



УДК 630×231:[630×17:582.475.4](282.247.364)

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС ЕСТЕСТВЕННОГО
ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПРИДОНЕЦКИХ БОРОВ
ECOLOGICAL AND ENERGY BALANCE NATURAL RESUMPTION
PRIDONETSKIH CONIFEROUS FOREST**

**А.Н. Салтыков, В.Л. Борисова, А.В. Гармаш
A.N. Saltykov, V.L. Borisova, A.V. Garmash**

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева, Украина, г. Харьков, Харьковский район,
п/о «Коммунист-1», 62483,
V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University named by, p/o "Communist-1", Kharkovskiy district, Kharkov, 62483,
Ukraine*

E-mail: saltykov.andrey.1959@mail.ru; borisova.valentina@ukr.net; garmash1505@gmail.com

Ключевые слова: естественное возобновление, экологические факторы, ценопопуляция, экологическая ниша, биогеоценоз, популяционный «всплеск».

Key words: natural regeneration, environmental factors, cenopopulation, population splash.

Аннотация. Результаты исследований за процессами естественного возобновления придонецких боров, выполненные в течение 2003–2014 гг., позволяют выдвинуть предположение о том, что индукция и следующая за ней авторегуляция волны возобновления являются результатом изменения баланса экологических факторов. В свою очередь экологический баланс и динамика составляющих экосистемы следуют за изменениями энергетического баланса лесных экосистем. Это необходимое условие успешности старга ценопопуляции подроста и авторегуляции волны возобновления.

Resume. The implementation of the reproductive potential of pine forests into the category of self-seeding is an obligatory component of structural and functional features of the forest ecosystem, providing its stability in space and time. The results of the study allow us to say that the induction and the resumption of autoregulation waves are a response reaction of the forest ecosystem to the change of the existing balance of environmental factors of exogenous and endogenous order. From a practical point of view, the adoption of this concept is the basis for improvement measures for its support, and this increase of their forestry and ecological as well as economic efficiency.

Введение

Реализация репродуктивного потенциала сосняков в категорию самосева – обязательная составляющая структурно-функциональных особенностей лесной экосистемы, обеспечивающая ее устойчивость в пространстве и времени. Результаты выполненных нами исследований позволяют отметить, что индукция и следующая за ней авторегуляция волны возобновления являются ответной реакцией лесной экосистемы на изменение существующего баланса экологических факторов экзогенного и эндогенного порядка [Салтыков, 2014]. Очевидно, допустимо предположение и о том, что изменение экологического баланса связано с определенными изменениями энергетических составляющих экосистемы [Межжерин, 1987], хотя подобное утверждение нельзя признать бесспорным, по меньшей мере, в рамках рассматриваемого процесса. С практической точки зрения принятие данной концепции служит основой для совершенствования мероприятий по его сопровождению, а, следовательно, повышению их лесоводственно-экологической и, вероятно, экономической эффективности. В свою очередь, фрагментация исследования во времени и пространстве влечет за собой повторение ранее полученных результатов, а, следовательно, и подтверждение ранее изложенных гипотез в рамках современной теории возобновления.

Очевидно, что в настоящее время необходима систематизация уже накопленных результатов экспериментальных исследований и использование более результативных методологических подходов, в связи с чем, нами предложено рассматривать процесс возобновления пристежных боров как ответную и закономерную реакцию популяции сосны в бассейне Северского Донца на изменение баланса экологических факторов.

Объекты и методы исследования

В рамках данного фрагмента исследований рассмотрены структурно-функциональные особенности естественного возобновления на боровых террасах Северского Донца и его притоков за 2003–2014 гг. За указанный период нами было заложено более 400 пробных площадей для учета подроста, проанализированы климатические условия региона исследований и воспроизведен ретроспективный ряд возобновления за вековой период.



Особенности микробиологических процессов гаревых субстратов рассмотрены на фоне контрольных, не тронутых пожаром объектов. В пределах потенциальных «окон инвазии» исследованы причины экологического замещения сосны и осуществлены учеты численности мышевидных грызунов. При выполнении исследований за основу выполнения опыта были приняты методики [Воробьева, 1967; Грейг-Смитта, 1967; Злобина, 1976, 2009; Пятницкого, 1959; Санникова, 1985, 1992; Тихоненко, 2002] и других, частично адаптированные нами к конкретным условиям полевых и лабораторных исследований. Полученные результаты обработаны широко распространенными методами статистического анализа [Доспехов, 1965].

Результаты исследований

Реконструкция «всплесков» возобновления, по литературным данным [Врадий, 1961; Дмитриевский, 1928; Пятницкий, 1964; Салтыков, 2014], а также результаты полевых исследований позволили установить, что за последнее столетие волна возобновления в бассейне Северского Донца наблюдалась неоднократно [Салтыков, 2014]. Ее формирование связано с закономерным увеличением количества выпадающих осадков на фоне их средней многолетней величины. Определяющее значение при этом имеют осадки, выпадающие в течение вегетационного периода на протяжении, как минимум, двух-трех лет [Салтыков, 2014; Санников, 1985]. С наступлением засушливых сезонов и отсутствием серии «возобновительных» осадков следует разрыв возрастных спектров ценопопуляций подроста, что определяет пульсирующий характер процесса возобновления. Список периодов активизации естественного возобновления придонских боров за последнее столетие выглядит следующим образом: 1906–1909, 1911–1912, 1919, 1926(25), 1931–1932, 1935–1936, 1943–1943, 1946–1947(8), 1952–1953(4), 1957–1958, 1964–1965, 1969–1970(71), 1976–1977, 1981–1982, 1985–1986, 1990–1991, 1995–996, 2002–2003 гг. В данном случае мы не претендуем на полноту и абсолютную точность списка, а лишь предпринимаем попытку систематизировать и восстановить утраченную по тем или иным причинам информацию. Наиболее многочисленной и ближайшей по времени в бассейне Северского Донца является ценопопуляция подроста сосны с возрастной доминантой 2002 г. Синхронность «всплеска» возобновления с увеличением количества осадков на протяжении вегетационного периода в течение ряда лет остается обязательным условием рассматриваемого процесса (табл. 1). [Салтыков, 2014].

Таблица 1
Количество осадков по данным метеостанции «Скрипаевский учебно-опытный лесхоз», расположенной в средней части бассейна Северского Донца

Table 1
The amount of precipitation according to the weather station "Skripaevsky training and experimental forestry", located in the middle of the Seversky Donets Basin

| Годы | Осадки, мм | |
|---------|------------|-------------------|
| | за год | за апрель–октябрь |
| 1999 | 467.7 | 189.0 |
| 2000 | 536.0 | 294.1 |
| 2001 | 688.4 | 355.9 |
| 2002 | 598.7 | 456.7 |
| 2003 | 722.1 | 507.1 |
| 2004 | 674.2 | 416.0 |
| 2005 | 664.4 | 373.4 |
| 2006 | 519.2 | 296.0 |
| 2007 | 541.2 | 344.8 |
| 2008 | 424.0 | 292.6 |
| 2009 | 593.1 | 281.4 |
| Среднее | 584.5 | 346.1 |

Анализ возрастной структуры ценопопуляций подроста подтвердил, что основу спектра волны возобновления составляет генерация сосны 2002 г. Довольно часто в пределах спектра встречаются растения 2001 и 2003 гг., однако их доленое участие в возрастном спектре не превышает 50%, количественное доминирование остается за поколением 2002 г.

Масштабность рассматриваемого явления невозможно игнорировать уже на том основании, что жизнеспособные ценопопуляции подроста были отмечены повсеместно на территории боровой террасы Северского Донца и его притоков. Вместе с тем очаги с наличием возобновления сосны фрагментированы в пространстве. Наиболее вероятным событием было накопление подроста сосны в границах пирогенного ряда [Салтыков, 2014]. Результаты исследований показывают, что в этих условиях наряду с аккумуляцией зольных элементов на уровне ложа для прорастания семян сосны [Бобровский, 2010] наблюдается «всплеск» микробиологической активности гаревого субстрата [Салтыков, 2012; Салтыков, 2014].

При исследовании биогенности лесной подстилки и верхнего слоя почвы применялись основные положения методик, разработанных на кафедре почвоведения Харьковского НАУ под редакцией профессора [Тихоненко, 2002]. Численность эколого-трофических групп микроорганизмов лесной подстилки и пирогенного субстрата устанавливали методом высева субстрата на твердые селективные питательные агаризированные среды. Так, посевы на мясо-



пептонном агаре (МПА) позволили выявить общую численность микроорганизмов, разлагающих органические азотосодержащие соединения (гетеротрофы), посева на крахмало-аммиачном агаре (КАА) – численность микроорганизмов, ассимилирующих минеральные формы азота. На пептоно-глюкозном агаре Ваксмана (ПГА) определяли численность микроскопических грибов, усваивающих легкодоступные углеводы. На голодном агаре (ГА) устанавливали численность олиготрофов, а на среде Эшби (ЭШ) – численность олигонитрофилов. Численность микроорганизмов пересчитывали на 1 г абсолютно сухого субстрата (а. с. с.). Для определения интенсивности и направленности почвенных процессов, характеризующих, прежде всего, питательный режим почв, использовали предложенный [Тихоненко и др., 2002] показатель трансформации (Ктр) и минерализации органического вещества (Км), а также коэффициент мобилизации азотного фонда Ктаф.

Результаты полученных данных (табл. 2) свидетельствуют о том, что суммарное количество микроорганизмов (МПА+КАА+ГА+ЭШ) в лесной подстилке и верхнем слое почвы в насаждениях, пройденных низовым пожаром, возрастает в 2.5–5.0 раза по сравнению с данными контрольного (К) объекта.

Таблица 2

Численность трофических групп микроорганизмов в лесной подстилке и верхнем слое почвы по вариантам опыта

Table 2

The number of trophic groups of microorganisms in the forest litter and topsoil in variants of the experiment

| Варианты опыта по давности влияния пожара | Количество микроорганизмов (грибы и актиномицеты в тыс. м/о в 1 г, бактерии в млн м/о в 1 г а. с. с.) | | | | | |
|---|---|------------------------|---------------------------------|-------------------------|------|------|
| | ПГА | МПА | КАА | | ГА | ЭШ |
| | | | все | акт | | |
| Без пожара (К) | 10.95 | 0.33 | 0.68 | 172.6 | 0.27 | 0.18 |
| На 1-й год | 8.25 | 0.21 | 4.28 | 11.6 | 1.04 | 0.21 |
| На 2-й год | 7.3 | 0.17 | 2.29 | 99.6 | 1.19 | 0.11 |
| На 8-й год | 12.5 | 0.79 | 7.57 | 108.9 | 2.02 | 0.49 |
| На 14-й год | 13.69 | 0.19 | 0.35 | 24.6 | 0.53 | 0.27 |
| Варианты опыта по давности влияния пожара | МПА+КАА+ГА+ЭШ | Км = $\frac{МПА}{КАА}$ | Ктаф. = $\frac{МПА+КАА}{ГА+ЭШ}$ | Ктр. = $\frac{МПА}{ГА}$ | | |
| Без пожара (К) | 1.5 | 0.49 | 2.2 | 1.8 | | |
| На 1-й год | 5.7 | 0.05 | 3.6 | 0.2 | | |
| На 2-й год | 3.8 | 0.08 | 1.9 | 0.15 | | |
| На 8-й год | 10.9 | 0.10 | 3.3 | 0.39 | | |
| На 14-й год | 1.3 | 0.55 | 0.7 | 0.35 | | |

Максимальный уровень биогенности, согласно полученным данным, отмечен на восьмой год (10.9 млн. зародышей/г а.с.с.) на фоне формирования рыхлой лесной подстилки и восстановления напочвенного покрова. В последующие семь лет численность микроорганизмов снижается, а соотношение трофических групп спектра восстанавливается практически до уровня контрольного объекта (К).

Резкое изменение общей численности микроорганизмов в пределах пирогенной сукцессии наблюдается в основном по двум составляющим группам. Заметно увеличивается, во-первых, доля микроорганизмов, ассимилирующих минеральные формы азота (КАА), и, во-вторых, группы олиготрофов (ГА), способных развиваться в условиях обедненной среды.

Повышение микробиологического тонуса гаревого субстрата происходит на фоне закономерного снижения доли грибной флоры (ПГА). В результате увеличивается темп трансформации органических и минеральных веществ в почве [Салтыков, 2014]. Аналогичный «всплеск» биогенной активности верхнего слоя почвы на землях сельскохозяйственного пользования боровой террасы Северского Донца детально описан в работах профессора Д.Г. Тихоненко [Тихоненко, 1976; Тихоненко, 1973]. Функциональной результирующей рассматриваемого процесса является оптимизация параметров экологической ниши, признанная обеспечить стартовые позиции растениям, осваивающим эту нишу (рис. 1).

Вместе с тем «всплеск» микробиологической активности на уровне лесной подстилки и верхнего слоя почвы в пределах пирогенного ряда не является гарантией появления «щетки» самосева сосны. Опыт показывает, что появление жизнеспособного самосева и подроста в разрывах полога материнского древостоя даже после прохождения лесного пожара – совсем не обязательное следствие измененной структуры лесного насаждения. С определенной степенью вероятности можно обнаружить три наиболее распространенных варианта реализации



процесса: полное освоение разрыва подростом, выраженную приуроченность подростка к конусу полуденной тени, замещение сосны на экологически близкие виды. Вероятность экологического замещения в общем количестве возможных вариантов, как правило, заметно выше. Признание случайности процесса и игнорирование его закономерностей является своего рода точкой возврата к существующей системе знаний, сформированной в виде рабочих гипотез и в целом теории возобновления.

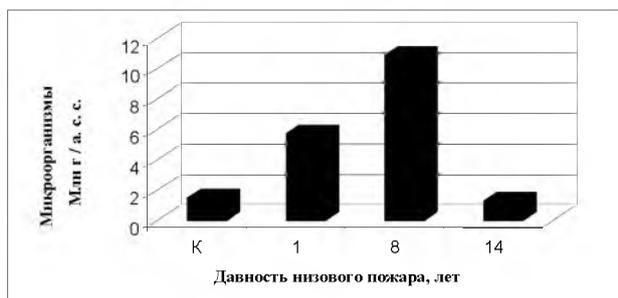


Рис. 1. Суммарная численность микроорганизмов по вариантам опыта, млн. зародышей / г абсолютно сухого субстрата
Fig. 1. The total number of microorganisms in the variations of the experiment, millions of embryos / g of completely dry substrate

С целью выявления причин торможения процессов возобновления нами была заложена серия пробных площадей в условиях типичных зон экологического замещения, большая часть пробных площадей приурочена к условиям свежего бора и субори. Характерно, что отсутствие подростка сосны в разрывах полога материнских насаждений сопровождается заметным ростом биомассы вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* L.). Так, при величине «окна», равной средней высоте насаждения, биомасса вейника наземного колеблется от 10 до 12 т/га (табл. 3). В том случае, когда ширина разрыва значительно ниже средней высоты насаждения, можно наблюдать замещение вейника на лесные и луговые виды растительного покрова, поскольку в условиях затенения он не составляет достаточно высокую конкуренцию более адаптированным видам лесной растительности.

При диаметре разрыва в пологе насаждения до его двух средних высот и возрасте ценопопуляции вейника более 10 лет абсолютно сухая масса растений достигает 20–25 т/га и в ряде случаев более указанной величины. С наступлением летнего периода биомасса злака заметно увеличивается, достигая своего максимума к июлю–августу, и снижается в осенний период времени, тем самым исключая любые возможности успешного укоренения всходов и самосева.

Аналогичные исследования, выполненные нами на вырубках, где ширина лесосеки составляла около 100 м, показали, что структура напочвенного покрова изменяется чрезвычайно быстро.

Таблица 3

Биомасса растительного покрова в растительных группировках с доминированием вейника наземного (B₂-дС)

Table 3

The biomass of vegetation in plant groups with the dominance of *Calamagrostis* ground (B₂-dC)

| Проективное покрытие, % | Высота, см | Корнеобитаемая зона, см | Абсолютно сухая масса, т/га | Наблюдение |
|---|-------------|-------------------------|-----------------------------|---------------|
| Разрыв полога древостоя с диаметром, равным средней высоте насаждения | | | | |
| 69.2±2.07 | 107.86±3.32 | 6.31±0.20 | 10.66 | Лето 2014 г. |
| 67.88±1.36 | 105.76±1.65 | 8.53±0.17 | 11.57 | Осень 2014 г. |
| Разрыв полога древостоя с диаметром, равным двойной средней высоте насаждения | | | | |
| – | – | 12.78±0.30 | 14.31 | Весна 2014 г. |
| 69.81±0.87 | 128.94±1.20 | 7.6±0.13 | 19.53 | Осень 2014 г. |

Типичная лесная растительность присутствует лишь в первый год после освоения лесосеки. В этот период фрагменты лесной растительности в виде отдельных пятен очень неравномерно размещены по площади вырубки, вейник наземный представлен единичными особями. На второй год после рубки вейник наземный активно осваивает жизненное пространство, достаточно хорошо просматриваются контуры групп растений. На третий год вейник наземный образует сплошной ковер, средняя высота растений достигает и даже превышает метровую отметку (табл. 4). Глубина зоны с основной массой корней достигает 11–12 см, корневые системы вейника образуют очень плотную подушку, недоступную для прорастания семян сосны.



Так, в условиях типа леса В₂-дС на пятый год существования ценопопуляции абсолютно сухая масса растений достигала и даже превышала 20 т/га.

Таблица 4
Биомасса растительного покрова с доминированием вейника наземного (В₂-дС) на вырубке с шириной лесосеки до 100 м

Table 4
Biomass vegetation with domination of reed land (В₂-dS) for cutting the width of the cutting area up to 100 m

| Возраст ценопопуляции, лет | Высота, см | Корнеобитаемая зона, см | Абсолютно сухая масса, т/га | Наблюдение |
|---|--------------|-------------------------|-----------------------------|---------------|
| Разрыв полога древостоя более трех средних высот насаждения | | | | |
| 2 | 122.73±2.47 | 11.69±0.34 | 14.74 | Осень 2014 г. |
| 3 | 148.32±1.69 | 12.11±0.35 | 23.88 | Осень 2014 г. |
| 4 | 104.97±2.39 | 11.55±0.26 | 22.88 | Осень 2013 г. |
| 5 | 137.62±11.01 | 12.25±0.27 | 23.49 | Осень 2014 г. |

Экологическое замещение сосны на ювенильной стадии ее развития возможно в том случае, если созданы условия для доминирования ценопопуляции экологически близкого вида. Вейник наземный является одним из ярких примеров прямого замещения сосны, которое возможно при несоответствии биоэкологических свойств сосны емкости экологической ниши. И наоборот: если комплекс условий и экологических факторов отвечает активизации процесса возобновления, то процессы экологического замещения исключены. Таким образом, успешная реализация, как и затухание волны возобновления – события вполне предсказуемые.

Но и в этом случае не исчерпываются причины и следствия возможных вариантов экологического замещения на этапе старта ценопопуляции подроста сосны. По мнению исследователей, наличие достаточно большого количества «сильного» белкового корма в урожайный год, каковым являются семена сосны, способствует быстрому росту численности популяций мышевидных грызунов [Салтыков, 2014; Санников, 1985]. За популяционным «всплеском» численности зверьков следует уничтожение проростков и всходов сосны. Как следствие, рост численности грызунов может служить барьером для естественного возобновления, а следовательно, и для существования пристепных боров. Вместе с тем несомненным является факт длительного существования сосны на борových террасах рек лесостепной и степной зон [Салтыков, 2014], а потому нельзя исключать и способность сосняков к самовозобновлению. Видимое противоречие в оценке взаимного влияния популяций является основанием для углубления исследований. В связи с этим с 2010 по 2013/14 гг. в границах наиболее распространенных типов леса боровой террасы Северского Донца была заложена серия опытных объектов с целью учета видового разнообразия и численности зверьков. Общая протяженность трансект при выполнении наблюдений составила около 35 км, количество ловушек превысило 6.5 тыс. учетных единиц. Учеты численности популяций грызунов выполнялись посезонно, чаще ежемесячно. Сеть опытных объектов приурочена к условиям свежих сугрудов, суборей и боров. В рамках опыта предусматривалось изучение плотности грызунов в местах наиболее вероятной возможности появления самосева сосны – «окнах инвазии» – и в границах пирогенного ряда с учетом давности прохождения пожара [Салтыков, 2014].

Исследованиями установлено, что наиболее вероятными расхитителями семян сосны в сосняках боровой террасы могут быть два вида грызунов – рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schieb.) и лесная мышь (*Apodemus sylvaticus* L.). В уловах присутствовала мышь полевая (*Apodemus agrarius* L), доля которой была довольно значительна, также встречались единичные экземпляры желтогорлой мыши (*Sylvimus flavicollis* Melch.). Наибольшая численность популяций зверьков отмечена в условиях свежего сугруда – 22 шт. на 100 л/с, в то время как в борах улов за тот же период времени составлял 4.89 зверька, а в суборях – 9.83 зверька на 100 л/с. Безусловное доминирование в сосняках боровой террасы среди грызунов принадлежало лесной мыши, долевого участие которой колебалось от 86 до 100 %. Лесная мышь в равной мере встречается в относительно бедных условиях свежего бора и в свежих суборях и сугрудах. Рыжая полевка и полевая мышь избегают борových и присутствуют только в условиях более высокотрофных местообитаний, единичные уловы желтогорлой мыши отмечены в сугрудах. Пик численности грызунов приходится на осенний период, наименьшая их плотность на единицу площади характерна для весны, и только в начале лета можно



наблюдать незначительный рост популяций, прежде всего лесной мыши. Минимальная численность популяций грызунов за три весенних сезона зафиксирована в мае, а именно в этот период наблюдается массовое выпадение семян и формируется «щетка» самосева. В результате максимум количества выпавших семян на единицу площади совпадает с минимумом численности зверьков на этой же площади. Иллюстрацией к вышеизложенному предположению являются данные численности зверьков по сезонам, отраженные в таблице 5. Очевидно, что весеннее потребление семян сосны мышевидными грызунами – событие вероятное, но не катастрофическое, поскольку зона перекрытия популяций в границах существующих экосистем минимальна. По нашему мнению, появление такого рода корма позволяет поддержать численность популяции лесной мыши в период ее весенней депрессии. В связи с этим, нецелесообразно выдвигать гипотезу о негативном влиянии грызунов на процессы возобновления.

Таблица 5
Средняя численность мышевидных грызунов по календарным сезонам из расчета на 100 ловушко-суток

Table 5

The number of rodents on seasonal calendar per 100 trap-nights

| Тип леса | Поймано мышевидных грызунов, шт. | | | | | Относительная плотность |
|--------------------|----------------------------------|-------|-------|------|-------|-------------------------|
| | весна | лето | осень | зима | всего | |
| A ₂ -С | 0.98 | 0.31 | 4.41 | 1.46 | 7.16 | 0.37 |
| B ₂ -дС | 1.74 | 2.21 | 12.65 | 2.59 | 19.19 | 1.00 |
| C ₂ -дС | 3.51 | 10.51 | 30.14 | 8.61 | 52.77 | 2.75 |

Максимальные потери урожая семян сосны следует ожидать, видимо, в местах предполагаемой активизации процесса возобновления, в так называемых окнах инвазии: на полянах, прогалинах и т. д. Однако ловушки, выставленные в «окнах» полого древостоя на заранее подготовленных площадках с минерализацией верхнего слоя почвы, практически не посещались грызунами, хотя опыт проводили осенью в период максимальной плотности популяций, и в качестве модели были подобраны участки типа леса C₂-дС. Грызуны избегают открытых, лишенных лесной растительности участков, в то время как максимальная плотность популяции приурочена к той части лесного насаждения, где защитные свойства биотопа высокие. На свежих вырубках лесная мышь встречается единично, а в период весенней депрессии на вырубках текущего года мыши и полевки в уловах не встречались.

Не менее резкое снижение численности зверьков отмечено в пределах пирогенного ряда пристепных боров (табл. 6). Весенние пожары в сосняках боровой террасы Северского Донца, совпадавшие с периодом депрессии численности популяций, приводили практически к полному исчезновению грызунов, исключая их негативное влияние на старт ценопопуляции подроста сосны. Уловы лесных мышей на следующий после пожара год фиксировались в местах с высоким уровнем захламленности территории валежом, оставшимся после прохождения пожара, или порубочными остатками после санитарных рубок. На третий год, с восстановлением напочвенного покрова и кустарников, начинается расселение грызунов по площади горельника, но и в этом случае их численность зависит от защитных и кормовых свойств вновь сформированных биотопов.

Таблица 6
Сравнительная оценка численности мышевидных грызунов по сезонам

Table 6

Comparative evaluation of the number of rodents seasonal

| Краткая характеристика биотопа | Количество пойманных грызунов на 100 л/с | | | |
|--|--|-------|-------|------|
| | весна | лето | осень | зима |
| Горельник первого года | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Вырубка первого года | 0 | 0 | 1.67 | 0.96 |
| 75-летнее насаждение A ₂ -С | 0.98 | 0.31 | 4.41 | 1.46 |
| 90-летнее насаждение B ₂ -дС | 1.74 | 2.21 | 12.64 | 2.58 |
| 170-летнее насаждение C ₂ -дС | 3.51 | 10.51 | 30.14 | 8.61 |

Таким образом, влияние популяций мышевидных грызунов на процессы естественного возобновления нецелесообразно относить к категории негативных явлений, поскольку перекрытие экологических ниш рассматриваемых популяций минимализировано в пространстве и во времени. В то же время нельзя совсем игнорировать взаимное влияние

популяций, поскольку зоны диффузного перекрытия популяций существуют, потребление семян будет закономерным, но не катастрофическим явлением.

Очевидно, между вероятным стартом ценопопуляции подроста сосны и ростом популяций грызунов существует значительный временной разрыв. Этот разрыв можно считать экологическим фактором, обеспечивающим успешность реализации репродуктивного потенциала сосняков в категорию самосева.

Полученные нами результаты позволяют выдвинуть рабочую гипотезу о комплементарности экологической ниши и возобновления, которую можно с определенной степенью условности обозначить следующим образом. Комплементарность экологической ниши структуре и состоянию ценопопуляции подроста является неотъемлемым свойством процесса, соответствием между емкостью ниши и активизацией естественного возобновления придонских боров. Изменение комплекса экологических факторов – обязательное условие для формирования ниши возобновления.

Возвращаясь к вопросу изменения (нарушения) баланса экологических факторов как одного из определяющих условий оптимизации процесса, еще раз подчеркнем следующие его характерные черты. Это увеличение количества осадков, превышающее многолетнюю среднегодовую величину в 1.3–1.5 и более раза, аккумуляция зольных элементов на поверхности почвы, резкое (двух – пятикратное) возрастание численности микроорганизмов и изменение структуры микробиоценоза гаревого субстрата, исключение негативного влияния злаковых и популяционного пресса мышевидных грызунов на фоне обильного плодоношения сосняков. Учитывая качественные и количественные изменения экологической ниши, «всплеск» возобновления можно рассматривать как реализацию избыточной энергии, направленной на восстановление и поддержание популяционного пространства сосны в бассейне Северского Донца. Экологический баланс и динамика составляющих экосистемы следуют за изменениями энергетического баланса лесных экосистем. С позиции оценки успешности процесса возобновления формирование экологической ниши является результатом определенного энергетического состояния экосистемы, которая находит свое отображение посредством изменения баланса экологических факторов. Это необходимое условие успешности старта ценопопуляции подроста и дальнейшей авторегуляции волны возобновления в пределах лесной экосистемы. Для каждого типа леса границы и количественные характеристики такого состояния будут иметь определенные отличия.

Выводы

Активизация естественного возобновления придонских боров является ответной реакцией популяции сосны на изменение баланса экологических факторов абиотического и биотического порядка, которые прослеживаются на уровне количественных характеристик составляющих лесного биогеоценоза. Процесс возобновления можно рассматривать как реализацию избыточной энергии окружающей среды, преобразованную через структурно-функциональные особенности ценопопуляций подроста. Реакция популяции сосны на нарушение баланса экологических факторов наиболее рельефно прослеживается в двух направлениях: в первом варианте – это успешная реализация репродуктивного потенциала в пределах сформированной ниши возобновления, во втором – этот процесс исключен, поскольку отсутствует комплекс факторов, отвечающих его реализации. Между граничными вариантами, или сценариями, существует спектр переходных, отображающих возможное разнообразие сочетаний экологических факторов или соответствие между потенциальной и реализованной нишами.

Применение рабочей гипотезы о комплементарности экологической ниши и процессов возобновления позволяет объяснить наполнение, структуру ниши и степень ее соответствия жизненному состоянию ценопопуляции подроста. Использование основных положений гипотезы служит основанием для совершенствования теории возобновления и решения ряда практических вопросов реализации процесса в заданных условиях.

Список литературы References

1. Бобровский М.В. 2010. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М., КМК, 481.
Bobrovskij M.V. 2010. Lesnye pochvy Evropejskoj Rossii: bioticheskie i antropogennye faktory formirovanija [Forest soils of European Russia: biotic and anthropogenic factors of formation]. Moscow, KMK, 481. (in Russian)
2. Воробьев Д.В. 1967. Методика лесотипологических исследований. Киев, Урожай, 388.



- Vorob'ev D.V. 1967. Metodika lesotipologicheskikh issledovanij [Research Methodology lesotipologicheskikh]. Kiev, Urozhaj, 388. (in Russian)
3. Врадий Н.И. 1961. Пристенные боры Украины и способы создания в них лесных культур. Дис. ... канд. с.-х. наук. Харьков, 365.
- Vradij N.I. 1961. Pristepnye bory Ukrainy i sposoby sozdanija v nih lesnyh kul'tur [Pristepnye forests of Ukraine and how to create them in the forest cultures]. Dis. ... cand. agricultural science. Kharkov, 365. (in Russian)
4. Грейг-Смит П. 1967. Количественная экология растений. Пер. с англ. М., Мир, 358. (Greig-Smith P. 1964. Quantitative plant ecology. Butterworth, Washington, 356.)
- Grejg-Smit P. 1967. Kolichestvennaja jekologija rastenij [Quantitative plant ecology]. Moskow, Mir, 358. (Greig-Smith P. 1964. Quantitative plant ecology. Butterworth, Washington, 356.)
5. Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. Пер. с англ. М., Мир, 184. (Dzhiller P. 1988. Community structure and ecological niche. Springer-Verlag, 184.)
- Dzhiller P. 1988. Struktura soobshhestv i jekologicheskaja nisha [Structure of communities and ecological niche]. Moskow, Mir, 1988. (Dzhiller P. 1988. Community structure and ecological niche. Springer-Verlag, 184.)
6. Дмитрієвський П.І. 1928. До питання про поновлення соснових лісів природним підростом. Вісті ХСГІ, (10): 1–21.
- Dmitrievskij P.I. 1928. On the renovation natural pine forests adolescents. Visti HSGI, (10): 1–21. (in Ukraine)
7. Доспехов Б.А. 1965. Методика полевого опыта. М., Колос, 423.
- Dosphehov B.A. 1965. Metodika polevogo opyta [Methods of increase of the field Experience]. Moskow, Kolos, 423. (in Russian)
8. Злобин Ю.А. 1976. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород. Лесоведение, (6): 72–79.
- Zlobin Ju.A. 1976. Quality Evaluation cenopopulations podrosta drevesnyh breeds. Lesovedenye [Russian Journal of Forest Science], (6): 72–79. (in Russian)
9. Злобин Ю.А. 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы, 263.
- Zlobin Ju.A. 2009. Populjacionnaja jekologija rastenij: sovremennoe sostojanie, tochki rosta. [Populyatsionnaya ecology of plants: modern status, terms of growth]. Sumy, 263. (in Ukraine)
10. Межжерин В.А. 1987. Концепция энергетического баланса в современной экологии. Экология, (5): 15–22.
- Mezhzherin V.A. 1987. The concept of balance in the modern power machinery ekolohy. Jekologija [Russian Journal of Ecology], (5): 15–22. (in Russian)
11. Тихоненко Д.Г. (ред.). 2002. Микробиология грунтов. Харьков, 136.
- Tihonenok D.G. (red.). 2002. Mikrobiologija gruntiv [Soil Microbiology]. Kharkov, 136. (in Ukraine)
12. Окунь Я. 1974. Факторный анализ. М., Статистика, 199.
- Okun' Ja. 1974. Faktornyj analiz [Factor analysis]. Moskow, Statistika, 199. (in Russian)
13. Остапенко Б.Ф. 1982. Водный режим свежей субори южной Левобережной Лесостепи УССР. В кн.: Труды ХСХИ Т. 286. Типологические основы ведения лесного хозяйства. Харьков, ХСХИ: 35–42. (in Russian)
- Ostapenko B.F. 1982. Fresh water regime Pinetum compositum southern left-bank forest-steppe USSR. In: Trudy HSHI. T. 286. Tipologicheskie osnovy vedenija lesnogo hozjajstva [Proceedings of HSKHI. Vol. 286. Typological bases forestry]. Kharkov, HSHI: 35–42. (in Russian)
14. Пятницький С.С. 1964. Лесовозобновление в условиях Левобережной Лесостепи УССР. В кн.: Труды ХСХИ. Т. XLV. Лесоразведение и возобновление. Харьков, ХСХИ: 3–23.
- Pjatnickij S.S. 1964. Reforestation in a left-bank forest-steppe USSR. In: Trudy HSHI. T. XLV. Lessorazvedenie i vozobnovlenie: [Proceedings of HSKHI. Vol. 286. Forestation and renewal]. Kharkov, HSHI: 3–23. (in Russian)
15. Пятницький С.С. 1959. Методика исследований естественного семенного возобновления в лесах Левобережной Лесостепи Украины. Харьков, ХСХИ, 26.
- Pjatnickij S.S. 1959. Metodika issledovanij estestvennogo semennogo vozobnovlenija v lesah levoberezhnoj Lesostepi Ukrainy [The research methodology of natural seed regeneration in the forests of the left-bank forest-steppe of Ukraine]. Kharkov, HSKHI, 26. (in Russian)
16. Салтыков А.Н., Новосад К.Б. 2012. Микрофлора гравельных субстратов дерновых и примитивных почв в борах степной зоны Левобережной Украины. Вісник ХНАУ ім. В.В. Докучаєва, (4): 194–200.
- Saltykov A.N., Novosad K.B. 2012. Microflora cinder substrates turf and soil in the primitive forests of the steppe zone of the Left-Bank Ukraine. Visnik HNAU im. V.V. Dokuchaeva, (4): 194–200. (in Russian)
17. Салтыков А.Н. 2014. Структурно-функциональные особенности естественного возобновления приднепровских боров. Харьков, ХНАУ, 361 с.
- Saltykov A.N. 2014. Strukturno-funkcional'nye osobennosti estestvennogo vozobnovlenija pridoneckih borov [Structural and functional features of the natural regeneration of pine forests near Donetsk]. Kharkov, HNAU, 361. (in Russian)
18. Санников С.Н., Санникова Н.С. 1985. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., Наука, 152.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S. 1985. Jekologija estestvennogo vozobnovlenija sosny pod pologom lesa [Ecology of natural regeneration under the canopy of pine Forest]. Moskow, Nauka, 152. (in Russian)



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

Sannikov S.N. 1992. *Jekologija i geografija estestvennogo vozobnovlenija sosny obyknovennoj* [Ecology and geography of natural regeneration of Scots pine]. Moscow, Nauka, 264. (in Russian)

20. Сукачев В.Н. 1972. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. М., Наука, 331.

Sukachev V.N. 1972. *Izbrannye trudy. T. 1. Osnovy lesnoj tipologii i biogeocenologii* [Selected Works. Vol. 1. Fundamentals of forest typology and biogeocenology]. Moscow, Nauka, 331. (in Russian)

21. Тихоненко Д.Г., Васильева Л.И. 1976. Биологическая характеристика легких почв разных эда-topов. В кн.: Труды ХСХИ. Т. 225. Повышение продуктивности и защитной роли насаждений. Харьков, ХСХИ: 102–109.

Tihonenko D.G., Vasil'eva L.I. 1976. Biological characteristics of different light soils edatopov. *In: Trudy HSHI. T. 225. Povyshenie produktivnosti i zashhitnoj roli nasadzhenij*: [Proceedings of HSKHI. Vol. 225. Increased productivity and protective role nasadzheny]. Kharkov, HSKHI: 102–109. (in Russian)

22. Тихоненко Д.Г., Культенко Е.С. 1973. Лесорастительные качества почво-грунтов боровой террасы р. Северский Донец. Труды ХСХИ. В кн.: Исследования по лесоводству и агролесомелиорации. Т. 190. Харьков, ХСХИ: 83–96.

Tihonenko D.G., Kulenko E.S. 1973. Silvicultural quality of soils of upland terraces of river Seversky Donets. *In: Trudy HSHI. T. 190. Issled. po lesovodstvu i agrolesomelioracii* [Proceedings of HSKHI. Vol. 190. Forestry and Agroforestry]. Kharkov, HSKHI: 83–96. (in Russian)