

Базовые онтогенетические спектры ценопопуляций ключевых видов черневых лесов Западного Саяна¹

На территории наветренного макросклона Западного Саяна до настоящего времени сохранились участки черневых кедровых лесов, нетронутые промышленными лесозаготовками. Благодаря длительному (многовековому) отсутствию пирогенного фактора в избыточно влажном климате кедровники имеют девственный, почти первобытный характер сообществ. В них до настоящего времени сохраняются наиболее древние для Сибири виды, восходящие по времени их господства в растительном покрове к неогеновому периоду кайнозойской эры, а по поясно-зональной приуроченности относимые к неморальным, связанным с распространением в третичное время в Сибири широколиственными и хвойно-широколиственными лесами [7]. Они представляют собой динамически равновесное состояние экосистемы, поддерживаемое устойчивым потоком поколений в популяциях всех видов биоты. Цель исследования состояла в выявлении демографической структуры популяций видов-ценозообразователей климаксовых кедровников, являющихся фоновыми для черневого высотно-поясного комплекса типов леса Западного Саяна. Объектами исследования являлись ценопопуляции видов *Pinus sibirica* (Du Tour), *Abies sibirica* (Ledeb.) и *Betula pendula* (Roth) в кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом, типичном для черневых лесов Джебашско-Амыльского лесорастительного округа Западного Саяна [8].

Исследования проводились на постоянной пробной площади № 3 Ермаковско-го стационара Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, заложенной в 1960 г. под руководством И. В. Семечкина и послужившей в дальнейшем базой для долговременных многоплановых исследований. Объект расположен в бассейне р. Малый Кебеж, на нижней части склона юго-западной экспозиции, крутизной 21° (53°01' с.ш., 92°59' в.д.). Почва бурая лесная суглинистая на каменисто-щебнистом делювии хлоритовых сланцев. Древостой II класса бонитета имеет характерный для климаксовых черневых кедровников смешанный состав (8К2ПедБ, где К – кедр, П – пихта, Б – береза) и сложную вертикальную структуру древостоя (три яруса высотой 31, 22 и 12 м). Горизонтальная мозаичность проявляется в неравномерности сомкнутости древесного полога (0,3–0,9), разнообразии микробиотопов и наличии устойчивых синузий (крупнотравно-папоротниковая, вейниково-щитовниковая, борцово-осочковая, осочковая, кисличная), как постоянных элементов структуры одного типа леса. В опубликованных ранее работах (Поляков, 2007 и др.) представлены таксационные характеристики древостоя, полученные по материалам четырех этапов таксации насаждений (1960, 1965, 1990, 1999 гг.), а также анализ динамики этих показателей за 40 лет. В 2017 г. был проведен пятый этап перечислительной таксации древостоя и учет возобновления, с определением онтогенетического состояния [2; 5] и жизнеспособности [1] древесных пород, а также выполнено очередное геоботаническое описание пробной площади.

Возрастная структура ценопопуляции кедра была отнесена к циклично-разновозрастному типу [6]. В целом ценопопуляция кедра имеет нормальное состояние с полночленным двухвершинным онтогенетическим спектром [2]. Наблюдается преобладание численности имматурных (55 %) и ювенильных (18 %)

* М. Е. Коновалова, Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (Красноярск).

E-mail: markonovalova@mail.ru

¹ Работа выполнена при поддержке РФФИ (№18-05-00781 А).

особей хорошего санитарного состояния (рисунок). Следует отметить отсутствие крупного подроста кедра и существенное варьирование численности мелкого подроста кедра по годам, за счет его периодического появления и быстрой гибели (в возрасте до 5–10 лет). Второй пик онтогенетического спектра образует суммарная доля генеративных особей (23 %) в здоровом, ослабленном и усыхающем состоянии. Деревьев кедра постгенеративного периода нами не отмечено, также как и в работах [5], так как старшие деревья, возраст которых превышает 460 лет, хоть и имеют признаки ослабления, но сохраняют генеративную функцию. Наименьшей численностью отличаются особи виргинильного состояния: 2 % – в хорошем, реже – в ослабленном состоянии.

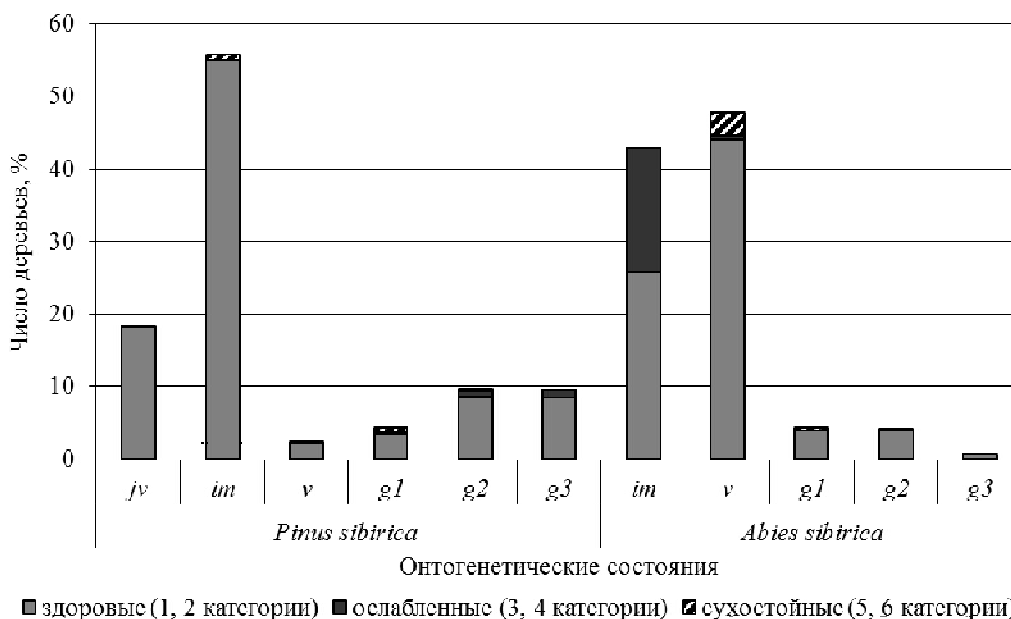


Рис. 1. Демографическая структура ценопопуляций видов *Pinus sibirica* и *Abies sibirica* в климаксовом кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниково-моховом. Онтогенетические состояния: *jv* – ювенильное; *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g1* – молодое генеративное; *g2* – зрелое генеративное; *g3* – старое генеративное.

Пихтовая часть древостоя имеет абсолютно разновозрастную структуру. Онтогенетический спектр пихты характеризуется полночленностью и выраженной левосторонней асимметрией: постоянно сохраняется численное доминирование особей имматурного (43 %) и виргинильного (45 %) состояния. Суммарная численность генеративных особей составляет 9 %. Это свидетельствует о непрерывности возобновления пихты и постоянной насыщенности ценопопуляции молодыми поколениями. Во времени наблюдается накопление особей имматурного состояния до 20–30 лет, а затем происходит усиленный отпад. Именно в этом поколении наблюдается максимальное число ослабленных и усыхающих деревьев (до 40 % численности). Виргинильные деревья пихты находятся в здоровом, ослабленном и усыхающем состоянии (последние два в сумме составляют около 10 % численности), многочисленные молодые и зрелые генеративные деревья – здоровые и, реже, ослабленные (10 и 4 % численности, соответственно). Поколение пихты, достигшее старой генеративной стадии развития, имеет удовлетворительное санитарное состояние.

Раннесукцессионный вид черневых лесов – береза [3] имеет фрагментированный онтогенетический спектр, включающий только молодые генеративные особи. Примечательно, что за прошедший более чем 50-ти летний период наблюдений на пробной площади не всегда отмечалось присутствие этого вида в составе древо-

стоя [6]. Все это свидетельствует об эпизодическом появлении березы в коренных черневых кедрово-пихтовых сообществах.

Таким образом, ценопопуляции двух ключевых видов (как кедра, так и пихты) в климаксовом кедровнике осочково-крупнотравно-папоротниковом демонстрируют устойчивые, хотя и отличающиеся демографические структуры, отражающие различные популяционные стратегии этих видов. Постоянное взаимодействие ценопопуляции кедра, имеющего конкурентную стратегию, и пихты, имеющей толерантно-конкурентную стратегию, в условиях высочайшей фитоценотической роли травяного яруса (субэдификатора) обеспечивает стабильность всей экосистемы. Кедр, являясь основным эдификатором сообщества, формирует общий характер мозаики. Однако успешность его возобновления в условиях господства видов крупнотравья и крупных лесных папоротников во многом зависит от динамики ценопопуляции пихты. Мощная возобновительная способность и теневыносливость пихты позволяет ей постоянно внедряться в основной полог древостоя, образуя биогруппы вблизи деревьев старших поколений кедра. Под пологом этих плотных биогрупп снижается мощность травяного яруса, а затем постоянно формируются (и периодически гибнут) новые поколения кедра. Выход этих поколений кедра в основной ярус древостоя сопряжен с периодами частичного распада пихтовых биогрупп. Как результат, происходит смена возрастных поколений кедра каждые 250–270 лет [6]. Менее интенсивное, но более стабильное пополнение ценопопуляции кедра происходит за счет формирования молодых поколений на крупномерном валеже после гибели старовозрастных деревьев кедра.

Полученные в результате базовые онтогенетические спектры ключевых видов осочково-крупнотравно-папоротниковых кедровников характеризуют устойчивое состояние экосистем, включающих широкий ряд редких видов флоры и фауны черневых лесов [4]. Эталонные параметры структуры ценопопуляций видов-ценообразователей послужат основой объективной оценки сукцессионного статуса нарушенных лесных экосистем, включая масштабные вырубki черневых кедровников 40–80-х гг. XX века, и прогноза их развития. Это позволит разработать практические рекомендации по сохранению биоразнообразия и повышению эффективности управления горными лесами.

Литература

1. Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. – 1997. – № 4. – С. 51–57.
2. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М. : Наука, 2004. – 575 с.
3. Ермоленко П. М. Формирование состава хвойно-лиственных молодняков на вырубках кедровников в черневом поясе Западного Саяна // Формирование и продуктивность древостоев. – Новосибирск : Наука : Сибирское отделение, 1981. – С. 53–70.
4. Красная книга Красноярского края : в 2 т. Т. 2 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов / Н. В. Степанов, Е. Б. Андреева, Е. М. Антипова, А. Н. Васильев, М. П. Журбенко, А. И. Ирошников, О. Е. Крючкова, Г. В. Кузнецова, Н. П. Кутафьева, Д. И. Назимова, А. В. Пименов, Е. Б. Поспелова, Ю. А. Ребриев, А. Е. Сонникова, Н. Н. Тупицына, Г. П. Урбанавичюс, В. Э. Федосов, И. П. Филиппова, Д. Н. Шауло, С. С. Щербина, И. Е. Ямских ; отв. ред. Н. В. Степанов. – 2- изд., перераб. и доп. – Красноярск : Сибирский федеральный университет, 2012. – 572 с.
5. Николаева С. А., Велисевич С. Н., Савчук Д. А. Онтогенез кедра сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2008. – № 3 (4). – С. 24–34.
6. Поляков В. И. Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2007. – 181 с.

7. Степанов Н. В. Сосудистые растения приенисейских Саян : дис. ... д-ра биол. наук 03.02.14 – Биологические ресурсы. – Красноярск, 2014. – 791 с.

8. Типы лесов гор Южной Сибири. – Новосибирск : Наука, 1980. – 336 с.

M. E. Konovalova,

Sukachev Institute of Forest SB RAS,

Federal Research center

«Krasnoyarsk Science Center SB RAS»

(Krasnoyarsk)

**THE BASIC ONTOGENETIC SPECTRUM
OF KEY-SPECIES POPULATIONS
IN THE SIBERIAN PINE-FIR CHERN FOREST
IN WEST SAYAN MOUNTAINS**

The ontogenetic structure of natural populations of key-species (*Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Betula pendula*) are investigated from the example of old-growth Siberian Pine-Fir chern mountain forest with fern and tall herbaceous vegetation (West Sayan, 53°01' N, 92°59' E). Populations of Siberian Pine and Fir have different structure, but both were found to be sustainable. In conditions of strong phytocoenotic significance of ferns and tall herbs the development of these species populations depends on each other. Birch has a fragmented ontogenetic structure. The resulting etalon parameters of key-species population structure will serve as the basis of an objective assessment of disturbed mountain forest ecosystems successional status.