

## К ДИНАМИКЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

К.Ю.Голгофская

Лесная растительность занимает в заповеднике более 66% его площади. Удаленность территории от населенных мест (до установления заповедного режима) и ее охрана (в последующие годы) способствовали сохранению и преобладанию ненарушенных и слабонарушенных деятельностью человека лесных сообществ в настоящее время. Это явилось предпосылкой того, что динамика растительности во времени и пространстве проявляется здесь в различных формах, протекает наиболее полно и может служить эталоном природных процессов.

В данном сообщении мы рассматриваем природные вторичные смены лесных сообществ, наблюдающиеся в различных районах заповедника. Вторичными сменами называют (Александрова, 1964) изменения растительности, вызываемые воздействием внешних по отношению к фитоценозу агентов, а также процессы демутиации, происходящие после прекращения влияния возмущающих факторов.

Многочисленные причины, вызывающие деструктивные изменения фитоценозов и их смены, объединяются в две группы: биотические и абиотические факторы. Изменения, происходящие под воздействием первых, относятся к категории биогенных. В эту группу входят такие компоненты лесных экосистем, как животные грибы, вирусы и фитопатогенные микроорганизмы.

В результате исследований в заповеднике выявилась общность объектов, подвергающихся воздействию указанных факторов, а также как раздельное, так и сопряженное их влияние.

Животные (млекопитающие, насекомые) наносят только механические повреждения, а грибы, бактерии, вирусы вызывают патологические изменения физиологии и анатомии растений (Черпаков, 1985).

При повреждениях млекопитающими деревьев верхних ярусов обычно усыхают лишь те из них, которые окольцованы. Крупный

подрост может также погибнуть при многократном полном объедании побегов, мелкий — при скусывании надземной части растения (Голгофская, 1970).

Воздействие листогрызущих (первичных) насекомых проявляется в некотором ослаблении дерева (снижение прироста). Стволовые (вторичные) энтомовредители поселяются только на ослабленных, больных деревьях. Они являются не столько биологическими, сколько техническими вредителями древесины и не могут рассматриваться как первопричина усыхания древостоев (Черпаков, 1979). Однако многие стволовые энтомовредители, как, например, златки, способствуют распространению бактериальных инфекций. Заражение развивается в зоне их личиночных ходов (Черпаков, 1988).

Большинство грибов леса — типичные сапрофиты или факультативные паразиты. Их плодовые тела на растущем дереве — признаки его отмирания, так как грибы, вызывающие гнили древесины никогда не проникают в зону живого камбия. Они, развиваются в полумертвых и мертвых тканях заболони (Черпаков, 1988). Наиболее вредоносны грибы, поражающие сосуды и сеянцы, например, *Cyrtocystis ulmi* (Schw.) Moreau, конидиальная стадия которого (*Graphium ulmi* Schw.) вызывает микоз сосудов, известный под названием “голландская болезнь”.

Патогенные микроорганизмы — возбудители опасных заболеваний — полифаги, поражающие все основные древесные породы и практически все органы и ткани дерева (пыльцу, цветы, семена, всходы, почки, листья, кору, камбий, древесину) (Голгофская, 1975). Распространяются фитопатогенные бактерии животными, человеком, по воздуху, ветром, дождем, проникая через механические повреждения (Голгофская, 1975б; Черпаков, 1979). Так, например, переносчиками инфекций на ильмовых породах являются насекомые — ксилофаги: большой ильмовый заболонник (*Scolytus scolytus* F.), струйчатый заболонник (*S. multistriatus* Marscham), ильмовый лубод (*Pteleobius vittatus* Fabr.) и др. (Черпаков, 1985).

Таким образом, выяснено, что влияние биогенных факторов — основная причина усыхания древесных пород. Их воздействие на лесные сообщества проявляется в разных формах и на всех фиоценоотических (биогеоценоотических) горизонтах.

## 1. Уничтожение плодов (семян)

Из числа зоокомпонентов основную роль здесь играют мышевидные грызуны, белки, сони, кабаны, медведи, косули, олени, зубры, многие птицы, а также энтомовредители. По нашим данным зараженность насекомыми семян пихты составила 5%, а бука — до 16% проанализированных семян; по материалам И.И.Хуторцова (1975) поврежденные энтомовредителями семена пихты составляют 15-19% урожая, бука — 12-22% (Панина, Хуторцов, 1979). Лабораторными анализами опавших плодов бука и семян из еще не раскрывшихся шишек пихты выявлено наличие бактериальных заболеваний с явными внешними признаками и явление внутренней бессимптомной зараженности (Голгофская, 1975а). При этом пораженные семена пихты составили 57%, бука — 16%. Заболевание проявляется разными стадиями гнили (белая и желтоватая творожистая и стекловидная консистенции семядолей) и в виде пустых и щуплых семян. Так, из 2700 семян, извлеченных из 54 шишек пихты, в результате анализа оказалось щуплых и пустых 45%, загнивших и стекловидных 25,5%, с энтомовредителями 6% и нормальных 23,5% (в них возможно наличие внутренней бессимптомной зараженности) (Щербин-Парфененко, 1963). Пораженные семена или не прорастают вовсе, или дают больные всходы. Это ведет к уменьшению количества и ухудшению состояния подроста. Уничтожение плодов животными приводит и отражается на количестве семенного подроста древесных пород в дальнейшем. Вместе с тем, отыскивая опавшие плоды, животные разрыхляют подстилку и верхние слои почвы, чем способствуют появлению всходов из оставшихся под подстилкой семян и их выживанию.

## 2. Уничтожение всходов и мелкого подроста

Известно, что количество всходов в лесу еще не определяет количество отпад растений. Среди причин, вызывающих его, определенное значение имеют подгрызы стебельков под подстилкой и поверхностью почвы мышевидными грызунами и некоторыми почвенными беспозвоночными, а также сгрызание надземной части мелких (0,1-0,2 м высотой) растений копытными при их выпасе в лесу. Стационарными наблюдениями отмечено, что убыль мелкого

подроста в связи с уничтожением животных может составлять 20-86% всего отпада.

Внешними признаками заболевания бактериозом всходов бука служат бурая пятнистость, почернение и последующее, досрочное увядание семядольных и первых настоящих личтьев растений, а также загнивание корней. У всходов пихты загнивают корни и растение отмирает. Заражение корней, по данным учетов на пробных площадках, в пихтарниках может достигать до 100% учтенных всходов.

### 3. Уничтожение крупного подроста древесных пород.

Связано с кормежкой крупных животных (олений, зубров, серн, косуль, кабанов) древесными кормами в зимний период. Особенно сильно это воздействие проявляется в местах концентрации животных и в многоснежные зимы. В результате интенсивного выпаса олений и зубров из состава древостоев выпадают первоначально излюбленные кормовые растения (бересклеты, осина, ильм, козья ива). По мере роста поголовья животные используют древесные породы, относящиеся к группе второстепенных кормов, но встречающиеся более широко и обильно. Например, подрост кавказской пихты — основной лесообразующей породы (Голгофская, 1970). В результате сильных повреждений происходит усыхание отдельных деревьев и целых куртин подроста пихты. Усыхают и другие породы, особенно менее устойчивые к объеданию (сосна, ель, бук, другие лиственные). Среди крупного подроста нередко встречаются куртины с типичным "горизонтом олений".

Поврежденность подроста (скусывание побегов и обдирание коры) разных пород (35 видов) на участках с высокой плотностью животных может достигать 80-83% (49% в среднем) от числа обследованных экземпляров (Голгофская, 1970а, 1989).

С точки зрения динамики фитоценозов выпадение значительного количества подроста основных лесообразующих пород влияет на ход их дальнейшего развития. Так, смена сосновых древостоев пихтовыми, а дубовых — буковыми (в результате климатогенных гологенетических смен) (Голгофская, 1980) задержится, местами может прекратиться. В пихтарниках подобное воздействие приводит к нарушению хода возрастных и ценогенетических смен. Исследования показали, в частности, что наиболее интенсивному объеданию животными подвергаются подрост высотой 1,0-2,0 м (Голгофская, 1970а).

Анализ возрастного состава пихтового подростка в этом высотном интервале (табл.1) позволяет прогнозировать возрастную структуру древостоя.

Таблица 1

Возраст и его колебания по группам высоты подростка пихты.

Высота (м)	$M \pm m$ M (лет)	P (%)	Амплитуда возрастных колебаний (лет)
0,3 — 0,5	47 21 ± 1,3	± 4,7	13 — 28 (15)
0,5 — 1,0	46 31 ± 1,1	± 6,0	15 — 42 (27)
1,0 — 2,0	116 41 ± 1,5	+ 2,4	26 — 63 (37)
2,0 — 6,0	99 53 ± 1,8	+ 7,7	25 — 124 (99)

Так, например, через 100-150 лет на участках пихтарников, где уничтожены указанные группы пихтового подростка, можно ожидать смену пихты древесными породами вторичных формаций; пихтарниках — смену буково-пихтовых древостоев буковыми. В других гибель пихтового подростка в производных лиственных фитоценозах приведет к их сохранению, т.е. приостановлению демутационных (восстановительных) процессов. Однако, заметим, что в связи с групповым характером распределения подростка в наших темнохвойных лесах, описанные выше изменения в сосоставе фитоценозов произойдут скорее на парцеллярном, нежели на биогеоценотическом уровне.

Отмирание подростка при поражениях бактериальными заболеваниями приводит к аналогичным процессам в лесных фитоценозах. Внешним признаком бактериального заболевания подростка хвойных пород является покраснение или отмирание хвои всей кроны (при поражении сосудов или камбия ствола) или отдельных ветвей. В первом случае деревцо усыхает, во втором — процесс может приостановиться, заглухнуть. Больной подросток пихты встречается в лесах

единично или группами, на большой площади или локально в зависимости от интенсивности вспышки заболевания. Бактериоз лиственных пород внешне проявляется в отмирании листвы кроны, образовании волчков и последующем усыхании растения.

#### 4. Повреждение (усыхание) крупномерных деревьев

Усыхание деревьев материнского полога в результате поражения их бактериозом может отмечаться в виде отдельных деревьев, небольших групп, куртин или целых участков в пределах ареала усыхания. Наиболее яркими внешними признаками являются: оранжевокрасная хвоя или высохшие листья, некротические пятна и мокнувшие раны на корне стволов или ветвей, смолотечение. Очаговые эпифитотии в древостоях различных районов Западного Кавказа и в заповеднике периодически повторяются (Голгофская, 1975; Голгофская, Щербин-Парфененко, 1975; Голгофская, Щербин-Парфененко, Черпаков, 1983). В отдельных местах поражения насаждений бактериозами составляют от 60 до 90%. Так, в 1971 г. мы констатировали на территории заповедника следующие участки с усохшими деревьями пихты 1 яруса: 1) с редко встречающимися усохшими деревьями — в бассейнах рек Уруштен (левый берег, верхнее течение), Челипси (правый берег, среднее течение), Ачипста (правый берег, среднее течение); 2) с единичным усыханием пихты — р.Киша (левый и правый берега, верхнее течение), р.Малая Лаба (левый берег, ниже устья Умпырки), Р.Умпырка (правый берег, нижнее течение), р.Аспидная (левый берег), р.Молчепа (левый и правый берег, нижнее течение); 3) групповым усыханием — р.Цахвоа (правый берег, в р-не устья Юхи), р.Молчепа (правый берег, нижнее течение); 4) свежий очаг — р.Белая, левый берег (выше впадения р.Желобной); правый берег, склон г.Филимоновой (в р-не пос.Гузепиль) (книга "Летопись природы", 1971). При групповом, крупном или сплошном отмирании деревьев или подроста на месте узловых коренных формаций формируются производные. Единичное отмирание может привести лишь к смене парцелл (Голгофская, Криковцова, 1975).

В полосе верхнего предела леса по его верхней границе систематическое объедание турами и сернами березы, рябины и других пород, приводящее к их отмиранию, задерживает процесс восстановления лесной растительности в местах ее искусственного

снижения или приводит к расширению лугов за счет леса. Вместе с тем, по тропам, проложенным животными, деревья поднимаются в безлесное высокогорье.

Значительные повреждения деревьев материнского полога связаны с использованием крупными копытными коры древесных пород в зимне-весенний период (Голгофская, 1986; Голгофская, 1989). В годы неурожайные на буковые орешки и желуди, кабаны обгладывают зимой кору корневых лап и комлевой части стволов пихты (до высоты 1,5 м), иногда полностью окольцовывая деревья. Это приводит к их усыханию и изменению фитоэлементов парцелл. Олени и зубры в это трудное время питаются корой осины, черешни, пихты, яблони, алычи, лещины и особенно ильма.

Классическим примером вторичной биогенной динамики лесных фитоценозов может служить экзогенная сукцессия приречного ильмовника — особенно привлекательного и потому наиболее уязвимого из лесных пастбищ зубров (Дыренков, Голгофская, Немцев, 1970).

Согласно имеющимся у нас материалам (пробн. площ. 1, 1957, 1984 гг., урочища Сергиев Гай, Ю.-Зап. склон до 100, 1200 м н.у.м.) над сукцессии представляется нам следующим образом.

1. Начальная стадия дигрессивной экзодинамической биогенной сукцессии (1953-1955 гг.), толчком к которой послужило воздействие крупного первичного консумента — зубра: 1953 г. — переход зубров кашинского к вольному содержанию; 1955 г. — повреждена значительная часть деревьев ильма, произошло внедрение инфекции, накапливается сухостой; массивно размножились заболонники и ильмовый лубоед; из состава подлеска выпал бересклет (*Euonymus latifolia*); сильно повреждены компоненты травяного яруса.

2. Период наиболее сильного действия полностью сложившегося экзогенного комплекса биотических факторов (1956-1958 гг.). Сукцессия продолжает оставаться экзогенной: воздействие пастбищной нагрузки и бактериозов, в распространении которых участвуют заболонники и лубоеды; все более угнетаются нижние ярусы сообщества; 1957 г. — сделано первое описание и учет на пробной площади, характеризующие поворотный момент в существовании экосистемы в сторону распада фитоценоза.

3. Стадия распада и отмирания ильмовника (1959-1971 гг.): постепенное ослабление пастбищной нагрузки, затухание очага заболонников, появление усачей (род *Necydalis* и *Phagium*), продолжение развития заболевания (по всему древостоя), поселение грибов сап-

рофитов на мертвой древесине сухостоя (плодовые тела *Fomes fomentarius*). Происходит наибольший отпад древостоя и смена доминирующих видов травяного яруса (*Impatiens noli-tangere-Brachypodium sylvaticum*). Полное затухание популяции заболонника (к концу периода) в связи с истощением пищевой базы и подавлением вторичными консументами (птицами, паразитами).

4. Стадия олуговения сообщества (1972-1981 гг.). Разложение сухостоя ильма на корню и валежа; текущий отпад древесины превышает текущий прирост; деревья ильма сохраняются единично, происходит формирование разнотравного кленовника (по данным учета 1984 г. табл. 2,3).

Таблица 2.

Таксационная характеристика древостоя на пробной площади 1 в ильмовнике приречном.

Год учета	Состав древостоя	Класс возраста	Сумма площадей сечений м <sup>2</sup> /га, (отн. полнота)	Древесный запас, м <sup>3</sup> /га
1957	I ярус: 7Ил <sub>70</sub> 2Яс <sub>70</sub> 1Кл.0 <sub>70</sub> ед Бк, Гр, Чер, ПХ	IV	22,8 (0/7)	252
	II ярус: 10КЛ.п. <sub>70</sub> + Ябл.	IV	—	32
1984	I ярус: ед. Ил <sub>100</sub> 1Яс <sub>100</sub> 4Кл.0. <sub>80</sub> I Бк 1Гр 1Чер, ед. Пх	IV	18,2 (0/6)	196
	II ярус: 10Кл.п. <sub>90</sub>	V	—	9



Таблица 3.

Распределение деревьев ильма по категориям состояния  
(в % от общего числа экземпляров с диаметром 6 см)

1957 год			1984 год			
Неповрежденные	Поврежденные живые (в т.ч. заселенные заболонниками)	Сухостой на корню	Неповрежденные	Поврежденные живые	Сухостой на корню	Отмершие упавшие деревья
3	74 (50)	23	0	2	81	17

5. Конец дигрессивной экзогенной сукцессии, начало восстановительной сукцессии (1981-1984 гг.) характеризуется: умеренным флуктуирующим уровнем пастбищной нагрузки, превышением текущего прироста над отпадом, преобладанием процессов восстановления, обилием сапрофитного гриба *Pleurotus ostereus*, завершающего разложение древесины валежа ильма. Ильмовник приречный сменяется кленовником разнотравным в связи с гораздо меньшей поедаемостью зубрами остролистного клена, чем ильма шершавого.

Последующее направление хода восстановительной сукцессии зависит от состава естественного возобновления и избирательно-регулирующего воздействия на него со стороны копытных и, в частности, зубра.

Полученные материалы свидетельствуют об удачном исходе многолетнего эксперимента по восстановлению зубра, который занял свою законную экологическую нишу в равновесной экосистеме заповедника.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные выше материалы позволяют высказать следующие соображения.

1. Наблюдающаяся в заповеднике динамика растительности, в том числе и биогенная, отнюдь не говорит о деградации автотрофного компонента лесных экосистем. Боолее того, она способствует увеличению видового и ценотического разнообразия лесной растительности (Голгофская, 1986а). Существенную роль при этом играют широкая кормовая специализация первичных консументов, которая включает все стадии онтогенеза основных доминант, обладающих высокой конкурентоспособностью (в частности, пихты, ели, бука). выпадение отдельных деревьев или групп этих эдификаторов из состава сообществ приводит к возрастанию видового разнообразия за счет формирования биогеоценозов иного состава на освобожденном пространстве. В условиях естественной мозаичности местообитаний и многопарцеллярности горных девственных лесов мелкие разно-травные биогенные нарушения лесных биогеоценозов приводят к увеличению мозаичности, возникновению новых парцелл. Это, в свою очередь, способствует сохранению и возрастанию видового разнообразия сообществ. В результате современная картина растительного покрова заповедника выглядит пестрой мозаикой узловых и серийных фитоценозов различных временных стадий, что в полной мере обеспечивает выполнение заповедником одной из генеральных функций — сохранения гено- и ценофонда природных комплексов.

2. В основе биогенных сукцессий лежат эволюционно выработанные механизмы популяционно-консортивных связей биокомпонентов лесных экосистем. Это обстоятельство еще и еще раз заставляет подчеркнуть (разделяя утверждения С.А.Дыренкова и А.М.Краснитского, 1982) необходимость полного заповедания, т.е. исключения прямого, непосредственного воздействия человека на охраняемые объекты в противовес распространенному мнению об эффективности и неизбежности так называемых "активных методов охраны", особенно в условиях эпохи техногенеза. Примеры динамики лесов Кавказского заповедника свидетельствуют о сохранности и целостности его лесных экосистем как организованных в равновесные структурно-функциональные, динамичные, но устойчивые единства взаимосвязанных организмов и их сообществ.

3. Что же касается *Ulmus glabra*, то наш пример демонстрирует распад фитоценоза с его господством в результате комбинированного влияния биогенных факторов. При этом следует помнить, что представители рода *Ulmus* заповедника произрастают в составе коренных смешанно-широколиственных вторичных лиственных лесов и вне пределов сезонных миграций наших копытных. Они обеспечивают семенным материалом свое возобновление в других фитоценозах и благоприятных экотопах и продолжают поддерживать состав флористического богатства генофонда заповедника. Однако необходимо заметить, что эти представители своего рода не гарантированы от влияния огромной массы других своих консортов и в первую очередь от опасных грибо-бактериальных инфекций. Учитывая почти полное исчезновение ильмовых за последние десятилетия по всему их ареалу на Земле оптимистический прогноз и здесь вряд ли возможен.

### Литература

- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника, т. III М.-Л., 1964, с.300-432.
- Голгофская К.Ю. Рост населения диких копытных животных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника // Бюлл. МОИП, отд. биол., т.75(4), 1970а, с.17-21.
- Голгофская К.Ю. К вопросу о зоогенных сменах лесных сообществ в Кавказском заповеднике // Средообразующая деятельность животных (Материалы к совещанию 17-18 декабря 1970 г.) Изд. МГУ, М., 1970, с.30-31.
- Голгофская К.Ю. Бактериоз шишек и семян кавказской пихты. Сб. Фитопатогенные бактерии // Изд. "Наукова думка", Киев, 1975а, с.305-307.
- Голгофская К.Ю. Бактериальный мокрый рак бука в Кавказском заповеднике. Сб. Фитопатогенные бактерии // Изд. "Наукова думка", Киев, 1975б, с.288-292.
- Голгофская К.Ю. Некоторые типы частных смен в лесах Кавказского заповедника // Сб. Актуальные вопросы исследования флоры и растительности Северного Кавказа. Краснодар, 1980, с.87-96.
- Голгофская К.Ю. Проблема "пастбища-копытные-хищники" на примере Северо-Западного Кавказа // Сб. Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М., 1986, с.63-70.
- Голгофская К.Ю. К вопросу стратегии охраны и управления лесными экосистемами // Сб. Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. Ч.1. Тезисы докладов Всесоюзного совещания (23-25 сентября 1986 г., Березинский заповедник) М., 1986а, с.19-22.

- Голгофская К.Ю. Методические указания по оценке состояния лесных зимних пастбищ диких животных в горных районах // М., 1989, 15с.
- Голгофская К.Ю., Криковцова Л.Ф. Зоогенные изменения лесной растительности в Кавказском заповеднике // Роль животных в функционировании экосистем (материалы совещания). Изд. "Наука", М., 1975, с.113-116.
- Голгофская К.Ю., Щербин-Парфененко А.Л. Усыхание пихты в кавказском заповеднике // Сб. Фитопатогенные бактерии. Изд. "Наукова думка", Киев, 1975, с.302-304.
- Голгофская К.Ю., Щербин-Парфененко А.Л. Инструкция по выявлению и учету очагов усыхания пихты. Черпаков В.В. Дыренков С.А., Краснитский А.М. Норманна в горных лесах Кавказа // Сочи, 1983 4с.
- Дыренков С.А., Голгофская К.Ю., Немцев А.С. Основы функции заповедных территорий и их отражение в режиме охраны лесных экосистем. // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1982, т.87, в.6, с.105-114.
- Дыренков С.А., Голгофская К.Ю., Немцев А.С. Зубры Кавказского биосферного заповедника и их влияние на лесную растительность. Биогенные сукцессии // Сб. Общие проблемы биогеоценологии. М., Наука, 1990, с.231-252.
- Панина Л.А., Хуторцов И.И. Плодоношение буковых лесов в связи с вертикальной зональностью / Сб. работ по лесному хозяйству Краснодарского края. Майкоп, 1979.
- Хуторцов И.И. Семеношение кавказской пихты на Северо-Западном Кавказе Тр. Северо-Кавказской лесной опытной станции. XII, Майкоп, 1975.
- Черпаков В.В. Бактериальный ожог лиственных пород Северо-Западного Кавказского и обоснование мер борьбы и ним // Автореферат дис. канд. биол. наук. Тбилиси, 1979, 23с.
- Черпаков В.В. Патология лесообразователей и их сообщества // Сб. Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике // Изд. Ростовского ун-та, 1985, с.64-80.
- Черпаков В.В. Особенности патологических процессов при усыхании дубрав // Интенсификация лесохозяйственного производства Северного Кавказа. Тезисы докладов научно-практической конференции (13-15 апреля 1988 г., г.Сочи), Краснодар, 1988, с.75-76.
- Щербин-Парфененко А.Л. Бактериальные заболевания лесных пород // гослесбуимиздат, М., 1963, 147с.