



005061326

На правах рукописи

ПОНОМАРЕВ Алексей Вячеславович

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И
ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ОРЛЯКА СОСНОВОГО
PTERIDIUM PINETORUM C.N. PAGE ET R.R. MILL
НА ЮГЕ ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

6 ИЮН 2013

Красноярск - 2013

Работа выполнена в лаборатории лесной фитоценологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Назимова Дина Ивановна

Официальные оппоненты: **Судачкова Нина Евгеньевна,**
доктор биологических наук, профессор,
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Института леса
им. В.Н. Сукачева СО РАН,
главный научный сотрудник
лаборатории физико-химической биологии
древесных растений

Ершова Эльвира Александровна,
доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки, Центральный сибирский
ботанический сада СО РАН
старший научный сотрудник
лаборатории экологии и геоботаники

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет»

Защита состоится 27 июня 2013 г. в 10:00 часов на заседании диссертационного совета Д 003.056.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук по адресу: 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28. Тел./факс: (391) 243-36-86.

E-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru

Отзывы на автореферат в двух экземплярах, заверенные печатью учреждения просим направлять в диссертационный совет 003.056.01.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИЛ СО РАН.

Автореферат разослан «24» мая 2013г.

Ученый секретарь диссертационного совета  Е.Н. Муратова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. Папоротник орляк – один из важных компонентов пищевых недревесных лесных ресурсов. Он широко распространен как в естественных биогеоценозах, так и в их антропогенных модификациях, и вместе с тем, при неумеренном пользовании, уязвим, что обуславливает необходимость мониторинга его ценопопуляций в местах его массового произрастания. Оценка его запасов в Сибири требует учета изменений не только в пространстве, но и во времени с постановкой экспериментальных работ в различных природных условиях. Учитывая природные особенности южных регионов Сибири, следует выявить региональную приуроченность ценопопуляций этого вида к разнообразным экологическим условиям, дать количественные оценки продуктивности и жизненного состояния орляка в местах его оптимального развития. Эти вопросы не решены до сих пор, хотя с конца прошлого века появились исследования по биологии, экологии и урожайности орляка на юге Сибири (Ершова, 1975; Пашенных, 1983; Алексева, Донскова и др., 2004), и интерес к нему продолжает расти.

Еще недавно орляк рассматривался в качестве одного вида *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, который встречается по всем континентам - в Европе, в Северной и Южной Америке, Австралии. Однако последние работы систематиков-птеридологов 1990-2000 гг., убеждают в том, что на территории России произрастают четыре разных вида папоротника орляка, есть и подвиды, и еще более мелкие расы и разновидности. Вопрос остается дискуссионным до сих пор, тем не менее точка зрения, обоснованная сибирскими и зарубежными птеридологами А.И. Шмаковым (2009), И.И. Гуревой и С.Н. Пейджем (2005, 2007, 2008), признается нами убедительной: сибирские популяции орляка следует считать принадлежащими к самостоятельному виду – орляку сосновому – *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill. Для его подвида – *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page авторы указывают ареал, охватывающий обширные территории всего юга Сибири, а также севера лесной зоны Европейской России. Поэтому есть основание считать, что приенисейские популяции орляка могут иметь свою специфику в плане экологии, ценологических взаимосвязей, биологии и продуктивности.

Цель исследования состоит в выявлении эколого-ценологической приуроченности и в определении жизненного состояния популяций орляка соснового на юге Приенисейской Сибири, ресурсной оценке вида на экспериментальных ключевых участках в ходе многолетнего мониторинга.

Задачи:

1. Рассмотреть современное состояние вопроса об экологии, биологии и систематическом положении рода *Pteridium* в Сибири. Дать сравнительную характеристику сибирских и европейских популяций папоротника орляка в плане их экологии.

2. Выявить эколого-фитоценологическую приуроченность и оценить жизненность ценопопуляций орляка в пределах лесостепи и подтайги на юге Приенисейской Сибири.

3. Провести длительные наблюдения (сезонный и многолетний мониторинг) на постоянных пробных площадях и трансектах. Определить изменчивость ключевых параметров ценопопуляций (проективное покрытие, плотность, высоту и массу вай) в природных условиях, близких к оптимальным.

4. Оценить устойчивость ценопопуляций орляка при эксплуатации его естественных зарослей.

Новизна исследований. Выявлен широкий спектр экологических условий и фитоценотическая приуроченность популяций орляка соснового на юге Приенисейской Сибири в зонах подтайги, лесостепи и на контакте подтайги с низкогорной тайгой и черными лесами. Определена экологическая приуроченность и ценотическая роль орляка на зональном градиенте лесостепь – подтайга – черные леса. Впервые проведен длительный (с 2001 по 2012 гг.) мониторинг состояния ценопопуляций орляка на постоянных экспериментальных пробных площадях, позволяющий оценить его устойчивость и жизненное состояние при разных режимах эксплуатации.

Собранный массовый материал позволяет дать статистически достоверную оценку продуктивности зарослей орляка на ключевых участках в период его весеннего сбора и в период максимального развития. Определена тесная связь между сырьевыми запасами орляка в молодом и зрелом состоянии, что позволяет проводить ресурсную оценку его запасов и давать прогноз урожайности без жесткой привязки к срокам его весенней заготовки, используя также и летний период.

Практическая ценность. Созданная и пополняемая база данных служит для анализа ценопопуляций орляка, их динамики и жизненного состояния. Результаты, представленные в исследовании по сырьевым запасам орляка, а также предложения по режиму эксплуатации его природных зарослей имеют непосредственный выход в практические рекомендации по рациональному использованию данного вида как пищевого ресурса.

Установлено, что ценопопуляции орляка в данном регионе относятся к среднему и низкому уровню виталитета, что требует соблюдения режима его эксплуатации с чередованием фаз заготовки с фазами отдыха на эксплуатируемых площадях.

В перспективе исследования позволят ответить на вопросы, связанные с особенностями поведения данного вида при различных погодно-климатических условиях и при разных формах и интенсивности антропогенного воздействия.

Защищаемые положения:

1. Анализ сопряженности орляка с доминантами фитоценозов и эколого-ценотическими группами видов позволяет уточнить положение экологической ниши вида на региональном уровне.

2. Между сырьевой фитомассой молодых и зрелых вай, а также между численностью и продуктивностью естественных ценопопуляций орляка существует тесная прямая связь, что позволяет использовать ее для эффективной оценки урожайности орляка.

3. Определен оптимальный режим эксплуатации естественных зарослей орляка подтвержденный четырехлетними экспериментальными исследованиями.

Апробация работы. Материалы диссертационного исследования доложены и обсуждены на Международной научной конференции «Мониторинг и оценка состояния растительного мира» (Минск-Нарочь, Беларусь 2008), Томской научной ботанической конференции ТГУ (Томск, 2010), XIV конференции молодых ученых КНЦ СО РАН (Красноярск, 2011), Конференциях молодых ученых и аспирантов (Красноярск, 2009, 2010, 2011, 2012 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 печатных работ, из них 2 статьи в рецензируемом научном издании, рекомендованном ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы и двух приложений. Работа изложена на 196 листах машинописного текста (включая 50 страниц приложения). Диссертация

иллюстрирована 40 рисунками, 11 таблицами. Библиографический список включает 187 источников, из которых 23 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю д.б.н., профессору Дине Ивановне Назимовой за всестороннюю поддержку, содействие в организации экспедиций. Автор выражает благодарность за научный интерес, помощь при полевых работах и полезные советы сотрудникам Института леса СО РАН к.б.н. Д.М. Данилиной, к.б.н. О.А. Дробушевской, к.б.н. Л.В. Кривобокову, к.ф.-м.н. Г.Б. Кофману, к.б.н. В.В. Стасовой, к.б.н. М.В. Пляшечник, аспиранту С.Г. Бабою, а также к.г.н. М.В. Бочарникову (МГУ), за помощь при полевых работах и обработке материалов экспериментальных исследований. За методическую помощь и предоставление материалов по запасам орляка на юге Приенисейской Сибири автор выражает глубокую благодарность к.б.н., доценту кафедры лесоведения КГТУ Н.П. Гординой. Автор признателен заведующему гербарием к.б.н., доценту Н.В. Степанову (СФУ) за консультации по таксономической номенклатуре.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА О СИСТЕМАТИКЕ, БИОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И ХОЗЯЙСТВЕННОМ ЗНАЧЕНИИ ПАПОРОТНИКА ОРЛЯКА

В главе подробно описаны систематика, биология, экология и хозяйственное значение орляка, охарактеризованы типичные места обитания его ценопопуляций. Рассмотрено систематическое положение сибирских популяций папоротника-орляка, Приведены морфология и жизненный цикл орляка (Sheffield, 1994), данные о распространении орляка на территории России. Согласно имеющимся литературным данным, папоротник орляк способен быстро осваивать новые местообитания, что позволяет его считать видом-эксплорентом (Ершова, 1975, 2010; Гуреева, 2001, 2005, 2008; Поскальнюк, Донскова, 2003; Шорина, 2005; и др.). По мнению некоторых исследователей (Matts, 2006), благодаря этим особенностям орляк может служить хорошим фитоиндикатором изменения внешних факторов, в частности потепления в условиях бореальной климата (Thomson, 2002).

Сравнение эколого-ценотической приуроченности сибирских и европейских популяций папоротника орляка показывает существенные различия в их экологии. В Западной Европе орляк обитает на свежих и влажных почвах (шестая ступень шкалы Элленберга). В условиях океанического климата Европы орляк растет на бедных почвах и считается видом-эвритопом, характерным даже для боров, расположенных на скудных кварцевых песках. В европейской части России орляк имеет широкий географический ареал (от средней тайги до смешанных широколиственно-хвойных лесов). Он доминирует в условиях сухо- и влажнолугового увлажнения (54–77 ступени шкалы Раменского), его относят к зубореальной группе (Цаценкин, 1974).

В условиях Средней Сибири его широтный и климатический ареал сужен, он предпочитает хорошо увлажненные почвы, ступени 59–70, обилен при ступенях 62–65 (по И.А. Цаценкину, 1974). Наиболее благоприятен для него запас влаги корнеобитаемого слоя 45–60 мм в течение вегетационного периода. На юге Приенисейской Сибири орляк часто выступает в роли доминанта травяного яруса либо сопутствующего вида в березняках, березово-осиновых и березово-сосновых лесах, где он произрастает островными естественными плантациями, проявляя свойства виолента и патнента при нарушениях, например, при пожарах. Растительные сообщества с его участием приурочены к лесостепным и подтаежным районам,

характеризующимся низкогорным рельефом, умеренно прохладным, умеренно увлажненным климатом и широким распространением серых, темно-серых лесных, реже дерново-подзолистых и лугово-черноземных почв. На лесных прогалинах он зачастую выступает в роли эдификатора. Существенно влияют на распространение орляка влажность, аэрация, плотность и кислотность почв. Пониженные места с избыточным увлажнением и сухие степные почвы неблагоприятны для произрастания этого вида. Иногда он растет на осушенных болотах или участках, где только началось заболачивание (Ершова, 1974). По богатству почв в Средней Сибири орляк входит в гликосемизвтрофную группу (массово встречается при ступенях 9-11 (Цаценкин, 1974), а по климатическому ареалу – к мезоаридной экогруппе (по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова, 1983).

Отношение папоротника орляка к экологическим факторам – к свету, к режиму температуры и влажности, степени дренированности и богатству почв в Средней Сибири проанализировано на основе литературных данных (Хлонов, 1960; Горчаковский, 1965; Шорина, Ершова, 1990; Гуреева, 2001; Ершова, 2010 и др.)

ГЛАВА II. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основной район исследований – Красноярская котловина, включающая лесостепь (55°55'-57°05' с.ш., 92°32'-94°01' в.д.) и окружающую ее подтайгу на низкогорных отрогах Восточного Саяна. Расположение на стыке крупных физико-географических единиц – Западно-Сибирской равнины, северо-западной оконечности Восточного Саяна и юго-западной окраины Средне-Сибирского плоскогорья – определяет ее природные особенности. Сумма температур выше 10° равна 1600-1800°. Сумма среднегодовых осадков колеблется в лесостепи от 350 до 490 мм, в подтайге около 500-600 мм и заметно варьирует от года к году (Справочник по климату... 1969; Смагин и др., 1980). Степень континентальности климата составляет 87-89% по С.П. Хромову (1983) и 55-58% по Конраду (1967).

По лесорастительному районированию, район входит в Алтае-Саянскую провинцию, Красноярский увалистый лесостепной округ (Крылов, 1960), либо рассматривается как часть островных зональных лесостепей юга Сибири (Смагин и др., 1980). В силу давней нарушенности коренные леса отсутствуют, условно-коренные и производные сосняки и березняки представлены типами леса разнотравной группы (спирейно-разнотравными, осочковыми, орляково-разнотравными и др.).

Подтайга, окружающая лесостепь на ее равнинной части и в низкогорных ландшафтах юга Приенисейской Сибири, представлена сосновыми и смешанными сосново-лиственными травяными лесами (орляково-разнотравными, крупнотравными, разнотравно-вейниковыми, осочково-разнотравными, бруснично-разнотравными и др.), а также темнохвойными лесами в долинах рек. Значительную роль играют производные лиственные леса, сложенные березой и осинной с участием сосны, реже лиственницы.

Второй район полевых работ (53°05'-53°15' с.ш., 92°34'-93°02' в.д.) – периферическая южная часть Минусинской котловины и предгорья Кулумысского и Назаровского хребтов (Западный Саян). Он относится к Северной Алтае-Саянской провинции Алтае-Саянской горной области (Типы лесов..., 1980), на контакте предгорной подтайги и черневых пихтово-осиновых лесов, вблизи пос. Танзыбей, Червизюль и Солба. Рельеф районов сходны по степени эрозивного расчленения, абсолютные высоты 470-500 м. Почвы серые и темно-серые лесные, преимущественно на лессовидных тяжелых суглинках и глинах; реже дерново-

подзолистые тяжело-суглинистые. По Холдриджу (Holdridge, 1967), климат горных черневых лесов может классифицироваться как пергумидный, с показателем относительной потенциальной эвапотранспирации ППЭ 0,3–0,5 и менее (Поликарпов и др., 1986), тогда как в лесостепной зоне он оценивается как семигумидный, (ППЭ 0,8–1,0).

Материалы и методы исследований. Сбор данных проводился в весенне-летний период 2001г и с 2008 по 2012гг в течение шести полевых сезонов (конец мая – середина августа). Заложено 127 постоянных и временных пробных площадей размером 20×20 м, выявлено 204 вида высших сосудистых растений, учтено свыше 22344 вай папоротника-орляка, собрано и обмерено более 3100 экземпляров вай.

Все собранные материалы последовательно вносились в созданную базу данных на основе программ Microsoft excel и IBIS (Зверев, 2007). Геоботанические описания пробных площадей и трансект выполнены в соответствии с существующими методиками (Сукачев, 1972; Полевая геоботаника, 1976; Андреева, Баккал и др. 2002).

Для учета плотности орляка (в качестве счетной единицы принята вайя) закладывались трансекты (2×20 м), состоящие из примыкающих друг к другу учетных площадок 2×2 м. Трансекты, расположенные на одинаковом расстоянии друг от друга (2 м), случайно ориентированы на пробной площади (Санников, 1992; Горшков и др., 1995).

На трансектах определялись: численность развитых вай (вайи в период максимального развития) орляка на м², проективное покрытие, высота и воздушно-сухая масса вай. Динамику сезонного ритма развития орляка исследовали на стационарных пробных площадях в течение 2001–2012 гг. Оценка сырьевых запасов орляка проводилась согласно методике Н.П. Гординой (1982). При обработке массовых материалов использовались методы статистического сравнения фитоценозов на основе параметрического критерия Стьюдента. Для оценки биологического разнообразия и доминирования применялся коэффициент Симпсона. Сопряженность орляка с видами сообществ оценивалась с помощью коэффициента Бравэ. Оценки жизненности и индексов виталитета ценопопуляций орляка проводились по наиболее информативным признакам: масса, высота и численность вай (Злобин, 1989). При выделении типов леса и ассоциаций мы придерживались региональных диагностических таблиц типов леса (Чередникова и др., 2002). В качестве индикаторов лесорастительных условий использованы эколого-ценотические группы травяного покрова (Буторина, 1963; Молокова, 1992).

ГЛАВА III. РЕГИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТИ ОРЛЯКА НА ЮГЕ ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ

Приводится характеристика лесостепных и подтаежных фитоценозов с участием орляка в исследуемом районе на основе созданной базы данных.

В первом разделе обсуждаются результаты исследования естественных зарослей орляка, их приуроченности к определенным сообществам в Красноярской лесостепи, а также результаты 12-летних наблюдений их динамики. **Приуроченность папоротника орляка в Красноярской лесостепи.** Орляк сосновый широко представлен как в лиственных, так и в хвойных лесах, тяготея, как правило, к хорошо освещенным местам, лесным прогалинам, ложбинам, где сомкнутость лесного полога не превышает 0,5–0,6 (рис. 1).

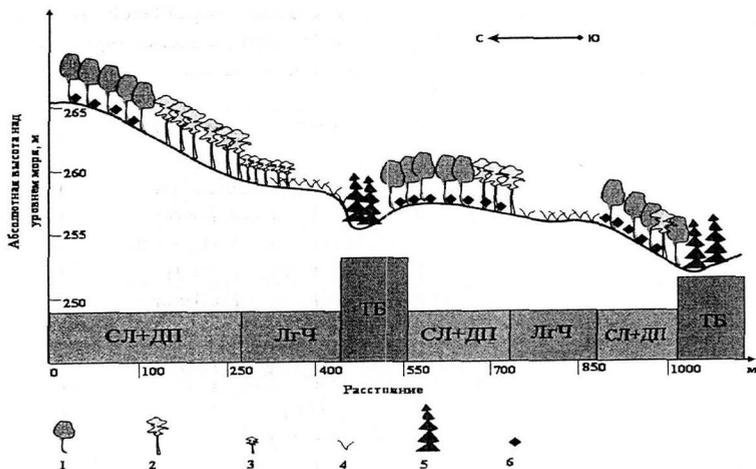


Рис. 1. Обобщенный топо-экологический профиль, склон южной экспозиции (Красноярская лесостепь).

Условные обозначения к рисунку: 1—березово-осиновые сообщества; 2—сосновые сообщества; 3—суходольный луг с активным подростом сосны; 4—суходольный разнотравный луг; 5—зеленомошные пойменные ельники; 6—ценопопуляции орляка. СЛ — серые лесные, темно-серые лесные суглинистые, ДП — дерново-подзолистые супесчаные, ЛГЧ — лугово-черноземные суглинистые, ТБ — торфяно- и торфянисто-болотные тяжелосуглинистые.

Большая часть мезофильных орляковых и разнотравных (с орляком) сосняков, березняков и осинников согласно эколого-флористической классификации (подход Браун-Бланке) отнесена в класс *Brachypodium pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991, порядок *Carexi macrourae-Pinetalia sylvestris* Ermakov et al. 1991, союз *Vicio unijugae-Pinon sylvestris* Ermakov et al., 1991 (Ермаков, 2003). В подтайге и лесостепи ценопопуляции орляка, в основном, произрастают куртинами от нескольких метров до нескольких десятков метров в диаметре. Во всех сообществах, по нашим данным, основными сопутствующими видами орляка являются *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Carex macroura* Meinsh., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Crepis sibirica* L., *Heracleum dissectum* Lebed., *Rubus saxatilis* L., *Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem., *Thalictrum minus* L.

На контакте лесостепного и степного поясов орляк встречается на северных склонах, преимущественно в мезофильных травяных березовых и осиновых лесах. В этих сообществах сомкнутость полога древостоя 0,5–0,6, подрост разрежен, в нем обычны черемуха и смородина красная, шиповник. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя 75–80 %, его видовая насыщенность на одной пробной площади в среднем 25. Из видов обильны *Polygonatum odoratum* All. (до 20 %) *Carex macroura* (до 15 %), *Galium boreale* L. (до 7 %), *Angelica sylvestris* L. (до 5 %). Заметную роль играет лугово-лесное крупнотравье: *Crepis sibirica*, *Heracleum dissectum*, *Paeonia anomala* L. На долю орляка в крупнотравных сообществах приходится до 5 %.

К склонам световых экспозиций приурочены серии березняков, сосняков, реже осинников орляково-разнотравные, орляково-осочковые, а также орляково-крупнотравные. Орляк широко представлен в орляково-разнотравной и орляковой сериях, полнота древесного яруса 0,4–0,5, класс бонитета I–III.

Для Красноярской лесостепи место сосняков, березняков и осинников с заметным участием орляка представлено нами в системе эколого-фитоценологических рядов с использованием схемы К.С. Бугаевой (2009) (рис. 2).

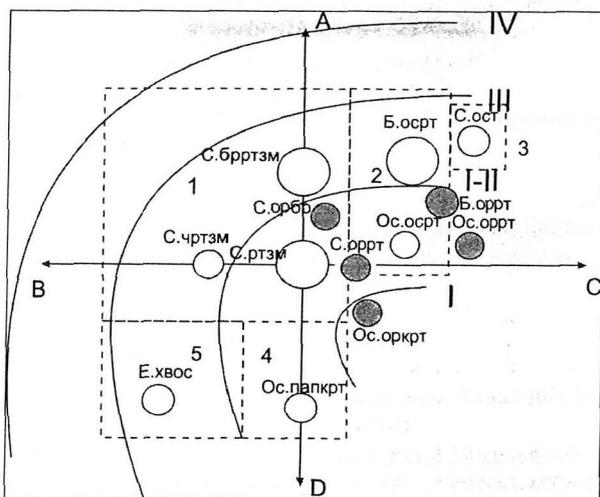


Рис. 2. Место сообществ с участием папоротника орляка в общей системе типов леса Красноярской лесостепи.

Условные обозначения к рисунку:

Группы типов леса: 1 – зеленомошная, 2 – разнотравная, 3 – остепненная, 4 – крупнотравная, 5 – травяно-болотная.

Типы леса: *Сосняки:* С.ртзм – сосняк разнотравно-зеленомошный, С.брртзм – сосняк бруснично-разнотравно-зеленомошный, С.ост – сосняк остепненный, С.орт – орляковый, орляково-разнотравный, С.чртзм – чернично-разнотравно-зеленомошный, С.ортб – орляково-брусничный; *Березняки:* Б.осрт – березняк осочково-разнотравный, Б.орт – березняк орляково-разнотравный; *Осинники:* Ос.осрт – осинник осочково-разнотравный, Ос.орт – осинник орляково-разнотравный; Ос.ортк – осинник орляково-крупнотравный; Ос.папкрт – осинник папоротниково-крупнотравный, Е.хвос – ельник хвощево-осоковый;

I, I-II, III, IV – классы бонитета сосны;

Оси А, В, С, D – оси координат экологического пространства (по В.Н. Сукачеву, 1938); Примечание: размер кружка показывает степень распространения сообществ в основных борах Красноярской лесостепи.

Приуроченность орляка на контакте подтаежного и черного поясов Западного Саяна. Подтаежный пояс в данном районе хорошо выражен, на территории Танзыбейского лесничества он занимает более 22600 га (Бабой, 2008). Данные о занимаемых площадях и приуроченности отдельных серий типов леса к рельефу проанализированы на основе ГИС Танзыбейского лесничества. Орляковые и крупнотравно-папоротниковые серии типов леса занимают 12390 га. Наиболее распространены: орляково-крупнотравная, орляково-разнотравная, меньше орляково-осочковая серии типов леса, близкая к орляково-разнотравной. Класс бонитета насаждений I-II. Другие серии (вейниковые, травяные, черничные, сфагновые) занимают менее 250 га. Орляк встречается в массе и формирует монодоминантную

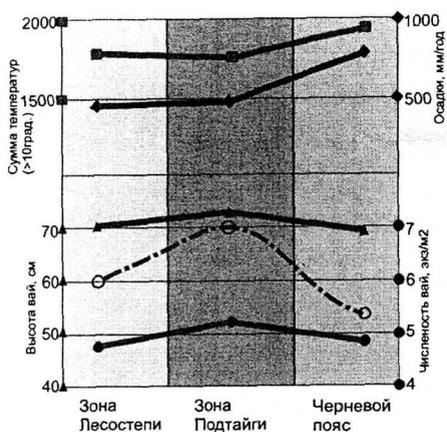
синузию в орляково-разнотравных (с широко травьем, крупнотравьем и разнотравьем) сосняках, березняках и смешанных насаждениях с полнотой 0,4–0,5, в составе которых согосподствуют сосна, осина и береза. Там, где обилие орляка максимально, высота взрослых вай достигает 130 см, проективное покрытие составляет 50–100%. Под пологом орляка второй подъярус с ОПП 50–80 % формируют виды мезофильного лесного разнотравья и злаков. Так, в орляково-разнотравных березняках наряду с орляком доминируют *Rubus saxatilis*, *Brachypodium pinnatum* - 30% от общего покрытия, *Vicia unijuga* A. Br., *Dactylis glomerata* L., (покрытие 5–10%). Особый интерес представляют такие фоновые виды, как *Brunnera sibirica* Stev., *Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb., формирующие синузию неморального широко травья, свойственную черным лесам и нигде более не отмеченные. Видовая насыщенность 28–34 вида на пробной площади.

Успешно развивается орляк и на свежих гарях, либо под пологом сосняков после беглых низовых пожаров. Высота вай в таких сообществах достигает 110–130 см спустя 1–3 года, численность в среднем 3–10 экз./м². Интенсивные пожары могут резко ослаблять популяции орляка, и время его окончательного восстановления растягивается на больший срок.

В лесах низкогорного черного подпояса (350–500м) орляк распространен в осинниках крупнотравных и крупнотравно-папоротниковых, но его численность здесь снижена и составляет 1–2 экз./м², проективное покрытие в среднем до 10-15%. Основной лимитирующий фактор в этих сообществах – высокая степень затененности (полнота древостоя до 0,9) и корневая конкуренция со стороны древесного яруса и более теневыносливых представителей флоры: *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Stellaria bungeana* Fenzl, *Anemone baicalensis*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.

Сравнение эколого-ценотической приуроченности орляка в изученных районах. Различия по широте между районами исследований в 600 км сказываются на возрастании сумм активных температур с севера на юг с 1764 °С (1830 °С) до 1945 °С, что закономерно. Но значительно большие различия отмечаются в среднегодовых суммах осадков – в Красноярской лесостепи 450–485 мм/год, а в предгорьях Кулумысского хребта – 654 мм/год (до 790 мм/год), что является важным фактором разграничения подтайги и черновых лесов (рис. 3) (Справочник по климату..., 1969).

Изменения климатических параметров, которые отмечены на градиенте от лесостепи к подтайге и далее к черным лесам, влияют на жизненное состояние ценопопуляций орляка, в основном, за счет возрастания увлажнения. При этом, почвенный фон образуют во всех случаях серые и темно-серые лесные суглинистые почвы с мощно развитым профилем. Фитоценотический оптимум орляка смещен в сторону подтайги, где конкурентоспособность и продуктивность его наивысшая. В черновых лесах находится его экологический оптимум, но конкуренция эдификаторов и сопутствующих видов папоротников и крупнотравья несколько снижают жизненность ценопопуляций орляка, не позволяя ему освоить всю экологическую нишу.



Параметр	Зона Лесостепи	Зона Подтайги	Черновой пояс
Сумма температур (>10град)	1790	1764	1945
Осадки, мм/год	465	485	790
Высота вай, см	70.0	72.5	68.9
Численность вай, экз/м2	4.8	5.3	4.9
Урожайность, кг/га	515.9	665.4	455.5

Рис. 3. Средние параметры ценопопуляций орляка на градиенте лесостепь – черновой пояс

Ординация сообществ орлякового цикла. В работе использованы материалы, собранные в Западном Саяне на хребте Кулумыс (с привлечением массива описаний М.В. Бочарникова, Д.М. Данилиной), а также в Красноярской лесостепи в ходе полевых сезонов 2008–2010 гг. Прямая ординация (рис. 4) проведена по расчету экологических статусов сообществ, определенных методом ограничений (Раменский и др., 1956) для видов высших сосудистых растений, в соответствии со значениями их параметров на экологических шкалах (Методические указания..., 1974, 1978).

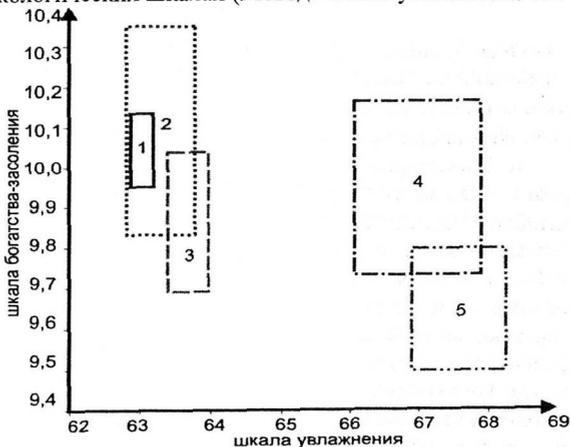


Рис. 4. Ординация сообществ орляковых серий на осях прямодействующих факторов (по Л.Г. Раменскому, 1956).

Примечание: Красноярская лесостепь и подтайга 1– орляково-разнотравная, 2– орляково-осочковая, 3– орляково-крупнотравная. Подтайга и черновые леса Западного Саяна: 4– орляково-разнотравная, 5– орляково-крупнотравная.

На ординационной схеме доверительные интервалы экологических статусов сообществ орляковых типов леса образуют две группы ареалов, хорошо обособляя друг от друга региональные варианты сообществ. Основные отличия в экологии

орляковых серий типов леса Красноярской лесостепи и Западного Саяна проявляются в оптимуме увлажнения, характерного для них. Орляковые леса гумидных предгорий Западного Саяна произрастают в условиях повышенного увлажнения (ступени 66–68), тогда как леса Красноярской лесостепи находят оптимум в условиях, средних по влагообеспеченности (ступени 63–64) при сходных ступенях богатства почв (по Л.Г. Раменскому, 1956).

На основе коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ проведена оценка ценогической связи орляка с другими видами, слагающими сообщества лесов северного макросклона Западного Саяна. Это позволило выявить диапазон условий местообитания ценопопуляций орляка на горном профиле в наиболее гумидной части юга Приенисейской Сибири. Среди значимых коэффициентов сопряженности выявлены две группы положительных сопряженностей разной степени связи и группа отрицательных сопряженностей. Важными особенностями лесов наветренного макросклона Западного Саяна является широкое участие элементов крупнотравья и широколиственного травяного покрова. Поэтому при анализе сопряженности проявилась их тесная связь с орляком, обнаруживающим высокую активность в подтаежных лесах. С подъемом в горы при уменьшении теплообеспеченности экотопический ареал орляка резко выклинивается, что отражается в отрицательных по знаку связях его с типичными бореальными элементами *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L. (коэффициент Бравэ -0,4). В целом, проведенные исследования межвидовых связей показали их репрезентативность в анализе географической специфики популяций видов в эколого-ценогическом аспекте.

Сравнивая сопряженность разных видов лесообразователей с орляком, можно видеть, что она выстраивается в следующий ряд по убыванию: сосна (0,6) – береза (0,4) – осина (0,2) – ель (-0,2) – пихта (-0,4) – кедр (-0,5), что согласуется с нашими полевыми наблюдениями и с литературными данными.

ГЛАВА IV. ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОСТИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ОРЛЯКА В МЕСТАХ ЕГО ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИЗРАСТАНИЯ

Жизненное состояние и виталитетная структура популяций орляка. С использованием методики Ю.А. Злобина (1989) определены коэффициенты жизненности и классы виталитета, по которым мы распределили ценопопуляции орляка в лесостепных, подтаежных и черневых местообитаниях по трем ключевым признакам (табл. 1). Выборка для оценки виталитетной структуры популяций орляка включает 22365 экз. зрелых вай.

Так, **процветающий** тип популяций орляка по признакам фитомасса и численность вай установлен в подтаежных березняках, сосняках и осинниках ($Q=0,34-0,35$). По признаку высота вай **равновесный** тип популяций характерен для лесостепных сообществ, **процветающий** – для лесов черневого пояса Западного Саяна. Высокий класс виталитета (А) обнаружен в подтаежных и лесостепных сообществах, доля ценопопуляций орляка, относящихся к этому классу (по признакам численность и масса вай в подтайге, высота вай в лесостепи), достигает 51 %. Снижение виталитета по признакам масса и численность вай отмечено в лесостепи и лесах черневого пояса ($C=0,44-0,50$).

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций орляка соснового по классам виталитета и индексам жизненности

Классы виталитета А, В, С и индекс жизненности - Q	Лесные фитоценозы с участием орляка соснового		
	Лесостепь	Подтайга	Леса черного пояса (Зап. Саян)
Ключевой признак – масса вай			
А (высший)	0,40	0,50	0,40
В (промежут.)	0,16	0,18	0,10
С (низший)	0,44	0,32	0,50
Q	0,28	0,34	0,25
Качественная оценка по индексу жизненности (Q)	Депрессивный	Процветающий	Депрессивный
Ключевой признак – численность вай			
А (высший)	0,42	0,50	0,30
В (промежут.)	0,14	0,20	0,30
С (низший)	0,44	0,30	0,40
Q	0,28	0,35	0,30
Качественная оценка по индексу жизненности (Q)	Депрессивный	Процветающий	Депрессивный
Ключевой признак – высота вай			
А (высший)	0,51	0,48	0,40
В (промежут.)	0,16	0,14	0,30
С (низший)	0,33	0,38	0,30
Q	0,33	0,31	0,35
Качественная оценка по индексу жизненности (Q)	Равновесный	Депрессивный	Процветающий

Примечание: Классы виталитета: А-высший, В-промежуточный, С-низший. Индекс жизненности Q (если $Q < C$ – ценопопуляция деградирует, $Q = C$ – ценопопуляция находится в равновесии и $Q > C$ – ценопопуляция процветает).

В исследованных нами районах жизненность орляка соснового снижается с увеличением сомкнутости лесного полога, что вполне согласуется с его главной особенностью в Сибири – светолюбием (Ершова, 1910). На рисунке 5 можно видеть интенсивность снижения численности, высоты и массы вай орляка с нарастанием доли сомкнутости крон деревьев.

Таким образом, оптимальными для орляка являются открытые фитоценозы в пределах лесных насаждений (прогаины, просеки, дорожные обочины, небольшие поляны), от которых он не распространяется как правило дальше 7–10м.

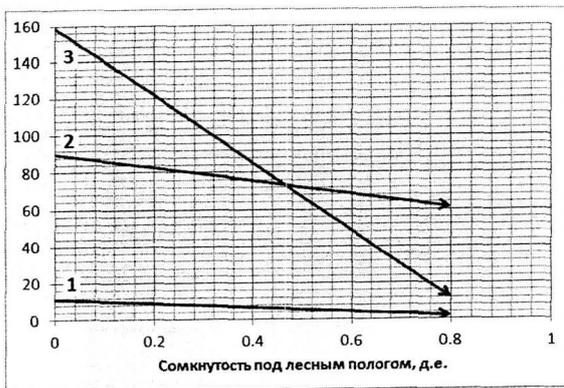


Рис. 5. Снижение жизненных параметров орляка соснового с увеличением доли сомкнутости кроны в древостое

Примечание: 1 – численность вай, экз./м²; 2 – высота вай, см; 3 – масса вай, г/см.

Продуктивность орляка. Сезон сбора орляка ограничивается 14–17 днями. В лиственных лесах (березняках, осинниках) орляк в основном собирают в конце мая – начале июня, а в сосняках на северных склонах, в ложбинах или предгорьях Саян он появляется позже – с 1–2 декады июня. Однако максимального развития практически во всех местообитаниях орляк достигает в одни и те же сроки. Максимальную надземную фитомассу растение набирает в июле. С 2009 по 2011 гг. были проведены сравнительные исследования фитомассы молодых и зрелых вай орляка в разных типах леса, выявившие высокую степень корреляции между этими показателями (табл. 2).

Таблица 2. Сравнение сырьевых фитомасс молодых и зрелых вай орляка соснового

Серия	Средняя фитомасса товарных образцов вай, г/м ²	Средняя сухая фитомасса вай в период максимального развития, г/м ²	Коэффициент корреляции Пирсона r_r (r_r значим при $\alpha=0.05$)
Орляково-разнотравная	13,7±1,3	40,8±3,8	0,88
Орляково-крупнотравная	10,9±0,9	32,1±3,9	0,91
Орляково-разнотравная (орляковые синузии)	36,7±4,9	95,9±13,0	0,94
Среднее	20,8±4,3	57,2±11,2	0,95

Для корректной оценки запасов орляка были найдены линейные связи, показывающие максимальную корреляцию между надземной фитомассой зрелых (Mzv) и молодых (Mmv) вай орляка для трех серий типов леса (рис. 6):

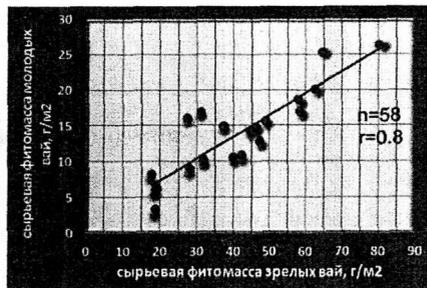
$$Mmv = 0,3595 \cdot Mzv + 2,2065 \quad (R^2 = 0,88) \text{ – Орляковая}$$

$$Mmv = 0,3056 \cdot Mzv + 1,2091 \quad (R^2 = 0,79) \text{ – Орляково-разнотравная}$$

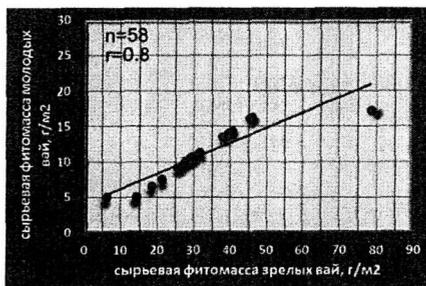
$$Mmv = 0,2148 \cdot Mzv + 4,0819 \quad (R^2 = 0,83) \text{ – Орляково-крупнотравная}$$



а



б



в

Рис. 6. Связь сырьевой фитомассы молодых и зрелых вай папоротника орляка установленная в орляковой синузии (а), орляково-разнотравной (б) и орляково-крупнотравной (в) сериях типов леса

По полученным зависимостям определена урожайность молодых вай для трех серий типов леса. Максимальна она в **орляковых** синузиях подтаежных березняков, сосняков и осинников орляково-разнотравных. Она составила $354,2 \pm 48$ кг/га, при средней численности (N) вай на м^2 7,5 экземпляров (рис. 7).

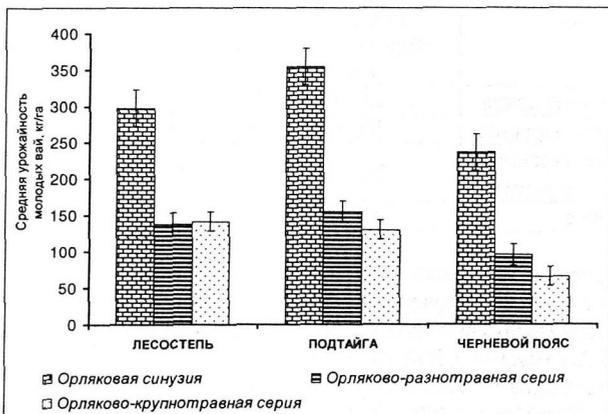


Рис. 7. Урожайность молодого орляка на юге Приенисейской Сибири

В лесостепном поясе продуктивность орляка в этих же сериях составила 298 ± 15 кг/га, при средней численности вай $6,9$ экз./ м^2 . В черневых папоротниковых

осинниках его урожайность снижается до $236,7 \pm 39,8$ кг/га, при этом численность вай варьирует в диапазоне 4-7 экз./м². Связи морфологических параметров орляка показаны на рис. 8.

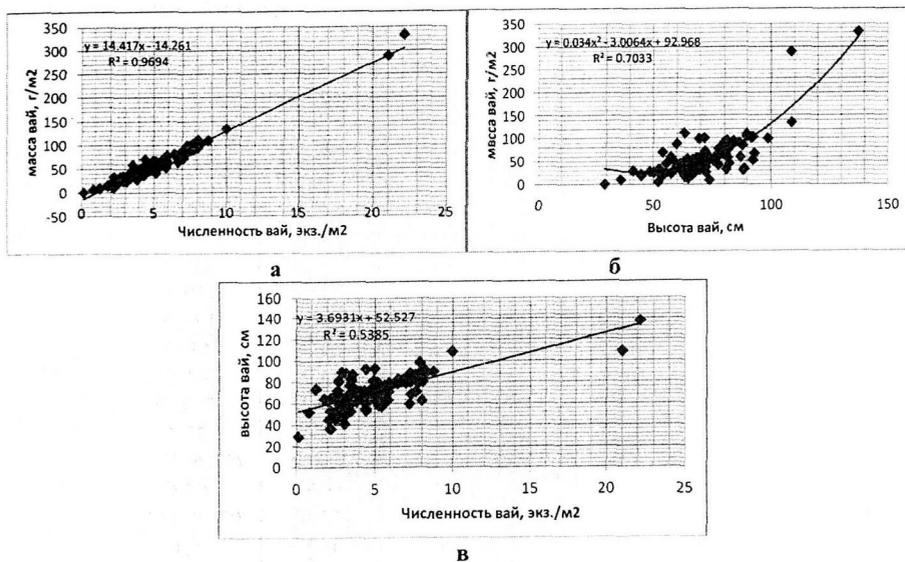


Рис. 8. Связь между морфологическими признаками вай, характеризующими виталитет орляка соснового. Линейные регрессии: а – масса/численность вай, в – высота/численность вай. Нелинейная регрессия: б – масса/высота вай.

Средняя продуктивность молодых вай орляка в фоновых **орляково-разнотравных** типах леса наибольшая в подтайге – $154,7 \pm 15$ кг/га ($N=4,1$ экз./м²), в лесостепи она составила $138,0 \pm 9,3$ кг/га ($N=3,6$ экз./м²), в черневом поясе на границе с подтайгой – $95,7 \pm 12$ кг/га ($N=2,5$ экз./м²). В **орляково-крупнотравных** типах леса максимальная урожайность орляка определена в лесостепи, где она составила $141,0 \pm 20$ кг/га ($N=4,2$ экз./м²), а наименьшая в черневых лесах – $66,2 \pm 5,7$ кг/га ($N=2,2$ экз./м²).

Таким образом, ценопопуляции орляка наиболее продуктивны в подтаежных сообществах (при средней численности вай 10-12 экз./м² и высоте 100-130 см), что обусловлено благоприятными (в основном по увлажнению) условиями среды и меньшей конкуренцией со стороны других видов крупных папоротников и трав. Однако в орляково-крупнотравных типах леса урожайность орляка выше в лесостепи, где почвенное увлажнение и температурный режим воздуха сохраняются на оптимальном для орляка уровне (см. рис. 3).

Изменчивость морфологических параметров вай орляка в фитоценозах. Для оценки совокупного влияния внешних и внутрисценотических факторов на морфологическую структуру вай орляка были проанализированы экспериментальные данные, полученные с учетных площадок в трех сериях сообществ: орляковой, орляково-разнотравной, орляково-крупнотравной, представленных сосняками, березняками и осинниками. Оценка сырьевых запасов орляка проводилась согласно методике Н.П. Гординой (1982). В работе использовались количественные ключевые морфологические признаки, которые по мнению ряда авторов (Алексеева и др., 2002;

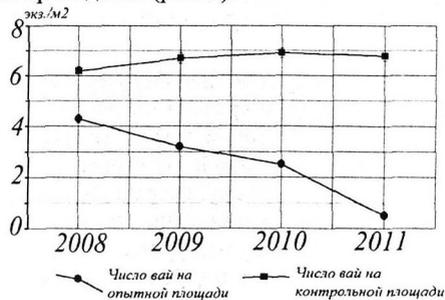
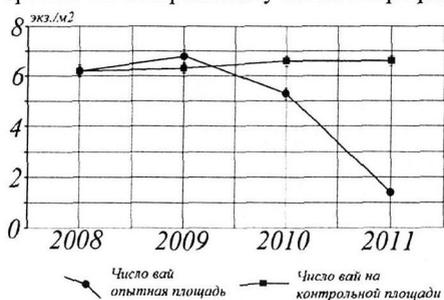
Поскальнюк, Донскова, 2003; Александров, 2005; Линерова и др., 2009) определяют жизненное состояние ценопопуляций орляка. Изменчивость этих признаков представлена в таблице 3, где: x_1 – сырьевая фитомасса молодых вай (высотой - 11-33 см), кг/га, x_2 – фитомасса зрелых вай (кг/га), x_3 – высота молодой вайи (см), x_4 – высота зрелой вайи (см), x_5 – численность вай (экз./м²).

Таблица 3. Изменчивость ключевых морфологических признаков вай орляка в Красноярской лесостепи и подтайге

Признаки	Серия ассоциаций					
	Орляковая		Орляково-разнотравная		Орляково-крупнотравная	
	I	II	I	II	I	II
x_1	366,7 (214,2-1200,0)	49,9 (60,8)	136,7 (33,1-262,5)	12,9 (43,5)	109,9 (50,4-171,6)	9,1 (34,4)
x_2	866,7 (275,4-3323,33)	80,9 (62,7)	386,8 (80-802,7)	22,3 (39,1)	430,1 (61,6-784,8)	40,8 (39,1)
x_3	26,4 (18,5-32,8)	1,7 (20,0)	23,7 (10,9-32,1)	1,9 (27,8)	23,4 (18,6-28,8)	1,5 (15,8)
x_4	81,3 (54-137,5)	2,0 (17,1)	63,4 (29,2-89,0)	1,8 (18,9)	64,6 (52,0-77,7)	1,8 (11,4)
x_5	6,9 (2,6-22,1)	0,5 (52,6)	3,7 (0,5-6,7)	0,2 (33,4)	4,1 (0,8-5,9)	0,3 (32,4)

Примечание: I – Хср (min-max); II – \pm МХср (V, %)

Влияние сбора молодых вай орляка соснового на его отращивание. В 2008 году были заложены опыты на постоянных пробных площадях в березняке разнотравно-орляковом II кл. бонитета. Две пробные площади по 40 м² каждая были разделены на учетные площадки по 4 м², всего 20 учетных площадок. Испытывали влияние режима сбора орляка с полным одноразовым изъятием вай в начале сезона массового сбора орляка. На контрольном участке сбор орляка не проводился (рис. 9).



а

б

Рис. 9. Динамика численности вай с 2008 по 2011 гг на опытной и контрольной участках в начале (а) и конце (б) вегетационного периода.

По результатам четырехлетнего эксперимента предложен оптимальный режим эксплуатации зарослей орляка, который сводится к схеме: два сезона подряд проводить сбор можно, но два следующих – нельзя (рис. 10).

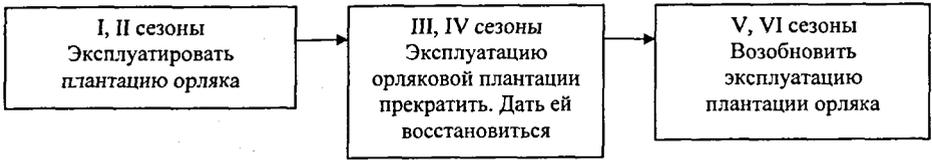


Рис. 10. Схема рационального использования орляковых плантаций для юга Приенисейской Сибири.

Установлено достоверное снижение жизнеспособности и обилия орляка в местах двукратного интенсивного сбора его побегов за сезон.

Расширение районов мониторинга орляка в дальнейшем необходимо для сравнения поведения его ценопопуляций при воздействии различных внешних факторов, в том числе и погодно-климатических флюктуаций, к которым, по нашим предположениям, приенисейские популяции орляка особенно чувствительны. В ходе мониторинга уточняется и индикаторная роль данного вида, и степень его устойчивости к различным экологическим факторам.

ВЫВОДЫ:

1. Приенисейские популяции орляка существенно отличаются от европейских как по экологии, так и по фитоценотической приуроченности. Лимитирующими факторами в Сибири являются недостаток тепла (сумма активных температур порядка 1600 °С близка к минимальной), краткий период вегетации, температурный режим почв, включающий осенне-зимнее промерзание и наличие длительной сезонной мерзлоты.

2. Выявлен эколого-ценотический оптимум для орляка соснового в Приенисейской Сибири – березняки, сосняки и смешанные сосново-березовые орляково-разнотравные, орляково-крупнотравные I-II классов бонитета, представленные в подтаежном поясе и на границе с лесостепью. В этих местообитаниях высота вай достигает 150–160 см, в среднем 100–110 см, фитомасса зрелых вай от 1,5 до 3,0 т/га, урожайность молодых вай равна 0,5–1,2 т/га. Оптимальные местообитания, определенные с помощью шкал Л.Г. Раменского и ЭЦГ, охватывают ступени увлажнения почв от 63-й до 68-й, богатства-засоления от 9,5-й до 10,4-й. Оптимальной для ценопопуляций сомкнутостью крон (0,4–0,6) обладают разреженные насаждения с преобладанием мезофильного разнотравья, крупнотравья и злаков.

3. Анализ сопряженности орляка соснового с основными видами и эколого-ценотическими группами позволил уточнить положение его экологической ниши на локальном, региональном и зональном уровнях. Наиболее тесную связь с орляком на юге Приенисейской Сибири повсеместно имеют мезофильные виды лесного разнотравья и злаков (*Carex macroura*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*, *Galium boreale*, *Vicia unijuga*, *Brachypodium pinnatum*). Региональные особенности в экологии ценопопуляций подчеркиваются сопряженностью орляка с группой неморального широколиственного разнотравья (*Brunnera sibirica*, *Anemone baicalensis*) в Черневом поясе Западного Саяна.

4. Оценка жизненного состояния орляка соснового по ряду количественных параметров ценопопуляций на поясno-зональном градиенте показала максимальную жизненность по массе и численности вай в орляковых сосняках и березняках подтаежного пояса ($Q=0,34$, и $0,35$ соответственно); по высоте вай – на границе подтайги и черневого пояса Западного Саяна ($Q=0,35$). Низкая жизненность по всем трем показателям зафиксирована в лесостепном поясе на границе со степными сообществами.

5. Для лесных сообществ разных формаций и серий типов леса определены экспериментально сырьевые запасы молодого и зрелого орляка, построены линейные уравнения связи. Они позволяют прогнозировать урожайность орляка по численности и массе зрелых вай. По нашим оценкам, средняя урожайность орляка в лесостепном поясе – 316 кг/га, в подтайге – 441 кг/га, в черневом поясе – 180 кг/га, что определяется совокупностью климатических факторов и эколого-ценотическими условиями.

6. По результатам многолетнего эксперимента установлена схема рационального использования естественных плантаций орляка соснового в исследуемом регионе без нанесения ущерба ценопопуляции. Суть ее заключается в чередовании 2-х летних циклов сбора и отдыха.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Публикации в журналах, рекомендованных ВАК:

1. Пономарев, А.В. Фитоценотическая приуроченность папоротника-орляка *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn в Красноярской лесостепи / А.В. Пономарев // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2011. – №5. – С. 215-219.
2. Пономарев, А.В. Продуктивность и изменчивость ценопопуляций орляка соснового (*Pteridium pinetorum* Hypolepidaceae, *Pteridiophyta*) в Красноярской лесостепи / А.В. Пономарев, Н.П. Гордина // Растительный мир Азиатской России. – 2011. – № 2(8). – С. 34-38.

Прочие издания:

3. Пономарев, А.В. Региональные особенности экологии папоротника-орляка на юге Приенисейской Сибири / А.В. Пономарев // Мониторинг и оценка состояния растительного мира – международная конференция. – Минск, 2008. – С. 405-407.
4. Пономарев, А.В. Фитоценотическая структура лесных сообществ с участием папоротника-орляка в зоне контакта подтайги и черневых лесов (Западный Саян) / А.В. Пономарев, Д.М. Исмаилова, О.В. Дробушевская // Ботанические исследования в Сибири. Сб. статей. Вып.-17. Красноярск, 2009.– С. 62-68.
5. Пономарев, А.В. К экологии папоротника-орляка на юге Красноярского края / А.В. Пономарев // Материалы конференции молодых ученых ИЛ СО РАН. Вып.-10. Красноярск, 2009. – С. 46-49.
6. Пономарев, А.В. *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn: Экология и систематическое положение в Европе и на юге Средней Сибири / А.В. Пономарев // Материалы конференции молодых ученых ИЛ СО РАН. Вып.-11. Красноярск, 2010. – С. 50-53.
7. Пономарев, А.В. Характеристика сообществ с участием папоротника-орляка на контакте подтайги и лесостепи / А.В. Пономарев // Ботанические исследования в Сибири. Сб. статей. Вып.-18. Красноярск, 2010.– С. 70-75.

8. **Пономарев, А.В.** Экология популяций орляка в Западной Европе и Приенисейской Сибири / А.В. Пономарев, Д.И. Назимова // Томская научная ботаническая конференция. ТГУ. Томск, 2010.– С. 98-100.
9. **Пономарев, А.В.** Орляк в Красноярской лесостепи: экология и продуктивность / А.В. Пономарев // Сборник трудов XIV конференции молодых ученых КНЦ СО РАН. Красноярск, 2011. – С. 42-44.
10. **Пономарев, А.В.** Сырьевая продуктивность ценопопуляций орляка соснового (*Pteridium pinetorum* C.N. Page & R.R. Mill) в окрестностях Красноярской лесостепи / А.В. Пономарев // Материалы конференции молодых ученых ИЛ СО РАН. Вып.-12. Красноярск, 2011. – С. 35-38.
11. **Пономарев, А.В.** Изменчивость структуры ценопопуляций орляка соснового (*Pteridium pinetorum* C.N. Page & R.R. Mill) на контакте Красноярской лесостепи и подтайги / А.В. Пономарев // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина: материалы пятой Всероссийской конференции с международным участием. – Краснояр. гос. пед. Ун-т им. В.П. Астафьева.- Красноярск, 2011. – Т.2. – С. 194-201.
12. **Пономарев, А.В.** Структура ценопопуляций и продуктивность орляка на юге Приенисейской Сибири / А.В. Пономарев, Н.П. Гордина // Ботанические исследования в Сибири. Сб. статей. Вып.-20. - Красноярск, 2012.– С. 120-125.

УОП ИЛ СО РАН
Заказ № 46, тираж 100 экз.