

УДК 630*182

ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЧЕРНЕВЫХ ПИХТОВО-ОСИНОВЫХ ЛЕСОВ В ПРЕДГОРЬЯХ ЗАПАДНОГО САЯНА*

© 2007 г. Д. М. Исмаилова, Д. И. Назимова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 10.08.2006 г.

Рассматривается пространственно-временная динамика структуры производных пихтОВО-осиНОВЫХ лесов на примере фитоценозов, типичных для черневого низкогорного пояса Западного Саяна. Охарактеризованы стадии демулационной 40-летней сукцессии в осинниках и пихтОВО-осиНОВЫХ сообществах одного типа условий местообитания. Приводятся сравнительные данные о составе, структуре древостоя, подлеска, травяного покрова. Два альтернативных пути динамики иллюстрируют стохастический характер антропогенной сукцессии на границе черневых и смешанных сосново-мелколиственных лесов в низкогорьях Алтае-Саянского экорегиона.

Черневые леса, фитоценотическая структура, восстановительные сукцессии.

Вопросу изучения динамики состава и структуры растительных сообществ посвящены многочисленные исследования [1, 3, 5, 6, 9, 14, 18, 23, 25]. Одной из основных форм динамики растительности являются сукцессии - постепенные изменения, протекающие векторизовано в результате внешних и внутренних причин, при этом не возникает принципиально новых по флористическому составу и структуре сообществ [7].

Однако в случае сочетания двух типов изменения растительности во времени - нарушения и последующей восстановительной сукцессии состав и структура сообществ могут существенно различаться даже в одном типе условий местообитания до этапа установления условно-коренного типа леса.

Для оценки динамики лесных экосистем существуют два подхода: подбор временных рядов ("chronosequence approach") [24] и исследования на постоянных участках [22]. Последний предпочтительней, поскольку позволяет проследить темпы и направления изменения состава, строения, взаимоотношений между фитоценотическими структурами *in situ*.

Изучение долговременной динамики производных черневых лесов в Западном Саяне начато в 60-х годах XX в., с момента основания Ермаковского стационара Институтом леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Низкогорные леса (350-500 м над

ур. моря) почти полностью были вырублены в 40-х годах прошлого столетия, и после рубок сформировались смешанные насаждения возраста 50-80 лет с преобладанием осины, пихты и участием березы, кедра, изредка сосны. На дренированных местообитаниях распространены типы леса крупнотравно-папоротниковой группы, а в низинных и заболоченных местообитаниях - травяно-болотной группы.

Основными признаками черневых лесов Западного Саяна, реликтовой формации плиоценового возраста являются разреженность, разновозрастность, высокая производительность и олиго- или монодоминантный состав древостоев из кедра, пихты, осины и березы, хорошее развитие подлеска из черемухи, рябины и калины, спиреи, богатство флористического состава травяного покрова с преобладанием крупнотравья, крупных лесных папоротников и неморального широко-травья [10-16, 21].

Целью 40-летнего исследования было изучение фитоценотической структуры производных насаждений, траекторий ее динамики и стадий развития. Одновременно это исследование могло послужить проверкой гипотезы мозаично-циклического развития лесных биогеоценозов [26].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Комплексные исследования по изучению состава, структуры и динамики лесов Западного Саяна проводились с 1966 по 2005 г. на Ермаковском стационаре Института леса [4, 13, 16]. Впервые

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (04-04-48721).

Таблица 1. Таксационная характеристика сообществ на экспериментальных площадях

Пр. пл.	Год	Состав	<i>A</i> , лет	$N_{\text{всех}}$, экз. га ⁻¹	$N_{\text{к}}$, экз. га ⁻¹	<i>H</i> , м	$D_{1.3}$ ср, см	<i>M</i> , м ³ га ⁻¹
А-III	1966	7Ос2Б1П, С + К	30-40	1144	140	12	14.2	100
	1984	3,5Ос3,5Б1,8К0,7С0,5Ив, ед. П	50-60	624	184	17.2	20.5	216
	2005	4Ос3К2Б1С ед. П	75-80	320	152	18.6	37.4	226
А-I	1966	5Ос2Б2П1К + С	30-40	3472	328	11.5	15.6	106
	1984	I ярус: 7Ос2Б1К + П ед. С	50-60	428	36	24.5	27.5	224
		II ярус: 7П2К1Б ед. Ос		2964	260	9.8	9.5	96
	2005	I ярус: 5Ос2П2Б1К	75-80	466	15	25.7	31.5	270
		II ярус: 7П2К1Б		1042	46	14.6	12	67

Примечание. *A* - возраст древостоя, $N_{\text{всех}}$ - общее число стволов, $N_{\text{к}}$ - число стволов кедр, *H* - средняя высота, $D_{1.3}$ - таксационный диаметр, *M* - запас древесины.

получены данные по восстановлению производных черневых лесов на объекте Китаева гора (53°08' с.ш., 92°54' в.д.), граничащем с предгорным поясом сосново-лиственных лесов, где процесс восстановительной сукцессии нехарактерен для черневого пояса.

Постоянные объекты на ключевом участке Китаева гора расположены в низкогорной полосе Кулумысского хребта на высоте 400-420 м над ур. моря. Ю.И. Ершов относит почву на участке к дерново-подзолистой [17]. Она имеет ясно дифференцированный профиль следующей структуры: 0I-AI-AIA₂-A2-A₂B₁-BI-B₁-B₁C-C общей мощностью 2.1 м. Почва текстурно-дифференцированная, с осветленным горизонтом на глинистых отложениях. Изучалась динамика состава и структуры производных низкогорных черневых лесов по материалам постоянных пробных площадей, заложенных в 1966 г. Н.П. Поликарповым, П.М. Ермоленко и Д.И. Назимовой. Проводились периодические таксационные описания древостоя. Выполнено картирование горизонтальных проекций крон деревьев и кустарников, синузальной структуры травяного покрова в масштабе 1:100, для чего вся площадь разбивалась на квадраты 25 м². Состояние естественного возобновления темнохвойных и лиственных пород оценивалось путем учета подроста на площадках, а также визуально. Кроме того, проводились повторные геоботанические описания с привязкой к определенному сезонному состоянию по общей методике В.Н. Сукачева и С.В. Зонна [20]. В итоге обработки данных по составу, вертикальному и горизонтальному строению фитоценозов выявились темпы и направления сукцессий. Часть результатов, касающаяся мозаичной структуры фитоценозов и ее динамики, обусловленной причинами внутрифитоценотического характера, рассматривается на примере картирования пробных площадей по ярусам.

Разнообразие видового состава оценено на начальной и конечной стадиях наблюдения с помощью функции Шеннона-Уивера: $H' = - \sum p_i \log_2(p_i)$, где p_i - доля участия отдельных видов в проективном покрытии *i*-го вида [27]. По соотношению обилия видов эколого-ценотических групп (ЭЦГ) была охарактеризована структура видового разнообразия. Виды разнесены по ЭЦГ вслед за Д.И. Назимовой и Н.И. Молоковой [8, 10]. Соотношение эколого-ценотических спектров видов травяного покрова дает расширенное представление о сукцессионных этапах развития сообществ [2].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

40-летняя динамика состава и структуры древостоя, подлеска и травяного яруса рассматривается на примере двух фитоценозов, расположенных в непосредственной близости друг от друга в одном типе лесорастительных условий, характерном для предгорий.

Постоянная пробная площадь А-III (пр. пл.) размером 0.25 га в 1966 г. представляла осинник крупнотравно-папортниковый (7Ос2Б1П, С + К) в возрасте 30-40 лет. Таксационная характеристика сообщества представлена в табл. 1. Подлесок средней густоты образован из черемухи, ивы козьей, спиреи дубровколистной, малины, калины, рябины и черной смородины. Результаты картирования горизонтальных проекций крон древостоя и подлеска показывают, что размещение видов деревьев и кустарников по площади неравномерно. Ярко выраженная куртинность характерна для кедр и сосны (рис. 1). Более размытые группировки свойственны березе и особенно осине, деревья которой продуцируют большое число энергично растущих корневых отпрысков. Сходные тенденции отмечены для ивы и черемухи, доминирующих в подлеске.

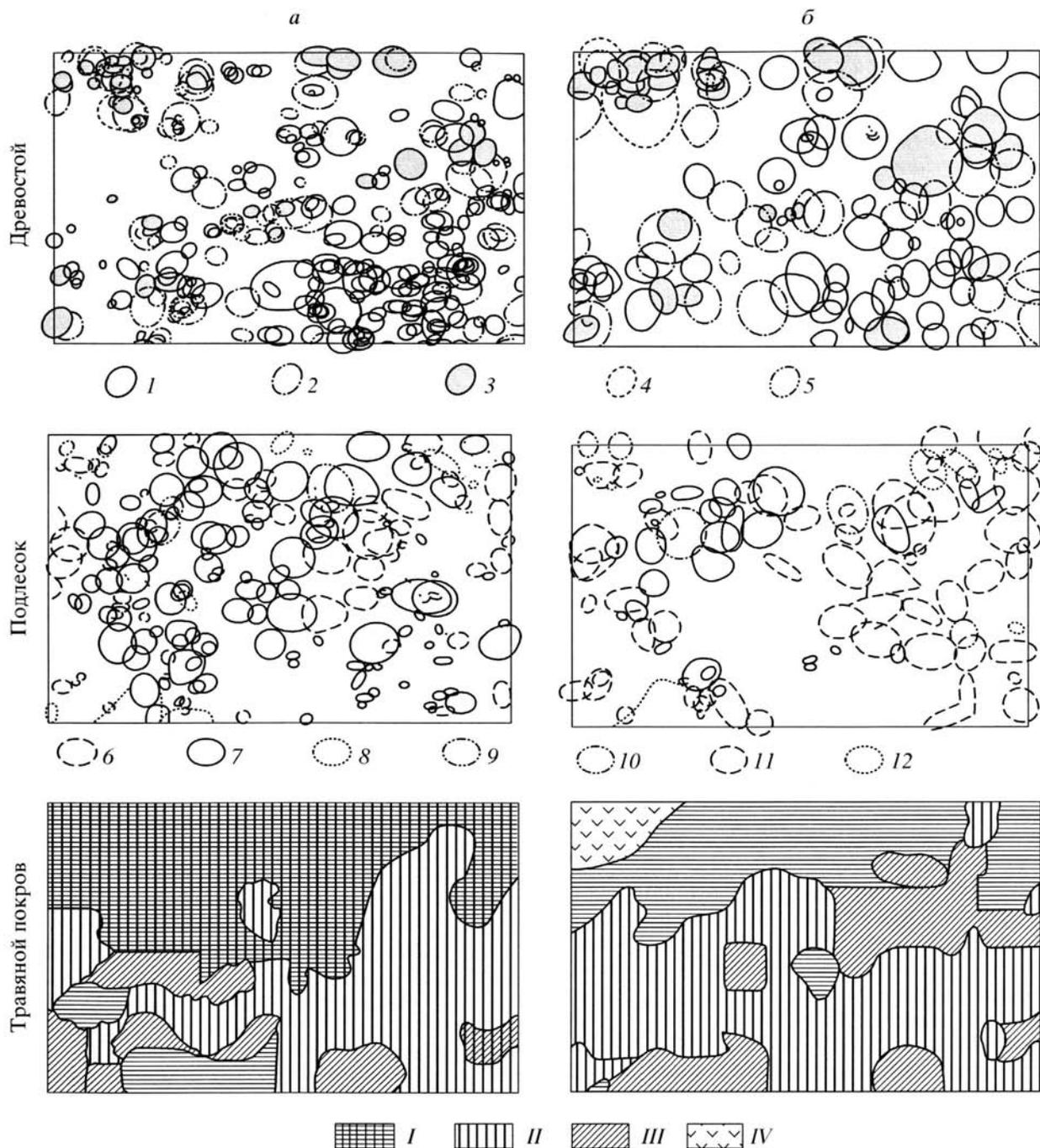


Рис. 1. Структура древостоя, подлеска и травяного покрова в осиннике крупнотравно-папоротниковом. *a* - данные за 1966 г., *б* - данные за 1984 г.

Древостой и подлесок: 1 - осина; 2 - береза; 3 - кедр; 4 - сосна; 5 - пихта; 6 - чермуха; 7 - ива козья; 8 - рябина; 9 - калина; 10 - смородина красная; 11 - малина; 12 - спирея дубровколистная.

Синузии: I - лабазниково-широкотравно-разнотравная; II - крупнотравно-широкотравно-папоротниковая; III - орляково-злаково-широкотравная; IV - осочковая.

Травяной покров в 1966 г. характеризуется мозаичностью, которая обусловлена внутренними фитогенными факторами, а именно неоднородностью размещения в пространстве деревьев и кустарников. Согласно В.Н. Сукачеву [19], подоб-

ные мозаики называются синузиями, т.е. структурными частями фитоценоза, обособленными флористически, экологически, фитоценотически, пространственно и фенологически. По материалам картирования травяного покрова в сообществе

выделены 3 синузии: крупнотравно-широкотравно-папоротниковая (*Aconitum septentrionale*, *Brunnera sibirica*, *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Pteridium aquilinum* и др.), лабазниково-широкотравно-разнотравная (*Filipendula ulmaria*, *Brunnera sibirica* и др.), и орляково-злаково-широкотравная (*Pteridium aquilinum*, *Brachypodium pinnatum*, *Milium effusum*, *Brunnera sibirica*) (рис. 1). Общее проективное покрытие составляло 90%.

Постоянная пр. пл. А-I размером 0.25 га на момент первого описания представляла осинник с пихтой папоротниково-широкотравный (50с2Б2П1К + С). Древостой отличался высокой сомкнутостью и большой густотой, число стволов при перече на гектар составляло 3472, что в 3 раза выше, чем на соседнем участке. В сообществе ярко выражена куртинность размещения особей пихты, кедра, более размыты группировки осины и березы. При столь высокой эдификаторной роли древесного яруса подлесок не формируется, единичны кусты черемухи, калины и спирей. Травяной ярус угнетен под сомкнутыми био группами пихт и представлен папоротниково-широкотравной и осочково-широкотравной синузией; для последней характерен рыхлопокровный вариант, занимающий 40% всей площади. Общее проективное покрытие травяного яруса 40%.

С развитием древостоя (молодняк - жердняк - средневозрастный древостой) происходят естественные смены фаз, сопровождающиеся горизонтальной и вертикальной дифференциацией древостоя, отпадом значительной части стволов и формированием двухъярусной структуры в сомкнутом осиново-пихтовом насаждении (А-I).

Древостой. При изначально сходном составе древостоя на пробных площадях сообщества развиваются в различных направлениях. За период наблюдения 1966-2005 гг. общая численность стволов в осиннике (А-III) уменьшилась на 72%, а в пихтово-осиновом лесу (А-I) на 57% к уровню 1966 г. вследствие усыхания отставших в росте угнетенных деревьев. Эта тенденция характерна для ценопопуляций всех пород, но более всего - для пихты и осины. Общая площадь проекций крон древостоя на пр. пл. А-III увеличилась с 43.5 до 57%. При этом с увеличением высоты и диаметра растущих деревьев постепенно накапливается запас древостоя: на пр. пл. А-III с 100 до 226 м³ га⁻¹, и на пр. пл. А-I с 106 до 337 м³ га⁻¹.

Можно констатировать (табл. 1), что на пр. пл. А-I, где изначально доминировала осина, ее господство заканчивается: она имеет все признаки рецессивной популяции с неполным возрастным циклом и преобладанием старых особей над молодыми. Пихтовая популяция, напротив, более устойчива, оптимально развита, имеет нормальное соотношение всех возрастных групп, что сви-

детельствует в пользу ее господства в самом ближайшем будущем. Доля кедра на пр. пл. А-I остается незначительной, хотя и возрастает. Возобновления кедра за весь 40-летний период не наблюдалось, как на пр. пл. А-I, так и на пр. пл. А-III, сначала из-за отсутствия генеративных особей кедра, а в дальнейшем с их появлением на соседних участках, из-за низкой сохранности семян в том числе сбора шишек населением. Появление на пр. пл. А-I под ярусом пихты редких всходов и гнезд кедра в самые последние годы (при учете в 2005 г. всходов - около 5000 экз. га⁻¹, среднего подростка - 120 экз. га⁻¹, крупный подрост отсутствует) говорит о том, что этот процесс становится возможным на участках с разреженным травяным покровом или в условиях господства таежного мелкотравья и осочки. По мере усиления плодоношения кедра этот процесс будет набирать силу. Напротив, заселение участков с крупнотравно-папоротниковым покровом новым поколением кедра практически исключено [13, 14, 16], и поэтому роль кедра останется незначительной. На пр. пл. А-III доля кедра к 2005 г. по запасу увеличилась до 3 единиц только благодаря вывалу части осины. Тем не менее ценопопуляция осины отличается высокой жизнеспособностью и имеет все, чтобы сохранить свой статус эдификатора на большей части площади.

Подлесок. Одновременно с выпадением деревьев изменяется соотношение и распределение в пространстве кустарников. На пр. пл. А-III ярус подлеска заметно тяготеет к окнам древесного полога. В ходе сукцессии изменяется не только степень густоты и проективного покрытия кустарников, но и жизнеспособность видов. С развитием древостоя снижается плодоношение черемухи, малины, калины. Полностью выпадает ива, вместе с тем увеличивает численность и плодоносит при осветлении реликтовый вид волчье лыко (*Daphne mezereum*) и появляется роза майская. Общая площадь проекций крон подлеска почти не меняется (46.3-45%), но фитоценологическая роль его снижается при усилении эдификаторной роли древостоя. На пр. пл. А-I ярус подлеска остается невыраженным.

Поскольку не отмечается полной корреляции между степенью развития подлеска и древесного яруса, выделение парцелл как структурных элементов биогеоценоза становится затруднительным на данном этапе.

Травяной покров, изначально сходный по видовому составу, реагирует на процессы, протекающие в верхних ярусах, как и на изменения внешнего фона, обусловленные погодно-климатическими флюктуациями. При формировании древостоя преимущественно из мелколиственных пород (А-III) на протяжении 40 лет в травяном ярусе доминируют *Matteuccia struthiopteris*, *Brun-*

Таблица 2. Динамика структуры сообществ за 40 лет наблюдения

Пр. пл.	Год	Тип сообщества	Синузии	S, %
А-III	1966	Осинник крупнотравно-папоротниковый	Крупнотравно-широкотравно-папоротниковая	40
			Лабазниково-широкотравно-разнотравная	48
			Орляково-злаково-широкотравная	12
	1984	То же	Крупнотравно-широкотравно-папоротниковая	52
			Лабазниково-широкотравно-разнотравная	28
			Папоротниково-разнотравная	16
	2005	Осинник с кедром крупнотравно-папоротниковый	Осочковая	4
			Крупнотравно-широкотравно-папоротниковая	80
			Лабазниково-широкотравно-папоротниковая	9
А-I	1966	Осинник с пихтой папоротниково-широкотравный	Злаково-осочковая	11
			Папоротниково-широкотравная	52
			Осочково-широкотравная рыхлопокровная	40
	1984	Пихтово-осиновый лес осочково-широкотравный	Осочково-широкотравная	8
			Папоротниково-широкотравная	1
			Осочково-широкотравная рыхлопокровная	26
	2005	Пихтово-осиновый лес мелко-травно-осочковый	Осочково-широкотравная	1
			Осочковая	8
			Мертвопокровная	64
			Мелкотравно-осочковая	63
			Осочково-мелкотравная рыхлопокровная	13
			Широкотравно-осочковая	14
			Крупнотравно-папоротниковая	5
			Злаковая	5

Примечание. S - площадь синузии.

nera sibirica, а также виды лугово-лесного крупнотравья высотой 80-110 см при сохранении общего проективного покрытия 90-100%. Синузиальная структура травяного покрова представлена на рис. 1. В ходе восстановительной сукцессии сохраняются основные структурные элементы, но расширяется площадь переходной синузии, характеризующейся меньшим проективным покрытием по сравнению с господствующей.

Можно констатировать, что присутствие кедра в небольшой примеси долгое время не меняет синузиальную структуру и состав сообществ, хотя степень развития трав несколько снижается на подкромовых участках. Резко меняется картина лишь при появлении пихты, которая проявляет свойства эдификатора уже на стадии молодых биогрупп, а позже сомкнутого второго яруса на отдельных участках (А-I). Более подробная характеристика динамики синузиальной структуры представлена в табл. 2.

В целом на пр. пл. А-III снижается обилие *Pteridium aquilinum*, выпадают сорные виды *Agrimonia pilosa*, *Geum aleppicum*, *Lamium album*, *Trifolium pretense*. Хотя видовая насыщенность травяного

покрова за 40-летний период снижается с 51 до 46 видов на площади 0.25 га, индекс разнообразия Шеннона практически не изменяется (с 3.7 до 3.6), поскольку состав и структура травяного покрова не претерпевают существенных изменений.

В осиннике с пихтой (А-I) происходит смена доминирующих видов трав в сообществе. В результате смыкания верхнего полога (до 1.0) снижается обилие крупных папоротников (*Pteridium aquilinum*, *Athyrium filix-femina*), неморальных реликтов (*Brunnera sibirica*, *Anemone baicalensis*, *Cruciata krylovii*). В условиях существенного затенения под пологом пихты остаются только вегетирующие экземпляры ветреницы байкальской, а с 1985 г. преимущество в развитии получают виды таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Stellaria bungeana*), теневыносливых трав (*Cerastium pauciflorum*), а также *Carex macroura*. Из состава травостоя выпадают сорные виды: *Agrimonia pilosa*, *Geum aleppicum*, *Plantago media*, *Prunella vulgaris*. В связи с возрастанием роли пихты видовая насыщенность нижнего яруса за 40-летний период снижается с 50 до 39 видов

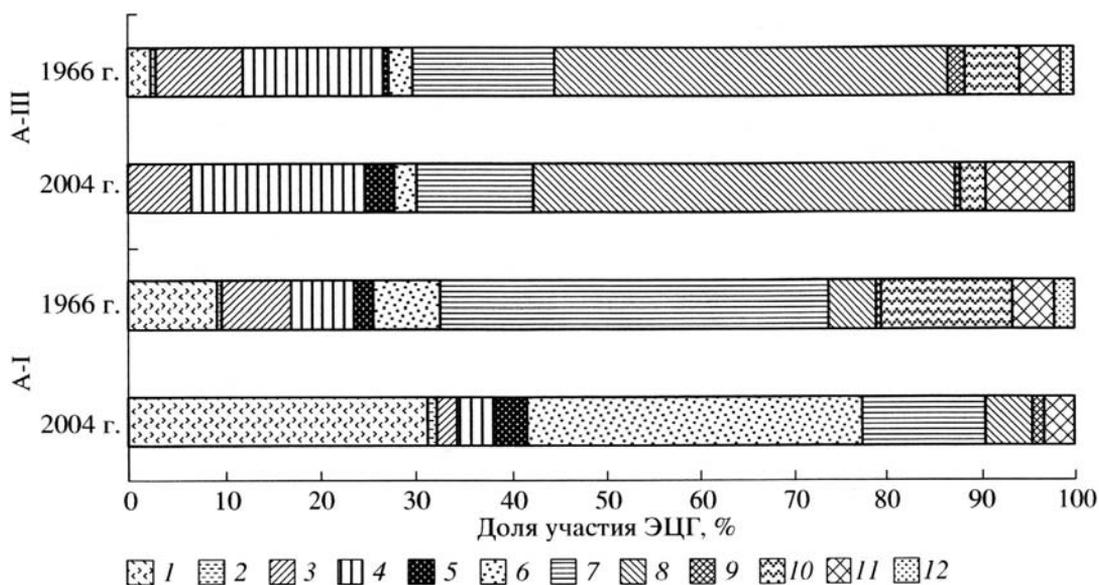


Рис. 2. Изменение спектров эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов в сообществах.

1 - группа осочки; 2 - группа боровых видов; 3 - группа лугового и лугово-лесного разнотравья и злаков; 4 - лугово-лесное крупнотравье; 5 - теневые травы; 6 - таежное мелкотравье; 7 - неморальные реликты; 8 - крупные лесные папоротники; 9 - травяно-болотные виды; 10 - группа орляка; 11 - группа вейника тупоколоскового; 12 - сорные виды.

на площади 0,25 га. Индекс разнообразия Шеннона за период наблюдения снижается с 4 до 3,2.

На рис. 2. представлены спектры ЭЦГ видов в начальной и последней точках наблюдения, рассчитанные по доле участия ЭЦГ видов в общем проективном покрытии травяного яруса сообществ. Эколого-ценотические спектры включают почти все группы видов, характерные для черневых лесов (неморальные реликты, лугово-лесное крупнотравье, крупные лесные папоротники и др.). Различия в динамике спектров связаны с различным средообразующим влиянием хвойных и мелколиственных пород.

В табл. 2 представлены данные по динамике фитоценотической структуры сообществ. В ответ на изменение древесного яруса происходит изменение синузального сложения травяного покрова.

В случае формирования древостоя преимущественно из мелколиственных пород (А-III) горизонтальная структура травяного покрова в период наблюдения складывается из двух доминирующих синузид: крупнотравно-широкотравно-папоротниковой (*Aconitum septentrionale*, *Brunnera sibirica*, *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Pteridium aquilinum* и др.) и лабазниково-широкотравно-папоротниковой (*Filipendula ulmaria*, *Brunnera sibirica* и др.). Доля лабазника невелика, но он выступает как дифференцирующий вид, индикатор ослабленного дренажа отдельных небольших участков пробной площади и сохраняется с высоким постоянством, хотя обилие его менялось на протяжении 40 лет от Cop 1 до Sol, с тенденцией к

заметному снижению в последние годы и замещению видами крупных папоротников - страусника и кочедыжника женского.

В более сомкнутом насаждении с менее мощным травяным покровом (А-I) доля участия пихты в составе древостоя увеличивается, и синузальная структура трансформируется: происходит замена доминирующих на площади папоротниково-широкотравной синузиды (*Anemone baicalensis*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris* и др.) и осочково-широкотравной рыхлопокровной (*Anemone baicalensis*, *Carex macroura* и др.) на мелкотравно-осочковую (*Oxalis acetosella*, *Cerastium pauciflorum*, *Carex macroura* и др.) и мелкотравную. Процесс этот занимает короткий временной отрезок (1985-2005 гг.) и выражается в элиминации крупных папоротников, экспансии осочки (*Carex macroura*). Под кронами пихт осочка активно вытесняет ветреницы байкальскую, алтайскую и отогнутую, подмаренник, вороний глаз, звездчатку Бунге. Осочка большехвостая отличается очень агрессивной стратегией, несмотря на свою сниженную жизнеспособность и распространение преимущественно вегетативным, а не семенным путем.

Возобновление. В осиннике крупнотравно-папоротниковом возобновление кедра, сосны и пихты неудовлетворительное на протяжении 40 лет, молодого подростка хвойных практически нет вследствие сильной конкуренции со стороны мощно развитого травяного покрова из крупных папоротников и видов группы лугово-лесного крупнотравья. Напротив, возобновление мелколиственных пород энергично растущими корневыми

ми отпрысками хорошее. В осиннике с пихтой папоротниково-широколистным складываются самые благоприятные условия для успешного возобновления пихты. Возобновление кедра остается крайне неудовлетворительным. Кедр уже начал плодоносить, он имеет хорошую продуктивность в 80-летнем возрасте, и можно ожидать, что его подрост будет более многочисленным на участках с разреженным травяным покровом.

Заключение. Таким образом, в ходе восстановительной сукцессии в период 35-70 лет от начала формирования смешанные пихтово-лиственные (с осинкой и березой) молодняки проходят стадию интенсивного изреживания осины и пихты (А-III, А-I). При этом осина и пихта проявляют все признаки конкурентных видов — лесообразователей с высокой степенью устойчивости. Это — норма поведения пихты и осины в условиях низкогорного черного пояса всей Алтайско-Саянской области. Осина сохраняет свое господство на значительной части этой территории, несмотря на близкое соседство пихты и кедра. Возможности смены ее кедром сильно ограничиваются отсутствием условий для его появления и последующего выживания под мощно развитым покровом из папоротников и крупнотравья, тем не менее формируются отдельные микроассоциации (парцеллы) с господством кедра, и он проявляет свойства высокой толерантности в силу своей долговечности. В результате в одном типе лесорастительных условий возникают разные по составу участки древостоев, а это вызывает перестройку всех элементов горизонтальной мозаики сообществ. Не всегда возможно выделить парцеллы как структурные элементы сообществ, охватывающие все ярусы лесного биогеоценоза, включая почву как обязательный его компонент. Перестройка синузальной структуры травяного яруса идет достаточно быстро, подлеска — медленнее, а изменение почвенных горизонтов — гораздо более длительный процесс. Тем не менее с появлением долгоживущих видов (популяций) лесообразователей мозаичная структура сообществ будет становиться более устойчивой.

В условиях оптимального гидротермического режима и минерального богатства почв в черных лесах под пологом осины создаются благоприятные условия освещения для формирования синузид с участием светолюбивых видов крупнотравья, господством крупных папоротников и видов неморального широколиственного, а также синузид весенних эфемероидов и лесного разнотравья. Моховой ярус не формируется вообще, что характерно для черных лесов в целом.

Динамика нижних ярусов, помимо всего прочего, обусловлена экзогенными причинами, о чем сказано в статье при анализе поведения отдельных видов и ЭЦГ. Для условий контакта подтайги

и черных лесов особый интерес представляет реакция видов таежной группы в сравнении с доминантами подтайги (осочка, орляк) а также неморальным широколиственным. Многолетние наблюдения на экспериментальных участках и прилегающих полигон-трансектах уже позволяют сделать заключение о быстрой ответной реакции каждой из этих групп на факторы как эндогенного (внутрифитоценотического), так и экзогенного (погодно-климатического, антропогенного) воздействия.

Поскольку рассмотренные сообщества располагаются в одном выделе и одном типе лесорастительных условий, они представляют собой разные типы производных насаждений и относятся к двум рядам развития одного коренного типа леса — осинника с пихтой и кедром низкогорного крупнотравно-широколистного-папоротникового.

Представление о мозаично-циклической структуре сообществ, слагаемых разными жизненными формами деревьев, подтверждается, если принять более широкую трактовку типа леса, охватывающую все структурные элементы древесного яруса, и допустить, что смена поколений осины и пихты будет создавать условия не только для осины как пионерного конкурентного вида, но и для пихты, и для кедра — видов с толерантной стратегией поведения. В отсутствие вмешательства со стороны человека пихта первая поселится под пологом осинника там, где она временно отсутствует. Таким образом, повторится на новом участке тот восстановительный ряд, который описан для осинника со вторым ярусом пихты, но на другом временном отрезке. В рассмотренных примерах представлены не все мозаики, характерные для рядов восстановительной динамики потенциального коренного типа леса, но приведенные данные говорят о сложности мозаичной структуры производных черных лесов и высокой динамичности ее во времени. Разнообразие сукцессионной динамики — один из способов поддержания динамического равновесия и проявление стохастического характера сукцессии, протекающей в лесных экосистемах с высоким биоразнообразием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Василевич В.И.* Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Ботан. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1-15.
2. Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. Смирнова О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
3. *Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
4. *Ермоленко П.М., Овчинникова Н.Ф.* Стационарные лесоводственные исследования в темнохвойных лесах Западного Саяна // Лесные стационары

- ные исследования, методы, результаты, перспективы. Тула: Гриф и К°, 2001. С. 221-224.
5. *Коновалова М.Е.* Восстановительно-возрастная динамика низкогорных лесов Приенисейской части Восточного Саяна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2004. 17 с.
 6. *Кузнецова Т.С.* Фитоценотическая структура кедровников Западного Саяна // Типы лесов Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1969. Вып. 2. С. 25-77.
 7. *Маркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
 8. *Молокова Н.И.* Эколого-ценотический анализ и феноиндикация высотно-поясных комплексов типов леса (на примере гумидных районов Саяна). Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1992. 16 с.
 9. *Москалюк Т.А.* Фитоценотическая структура лесов на севере и юге Дальнего Востока. Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 03.00.05. Владивосток, 2004. 42 с.
 10. *Назимова Д.И.* Типы леса северной части Западного Саяна // Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 108-132.
 11. *Назимова Д.И.* Лесорастительное районирование Западного Саяна // Лесоведение. 1968. № 1. С. 3-17.
 12. *Назимова Д.И.* Горные темнохвойные леса Западного Саяна (опыт эколого-фитоценотической классификации). Л.: Наука, 1975. 119 с.
 13. *Назимова Д.И.* Фитоценотические аспекты пространственно-временной изменчивости типа леса в связи с антропогенным воздействием // Эколого-фитоценотические особенности лесов Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1982. С. 3-15.
 14. *Назимова Д.И., Ермоленко П.М.* Динамика синузальной структуры при восстановительных сукцессиях лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 54-87.
 15. *Назимова Д.И., Пономарев Е.И., Степанов Н.В., Федотова Е.В.* Черневые темнохвойные леса на юге Красноярского края и проблемы их обзорного картографирования // Лесоведение. 2005. № 1. С. 12-18.
 16. *Поликарпов Н.П.* Комплексные исследования в горных лесах Западного Саяна // Вопросы лесоведения. Красноярск: Кн. изд-во, 1970. Т. 1. С. 26-79.
 17. Путеводитель экскурсий VIII Всесоюзного съезда почвоведов. Новосибирск: Наука, 1989. С. 117-161.
 18. *Смолоногов Е.П., Шилов А.М.* Восстановительно-возрастная динамика лесов Билимбаевского опытно-показательного лесхоза // Восстановительная и возрастная динамика таежных лесов Среднего Урала. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УрО АН СССР, 1987. С. 4-46.
 19. *Сукачев В.Н.* Некоторые общие вопросы теоретической фитоценологии // Вопросы ботаники. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 290-300.
 20. *Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
 21. Типы лесов гор Южной Сибири / Под ред. Смагина В.Н. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.
 22. *Bakker F.A., Olf H.J., Willems J.H., Zoebel M.* Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? // J. Veg. Sci. 1996. V. 7. P. 145-156.
 23. *Franklin J.F., Hemstrom M.A.* Aspects of succession in the coniferous forests of the Pacific Northwest // Forest succession. N. Y., 1981. P. 212-229.
 24. *Pickett S.T.A.* Space for time substitution as an alternative to long-term studies // Long-term studies in ecology. Wiley: Chichester, 1989. P. 71-88.
 25. *Svensson J.S., Jeglum J.K.* Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline // Forest Ecol. Manag. 2001. V. 151. P. 67-79.
 26. The mosaic cycle concept of ecosystem / Ed. H. // Remmert Ecological studies. Analysis and synthesis. 1991. V. 85. 168 p.
 27. *Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. V. 21. P. 213-251.

The Long-Term Dynamics of Phytocenotic Structure of Chern Fir-Aspen Forests in the Western Sayan Foothills

D. M. Ismailova, D. I. Nazimova

The spatial-temporal dynamics of the structure of secondary fir-aspen forests using the example of the phytocenoses typical for the chern lower altitudinal belt in the Western Sayan Mountains are considered. The stages of the secondary 40-year succession are described for the aspen and fir-aspen forests of the same biotopes. The data on the composition and structure of the stands, undergrowth, and grass cover in these forests are compared. Two alternative ways of the dynamics illustrate a stochastic pattern of the anthropogenic succession at the boundary areas between the fir-aspen forests and mixed pine-small-leaved forests in the low mountains of the Altai-Sayan ecoregion.