного производства Урала по итогам работ 1961 года / ИБ УФАН СССР. Свердловск, 1962. С. 67–70.

Письмеров А.В. Почвенно-геоморфологическая классификация типов лесорастительных условий елово-пихтовых лесов Уфимского плато // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VII / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1964а. С. 24–35.

Письмеров А.В. Изменение почвенных и гидротермических условий на вейниковых и кипрейно-паловых вырубках // Там же. 1964б. С. 36–41.

Письмеров А.В. Лесорастительные условия и эколого-ботанические особенности темнохвойно-широколиственных лесов Южной ча-

сти Уфимского плато: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / ИЭРиЖ. Свердловск, 1967. 27 с.

Письмеров А.В. Влияние сплошно-лесосечных рубок на инфильтрационное свойство горно-лесных почв и ливневый сток в лесах Уфимского плато // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.5 / УрЛОС. Свердловск, 1970. С. 65–67.

Письмеров А.В. Лесная растительность Уфимского плато // Горные леса Южного Урала. Уфа: Башкнигоиздат, 1971. С. 109–117.

Письмеров А.В. Особенности формирования весеннего стока на закарстованных водосборах // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под влиянием лесохозяйственных мероприятий / ВНИИЛМ. Пушкино, 1973а. С. 82–102.

Письмеров А.В. Почвенные условия темнохвойно-широколиственных лесов южной части Уфимского плато // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.IX / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1973б. С. 20–36.

Письмеров А.В., Рябчинский А.Е., Ханбеков Р.И. Научные основы ведения хозяйства в горных широколиственно-темнохвойных лесах Уфимского плато // Материалы восьмого Всеуральского совещания по вопросам географии, охраны природы и природопользования. Уфа, 1973. С. 37–39.

Письмеров А.В., Усманов К.А. Рост и развитие культур хвойных пород в зависимости от типов лесорастительных условий вырубок на Уфимском плато // Физиология и экология древесных растений (Труды ИБ УФАН СССР. Вып.43). Свердловск, 1965а. С.255–258.

Письмеров А.В., Усманов К.А. Рост хвойных пород в культурах как показатель лесорастительных условий // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VIII / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1965б. С. 21–28.

Письмеров А.В., Халфина Л.И. Изменения экологических условий на концентрированных вырубках и их влияние на сеянцы хвойных пород при искусственном лесовосстановлении // Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений (Рефераты докладов и сообщений). Уфа, 1965. С. 168–169.

Письмеров А.В., Ханбеков Р.И. Влияние механизированных лесозаготовок на изменение почвенного покрова в лесах Уфимского плато // Горные леса Южного Урала. Уфа: Башкнигоиздат, 1971а. С.60–64.

Письмеров А.В., Ханбеков Р.И. Изменение водорегулирующих свойств горных лесов Уфимского плато под влиянием рубок // Лесное хозяйство. 1971б. №7. С. 36–39.

Попов Г.В. Некоторые особенности истории растительности Башкирии в свете анализа реликтовых и эндемичных элементов флоры // Научная конференция, посвященная 50-летию Башкирской АССР (Рефераты докладов) / ИБ БФАН СССР. Уфа, 1969. С. 122–125.

Попов Г.В. Некоторые вопросы истории лесов Башкирии в свете анализа реликтовых и эндемичных элементов флоры // Горные леса Южного Урала. Уфа: Башкнигоиздат, 1971. С. 127–133.

Попов Г.В. Изменение растительного покрова Башкирии за период хозяйственной деятельности человека // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.IX / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1973. С. 7–19.

Попов Г.В. Некоторые комментарии к новой карте лесов Башкирии // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии. (Тезисы докладов научно-практ. конф.) / МЛХ БАССР. Уфа, 1974а. С. 212–215.

Попов Г.В. География, структура и производительность елово-пихтовых лесов Башкирии // Там же. 1974б. С. 66–70.

Попов Г.В. Сравнительная производительность сосняков Башкирии в связи с историей их формирования, экологией и вопросами лесовосстановления // Комплексное ведение лесного хозяйства Башкирии: Тезисы докл. научно-практич. конф. Уфа, 1975. С. 34–37.

Попов Г.В. Леса Башкирии. Уфа: Башкнигоиздат, 1980а. 144 с.

Попов Г.В. География и экология некоторых редких видов флоры Башкирии // Проблемы комплексного изучения, освоения и охраны ландшафтов Урала: Тезисы докл. Уфа, 1980б. С. 66–67.

Попов Г.В. Особенности распространения древесных пород на Уфимском плато Башкирии // Возобновительные процессы в горных широколиственно-хвойных лесах / БФАН СССР. Уфа, 1981. С. 41–51.

Попов П.П. О внутривидовой изменчивости ели в условиях Предуралья // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород (Труды ИЭРиЖ. Вып.90) / УНЦ АН СССР. Свердловск, 1974. С. 121–124.

Попов П.П. Сравнительная характеристика биологических и лесоводственно-таксационных показателей ели сибирской и ее вариаций на восточном пределе влияния ели обыкновенной // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.8 / УрЛОС. Свердловск, 1975. С. 197–205.

Придня М.В. Опыт определения возраста у подроста ели сибирской по сердцевидным узлам // Лесоведение. 1967. №5. С. 72–77.

Путенихин В.П. Экологический мониторинг популяций и сохранение генофонда лиственницы на Южном Урале // Ботанические исследования на Урале. Информационные материалы. Свердловск, 1986. С. 137.

Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда лиственницы Сукачева на Южном Урале: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / УЛТИ. Свердловск, 1990. 23 с.

Путенихин В.П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда) / УНЦ РАН. Уфа, 1993. 195 с.

Путенихин В.П. Фенотипическая оценка внутривидового разнообразия и популяционной структуры хвойных // Биологическое разнообразие лесных экосистем. М., 1995. С. 105–107.

Путенихин В.П. Фенотипический анализ ели сибирской на Южном Урале: популяционная структура // Лесоведение. 1997. №6. С. 37–49.

Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук / ИЛ СО РАН. Красноярск, 2000. 48 с.

Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. Т. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 249–262.

Рябова Т.П. Развитие растительности Башкирского Предуралья в голоцене: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / СГУ. Саратов, 1965. 20 с.

Рябчинский А.Е. Лесорастительное районирование Башкирской АССР // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.V / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1961а. С. 5–40.

Рябчинский А.Е. Проект лесорастительного районирования Башкирской АССР // Материалы Шестого Всеуральского совещания по вопросам географии и охраны природы. Физико-географическое районирование. Уфа, 1961б. С. 193–194.

Рябчинский А.Е. Экономическое районирование лесного хозяйства Башкирской АССР // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VI / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1962. С. 123–176.

Рябчинский А.Е., Возяков Г.С. Лесоводственная и экономическая эффективность несплошных рубок главного пользования в горных елово-пихтовых лесах Уфимского плато // Охрана, рациональное

использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии / МЛХ БАССР. Уфа, 1974. С. 56–60.

Рябчинский А.Е., Положенцев И.П. Влияние выборочных рубок на экономическую эффективность лесозаготовок в елово-пихтовых лесах Уфимского плато // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VII / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1964. С. 142–153.

Рябчинский А.Е., Положенцев И.П. Сравнительная эффективность выборочных и сплошнолесосечных рубок главного пользования // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.IX / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1973. С. 159–164.

Садыков Х.Х. Популяционная структура клена остролистного (Acer platanoides L.) на Южном Урале: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / БГУ. Уфа, 2000. 21 с.

Санников С.Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск, 1973. С. 236–277.

Санников С.Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. №1. С. 10–12.

Санников С.Н. Гипотеза импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов // Экология. 1985. №2. С. 13–20.

Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.

Сахарова А.С. Восстановление елово-пихтовых древостоев на концентрированных вырубках в горно-лесном районе Баш. АССР: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1954. 16 с.

Сахарова А.С. Возобновление ели на концентрированных вырубках в горно-лесных районах Башкирской АССР // Сборник работ по лесному хозяйству. Вып.38 / ВНИИЛМ. М., 1958. С. 40–46.

Сахарова А.С. Плодоношение ели сибирской на Уфимском плато // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VII / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1964. С. 99–117.

Сахарова А.С. Определение урожайности семян ели // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.IX / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1973. С. 149–155.

Сахарова А.С., Письмеров А.В. Возобновление леса на концентрированных вырубках в зоне елово-пихтовых древостоев Уфимского плато // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.V / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1961. С. 85–114.

Семериков А.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба Европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 140 с.

Сергеев Л.И., Попов Г.В. Проблема зимостойкости и лесоводство Башкирии // Материалы восьмого Всеуральского совещания по вопросам географии, охраны природы и природопользования. Уфа, 1973. С. 43–46.

Система рекомендаций по ведению лесного хозяйства в Башкирской АССР. Уфа: Башкнигоиздат, 1976. 376 с.

Смирнова Е.С., Бублиенко М.П. Редкие растения Уфимского плато и их охрана // Проблемы комплексного изучения, освоения и охраны ландшафтов Урала: Тезисы докл. Уфа, 1980. С. 84–86.

Смолоногов Е.П. Лесовосстановительные мероприятия в елово-пихтовых лесах запретной полосы реки Уфы // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.3. Свердловск: Свердловское книжное издательство, 1956. С. 71–85.

Смолоногов Е.П. Особенности возрастной динамики древостоев широколиственно-елово-пихтовых лесов западного склона Среднего Урала // Вопросы лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока: Труды научно-производст. конф. Красноярск, 1959. С. 36–45.

Смолоногов Е.П. Возрастная динамика и хозяйственно-выборочные рубки в широколиственно-темнохвойных лесах водоохранно-защитной полосы реки Уфы в пределах Свердловской области // Динамика и строение лесов на Урале (Труды ИЭРиЖ. Вып.77). Свердловск, 1970. С. 117–134.

Смолоногов Е.П. Динамика запасов и рубок в широколиственно-темнохвойных лесах запретной полосы реки Уфы в пределах Свердловской области // Горные леса Южного Урала. Уфа: Башкнигоиздат, 1971. С. 71–82.

Смолоногов Е.П. Возрастная динамика и хозяйственно-выборочные рубки в лесах водоохранно-защитных полос // Леса Урала и хозяйство в них / УрЛОС. Свердловск, 1972. С. 67–74.

Смолоногов Е.П. Лесообразовательный процесс и его особенности // Экология. 1994. №1. С. 3–9.

Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Алимбекова Л.М. Синтаксономия лесов Южного Урала. VI. Хвойные леса. Уфа, 1992. 32 с. Деп. в ВИНИТИ 11.12.92. № 3494-В92.

Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Хазиахметов Р.М., Баишева Э.З. Синтаксономия лесов Южного Урала. V. Хвойно-широколиственные леса. Уфа, 1993. 68 с. Деп. в ВИНИТИ 02.06.93. № 1464-В93.

Сукачев В.Н., Зонн С.В., Мотовилов Г.П. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 115 с.

Тайчинов С.Н. Агропочвенное районирование – основа зональной системы земледелия // Материалы по изучению почв Урала и Поволжья / ИБ БФАН СССР. Уфа, 1960. С. 7–17.

Тайчинов С.Н. Природные зоны и агропочвенные районы Башкирии // Почвы Башкирии. Т.1 / БФАН СССР. Уфа, 1973. С. 72–89.

Тайчинов С.Н., Гарифуллин Ф.Ш., Курчеев П.А. Природные зоны и агропочвенные районы лесостепи Башкирии // Серые лесные почвы Башкирии / ИБ БФАН СССР. Уфа, 1963. С. 338–351.

Тархова Т.Н. Изучение динамики роста и разрастания некоторых зеленых мхов // Ботанический журнал. 1969. Т.54, №7. С. 1117–1121.

Тархова Т.Н. Эколого-фитоценотическая характеристика синузий лесных зеленых мхов северо-запада РСФСР: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 18 с.

Татаринов В.В. Экспериментальный анализ факторов регулирующих численность и рост подроста сосны в сложных сосняках Беловежской пущи // Лесоведение. 1972. №4. С. 3–12.

Тахаев Х.Я. Природные условия и ресурсы Башкирской АССР. Уфа, 1959. 295 с.

Теринов Н.И. Возобновление ели на концентрированных вырубках 1929-1931 гг. в хвойно-широколиственных лесах Среднего Урала // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.5 / УрЛОС. Свердловск, 1970а. С. 107–109.

Теринов Н.И. Влияние хозяйственной деятельности человека на увеличение пихты в составе темнохвойно-широколиственных лесов Среднего Урала // Лесообразовательные процессы на Урале (Труды ИЭРиЖ. Вып.67). Свердловск, 1970б. С. 124–142.

Теринов Н.И. Производные хвойно-широколиственные леса Урала и принципы организации хозяйственных секций в них // Леса Урала и хозяйство в них / УрЛОС. Свердловск, 1972. С. 63–66.

Тимерьянов А.Ш. Популяционная изменчивость монотерпенов и изоферментов лиственницы Сукачева в Башкирии: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / УЛТИ. Екатеринбург, 1993. 23 с.

Турков В.Г. Многовековая ритмика природной среды и динамика лесного биогеоценотического покрова среднеуральского низкогорья в антропогене // Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале / УрО АН СССР. Свердловск, 1981. С. 3–39.

Усманов К.А. Состояние и рост культур хвойных пород в различных типах лесорастительных условий Уфимского плато // Сборник трудов по лесному хозяйству. Вып.VIII / БЛОС ВНИИЛМ. Уфа, 1965. С. 29–34.

Фарукшина Г.Г., Путенихин В.П., Бахтиярова Р.М. Кариотипическая изменчивость ели сибирской на Южном Урале // Лесоведение. 1997. №2. С. 78–84.

Федоракo Б.И. Ельники западных предгорий Южного Урала, их восстановление, охрана и использование // Вопросы рационального использования растительных ресурсов / БФАН СССР. Уфа, 1963. С. 45–48.

Федоракo Б.И. Сравнительная зимостойкость широколиственных древесных пород на западных предгориях Южного Урала // Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений (Рефераты докладов и сообщений). Уфа: Башкнигоиздат, 1965. С. 38–40.

Федоракo Б.И. Семенное размножение дикорастущих и интродуцированных древесных пород в зависимости от экологических условий // Вопросы биологии семенного размножения (Ученые записки УГПИ. Т. XXIII. Вып.3.) Ульяновск, 1968. С. 206–212.

Фуряев В.В. Анализ последствий лесных пожаров для оценки лесообразовательного процесса // Лесоведение. 1988. №1. С. 59–66.

Хазиагаев С.М. Семеноводство сосны и лиственницы в Башкирии // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.5 / УрЛОС. Свердловск, 1970. С. 266–269.

Хазиагаев С.М. Семеноводство сосны обыкновенной и лиственницы Сукачева в Башкирской АССР: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / УЛТИ. Свердловск, 1973. 30 с.

Хазиагаев С.М. Селекционная ценность хвойных насаждений Уфимского плато // Возобновительные процессы в горных широколиственно-хвойных лесах / БФАН СССР. Уфа, 1981. С. 66–71.

Хазиагаев С.М., Нугаев И.Х. Географическая изменчивость генеративных органов сосны в Башкирской АССР // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии. Уфа, 1974. С. 136–140.

Хазиев Ф.Х., Мукатанов А.Х., Хабиров И.К. и др. Почвы Башкортостана. Т.1. Уфа: Гилем, 1995. 384 с.

Ханбеков Р.И. Динамика типов леса Уфимского плато под влиянием хозяйственной деятельности // Тезисы докладов совещания «Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии». Вып.1. М., 1973. С. 42–44.

Ханбеков Р.И., Письмеров А.В. Стокорегулирующая роль темнохвойных и лиственных молодняков // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под влиянием лесохозяйственных мероприятий / ВНИИЛМ. Пушкино, 1973. С. 107–118.

Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцелистной // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т.83, вып.2. С. 129–137.

Чистякова А.А. Большой жизненный цикл Tilia cordata // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т.84, вып.1. С. 85–98.

Чурагулов Р.С. Экология лесов Южного Урала. М.: Полтэкс, 1999. 434 с.

Чурагулов Р.С., Муратов М.Э., Яскевич Е.П. Влияние сплошных рубок на весенний сток в условиях Уфимского плато // Лесоводство и лесозащита в Башкирии. Сборник научных трудов. Вып. X / ВНИИЛМ. М., 1981. С. 33–37.

Чурагулов Р.С., Рябчинский А.Е. Лесоводственная эффективность рубок с сохранением хвойного подроста и проектирование рубок ухода в производных молодняках Уфимского и Дуванского ПЛХО // Совершенствование комплексного ведения лесного хозяйства и лесоустроительного проектирования / МЛХ БАССР. Уфа, 1980. С. 13–16.

Шабуров В.И. Природная изменчивость ивы белой на Урале как основа селекции древовидных ив // Вопросы рационального использования растительных ресурсов Южного Урала / БФАН СССР. Уфа, 1963. С. 50–51.

Шабуров В.И. Морфологическая изменчивость ивы белой в поймах рек Южного Урала в связи с селекцией на декоративность // Вопросы географической изменчивости растений на Урале (Труды ИЭРиЖ. Вып.75). Свердловск, 1970. С. 61–71.

Шаландина В.Т. Голоценовые сукцессии растительного покрова Волжско-Камского региона // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тезисы докладов, представленных II(X) съезду Русского ботанического общества. Т.1. СПб, 1998. С. 324–325.

Шестаков А.Ф. Лесотаксационное районирование Башкирии // Комплексное ведение лесного хозяйства Башкирии : Тезисы докл. научно-практич. конф. Уфа, 1975. С. 119–124.

Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Шигапова А.И., Уразбахтина К.А. Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева // Генетика. 1998. Т.34, №1. С. 65–74.

Ямалеев М.М. Особенности биологии семян и ювенильных растений пихты сибирской на Рудном Алтае: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук / ЛЛТА. Л., 1974. 19 с.

Meusel H., Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorologie den zentraleuropaischen Flora. Text und Kartenband. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965.

Putenikhin V.P., Martinson O. Present distribution of Larix sukaczewii Dyl. in Russia / Swedish University of Agricultural Sciences. Dep. of Silviculture. Report № 38. Umea, 1995. 78 p.

Научное издание

Утверждено к печати Научно-издательским советом издательства «Гилем» АН РБ

Николай Александрович Мартьянов
Андрей Александрович Баталов
Алексей Юрьевич Кулагин

ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫЕ ЛЕСА УФИМСКОГО ПЛАТО

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ

Редактор Н.В.Хрулева
Корректор Н.В.Милицкая
Компьютерная верстка *Г.Ш.Самигуллиной*

Лицензия ИД №05001 от 07 июня 2001 г.
Подписано в печать с оригинал-макета 26.08.02.
Формат 60 x 84 $1/_{16}$. Бумага офсетная.
Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Усл.печ.л. 13,02.
Уч.-изд.л. 13,02
Тираж 300 экз. Тип. зак.№ 466.

Издательство «Гилем».
450077, г.Уфа, Кирова, 15.
Тел.: 23-05-93, 23-40-60, 22-36-82

Лицензия ПД-7-70107 от 22.02.01 г.
Отпечатано в типографии «Информреклама»,
450077, г.Уфа, ул. Ветошникова, 97.
Тел.: (3472) 52-01-94, e-mail: reklama@ufacom.ru