

С.А. Николаева

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
КЕДРА СИБИРСКОГО В СООБЩЕСТВАХ
ВОССТАНОВИТЕЛЬНО-ВОЗРАСТНОГО РЯДА
КЕДРОВНИКОВ ЗЕЛЕНОМОШНЫХ
КЕТЬ-ЧУЛЫМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ**

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований СО РАН
(проект 6.3.1.16 и 7.10.1.3)

Аннотация. Впервые на обширном фактическом материале описаны изменения онтогенетической структуры ценопопуляций кедров сибирского из сообществ, представляющих собой наиболее типичный для Западно-Сибирской тайги восстановительно-возрастной ряд кедровников зеленомошных.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, онтогенетическая структура ценопопуляций, индекс возрастности и эффективности, фитосреда.

Структура ценопопуляций древесных растений, в том числе и онтогенетическая, является интегральным показателем их состояния. Она определяется биологическими свойствами видов, лесорастительными и фитоценоотическими условиями и этапом большой волны развития ценопопуляции [1, 2]. Для лесных сообществ и ценопопуляций деревьев, их слагающих, так же, как и для особей, характерны изменения во времени. Эти изменения нашли отражение в представлениях о восстановительно-возрастной динамике лесных сообществ в лесоведении [3] и возрастности популяций растений в популяционной экологии растений [1, 2].

Леса с кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour), в которых он выступает главным лесообразователем, а также лиственные и темнохвойные леса с его участием имеют широкое распространение в таежной зоне Западно-Сибирской равнины. Эти леса отличаются полидоминантным составом, сложной и разнообразной восстановительной и возрастной динамикой растительных сообществ и доминированием кедра в составе фитоценозов на более поздних этапах сукцессии [3, 4]. Онтогенез кедр, как правило, проходит в составе таких сообществ, и его отдельные этапы соответствуют определенным этапам восстановительно-возрастной динамики кедровых лесов. Структура таких лесов изучена недостаточно, что является одной из причин неудовлетворительного решения проблемы рационального использования кедровых лесов [3, 4]. Задача настоящей работы – установление онтогенетической структуры ценопопуляций кедра при их возрастном развитии в составе лесных сообществ наиболее типичного для западно-сибирской тайги восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья.

Оценку этапа сукцессии лесного сообщества и ценопопуляции растений проводят с помощью разных критериев. Отнесение лесного сообщества к то-

му или иному этапу его восстановительно-возрастной динамики в лесоведении осуществляется по эдификаторной роли и составу лесообразователей, морфоструктуре сообществ, интенсивности продукционного процесса (биомассе) доминанта, реже по соотношению этапов онтогенеза совокупностей особей всех лесообразователей [3, 5–7]. Отнесение ценопопуляции растений к тому или иному этапу ее возрастного развития осуществляется по форме ее онтогенетического спектра и рассчитанных на его основе показателей – индексов возрастности [1–2, 8] и эффективности [9].

Объекты исследования – ценопопуляции кедра сибирского из производных и коренных сообществ, представляющих восстановительно-возрастной ряд наиболее распространенных на Кеть-Чулымском междуречье (в пределах Томской области) кедровников зеленомошных послепожарного происхождения.

Структура ценопопуляций кедра исследована на постоянных и временных пробных площадях (ПП)*, заложенных в 1986–1998 гг. в 19 фитоценозах. Подробная методика сбора и обработки материала описана ранее [10]. В каждом сообществе выделялись поколения деревьев кедра, даже если они не формировали отдельного яруса древостоя. При расчете параметров деревьев кедра разных онтогенетических состояний учитывались особи всех жизненных состояний для каждого поколения отдельно. Отнесение изученных сообществ к тому или иному этапу восстановительно-возрастной динамики кедровых лесов проводилось с учетом уже известных схем [3, 6–7].

Восстановительный ряд кедровников представлен 13-летним березовым молодняком с сомкнутым верхним пологом (ПП В33), сформировавшимся на вырубке, а также березовыми и березово-осиновыми фитоценозами послепожарного происхождения в возрасте 60–95 (ПП 14, Б2-6, 15, 16) и 120–150 лет (ПП 11, 17, 9). В этих сообществах кедр входит в состав подроста или второго яруса древостоя. Возрастной ряд кедровников представлен темнохвойно-кедровыми сообществами с доминированием кедра в верхнем ярусе. Это – 155–180- (ПП 6, 7, 22) и 220–240-летние (ПП 21, 12, 13, 23, 3) условно-одновозрастные древостои, а также условно-разновозрастные древостои со средним возрастом первого поколения 345–390 лет (ПП 1, 2, 5) (табл. 1).

Онтогенетические спектры ценопопуляций кедра строились с учетом численности и биомассы его особей [2]. Биомасса деревьев при построении онтогенетических спектров оценивалась по площади поперечного сечения стволов, поскольку последняя является ее достоверным косвенным показателем [11 и др.], а при сравнении с лиственными видами в восстановительно-возрастном ряду – по запасу [3, 6–7]. Индексы возрастности ([1], с небольшими правками [9]) и эффективности [9] ценопопуляций кедра в сообществах начальных этапов восстановления вычислялись с учетом особей всех состояний (ПП В13, Б2-6, 14), в сообществах последующих этапов развития – только для взрослых деревьев, начиная с виргинильного.

* Большая часть полевого материала собрана группой таксации Отдела кедровых лесов Института леса и древесины СО РАН под руководством канд. с.-х. наук П.П. Квеглиса.

Т а б л и ц а 1

**Характеристика ценопопуляций кедра сибирского в сообществах
восстановительно-возрастного ряда кедровника зеленомошного
Кеть-Чулымского междуречья**

Пе- риод, фаза	№ пр. пл.	Состав и ярус древостоя	Ярус	Воз- раст, лет	Вы- сота, м	Диа- метр, см	Плот- ность, экз./га	Пло- щадь сече- ния, м²/га	$\frac{\Delta}{\omega}$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I-1	B33 п	9Б ₁₃ 1Ос ₁₃ *	пдр	12	0,7	—	667	—	$\frac{0,044}{0,170}$
I-2	14	9Б ₅₉ 1Ос ₆₀ , ед.К ₁₀₀ ,С	I-ед. П пдр	100 65 33	12 4 0,7	14 — —	12 1776 3552	0,05 — —	$\frac{0,081}{0,279}$
	Б2-6	10Б ₈₀ , ед.К ₈₀	П-ед. П-ед. пдр	80 41 38	5 2,9 1,5	7 3,5 —	50 150 4000	— — —	$\frac{0,044}{0,166}$
I-3a	15	I 6Ос ₈₁ 4Б ₆₉ II 4ПЗЕЗК ₈₁	П-ед. пдр	81 42	8,5 2,6	11 —	189 Н.д.	0,6 —	$\frac{0,121}{0,424}$
	16	I 5Ос ₉₄ 4Б ₈₀ 1С, ед.К ₁₄₀ ,Е II 2К ₉₁ 3Е5П	I-ед. П всего пдр	140 91 — 35	22 12 — 1,9	56 10 — —	2 348 350 1373	0,4 3,2 3,6 —	$\frac{0,124}{0,430}$
	17	I 6Б ₁₂₀ 3Ос ₁₂₀ 1С, ед.П II 9К ₁₀₀ 1Е	П пдр	100 Н.д.	13 Н.д.	16 —	503 2483	10,0	$\frac{0,132}{0,452}$
I-3б	11	I 6Б ₁₅₀ 2Ос ₁₅₀ 2С+К ₁₂₈ II 5П2ЕЗК ₈₇	П-ед. П всего пдр	128 87 — Н.д.	16 12 — Н.д.	34 11 — —	5 225 230 Н.д.	0,5 4,3 4,8 —	$\frac{0,176}{0,550}$
	9	I 9Ос ₁₄₀ +Б,К ₂₂₀ II 8К ₁₄₀ 1П1Е	I-ед. П всего пдр	220 140 — 31	26,5 16 — 0,9	45 17 — —	13 307 320 1550– 6000**	2,1 $\frac{6,7}{8,8}$ —	$\frac{0,204}{0,606}$
II-1	7	2К ₂₈₀ 4К ₁₆₀ +К ₁₀₀ 1Е1 П1Ос1Б	I-ед. I П всего пдр	280 160 100 — Н.д.	25 20 14 — 1,5	51 26,5 15 — —	29 247 145 421 6000	6,0 13,7 2,6 22,3 —	$\frac{0,230}{0,666}$
	6	1К ₂₆₀ 6К ₁₅₆ 2Е1П+Б	I-ед. I всего пдр	260 156 — Н.д.	23 19 — Н.д.	43 25 — —	16 301 317 7500	2,2 14,0 16,2 —	$\frac{0,268}{0,706}$
	22	1К2484К1822С2Ос 1Е+П,Б	I-ед. I всего пдр	248 182 — Н.д.	24,5 19 — Н.д.	45 23 — —	33 436 469 Н.д.	5,2 17,7 22,9 —	$\frac{0,227}{0,645}$
II-2a	12	5К ₂₃₃ +К ₂₈₇ К ₁₈₇ 2Е1Б 1С1П	I-ед. I П-ед. всего пдр	287 233 187 — Н.д.	22 20 16 — Н.д.	43 30 20 — —	5 210 47 262 700	1,0 14,8 0,8 16,5 —	$\frac{0,280}{0,738}$
	13	2К ₂₄₁ 4К ₁₈₂ 2Б1Е1П, ед.С	I I всего пдр	241 182 — Н.д.	22 20 — 0,5	33 26 — —	128 320 458 3000	10,7 18,8 29,5	$\frac{0,319}{0,800}$

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	21	5K ₂₄₄ 1K ₁₉₂ , ед. K ₁₄₈ 2C2Б+Е, ед. П	I II III всего пдр	244 192 148 — Н.д.	22 17 11 — Н.д.	38 36 12 — —	130 102 320 552 Н.д.	9,7 2,3 2,4 14,4 —	<u>0,212</u> <u>0,580</u>
II-26	23	5K ₂₃₄ 2П1Е1Ос, ед. С+K ₁₃₀	I II-ед. всего пдр	234 130 — Н.д.	27 16 — Н.д.	39 17 — —	135 65 200 Н.д.	16,5 1,7 18,2 —	<u>0,387</u> <u>0,854</u>
	3	7K ₂₃₇ 2П1Е, ед. Ос, С +Б, K ₁₈₀	I I-ед. всего пдр	237 180 — 22	22 19 — 0,2	34 23 — —	279 22 301 5790– 2000**	25,8 0,7 27,5 —	<u>0,448</u> <u>0,930</u>
III-1	1	8K ₃₄₆ 1П1Е, ед. Б, С +K ₂₇₂ K ₂₀₄	I II-ед. III-ед. всего пдр	346 272 204 — Н.д.	24 19 14 — Н.д.	43 29 17 — —	134 9 4 147 6000– 12000**	21,0 0,5 0,2 21,6 —	<u>0,707</u> <u>0,803</u>
III-2	2	2K ₃₆₉ 3K ₂₇₂ 1K ₁₈₈ 1Е1 П1С +Б	I I II всего пдр	369 272 188 — Н.д.	25 24 18 — 1,8	52 40 25 — —	24 64 54 142 2780	5,6 7,5 3,1 16,2 —	<u>0,441</u> <u>0,864</u>
	5	3K ₃₉₃ 2K ₂₉₀ 2K ₁₈₄ 1Е1 П1Б	I I II всего пдр	393 290 184 — 6	25 24 18 — Н.д.	48 43 24 — —	59 54 182 295 Н.д.	10,0 6,3 7,4 23,7 —	<u>0,376</u> <u>0,757</u>

Примечание. Состав древостоя: Б – береза повислая и пушистая; Ос – осина; К – кедр сибирский; П – пихта сибирская; Е – ель сибирская; С – сосна обыкновенная.

Ярусы древостоя: I–II – первый и второй; пдр – подрост; ед. – единичные экземпляры.

Показатели возрастного развития ценопопуляций: Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; н.д. – нет данных.

* Средний возраст деревьев, лет.

** Размахом данных показаны колебания численности подроста по разным годам учета, прочерк – признак отсутствует.

В последнем случае подрост (предъювенильные, ювенильные, имматурные состояния) кедр был исключен из расчетов по нескольким причинам: из-за отсутствия данных или больших колебаний его численности по годам учета на некоторых ПП и из-за несопоставимости его влияния на фитосреду по сравнению со взрослыми деревьями. Возрастной уровень, или возрастность, ценопопуляции отражает ее возрастные изменения, а также степень влияния популяции на среду и определяется как «средневзвешенная» возрастность одной особи. Возрастность особи (Δ) – доля доступной растению энергии, которую оно восприняло к данному онтогенетическому состоянию [1, 2]. Индекс эффективности, или средняя энергетическая эффективность популяции (ω), – энергетическая нагрузка на среду, вызываемая «средним» растением [9].

Динамические процессы в ценопопуляциях определяются сочетанием экзогенных и эндогенных факторов. Одним из эндогенных факторов является

развитие ценопопуляции от возникновения до полного отмирания на определенном месте. Ее развитие включает 3 основных этапа (инвазионное, нормальное и регрессивное состояния), а возрастность увеличивается от 0 до 1 [1, 2]. А.А. Уранов предполагал, что величины индекса возрастности отражают возрастные изменения популяции, а для его проверки предлагал использовать их ординацию по возрастности на основании других соображений [1]. В частности, одним из таких способов может быть ординация сообществ, в состав которых входят ценопопуляции кедра, в восстановительно-возрастной ряд кедровников по разработанным ранее схемам [3, 5–6].

В восстановительно-возрастной динамике кедровников зеленомошных на Кеть-Чулымском междуречье выделено 3 периода и 7 фаз [12]. Первый период охватывает время от первичного заселения гарей и появления темнохвойных под пологом лиственных пород до начала разрушения лиственного древостоя и выхода кедра в господствующий ярус. Он включает три фазы (см. табл. 1). Первая фаза (I-1) соответствует времени заселения вторично-свободных территорий лиственными и хвойными видами. Кедр представлен всходами и подростом. Во второй фазе (I-2) начинается формирование второго яруса из темнохвойных видов, в том числе и особой кедра, поселившихся на гари одновременно с лиственными видами. Основное количество подроста появляется спустя 30–40 лет и позже после пожара в период естественного изреживания лиственного жердняка. В третью фазу (I-3) начинается распад лиственного яруса. У хвойных видов (кедр, пихта, ель) резко улучшаются ростовые процессы, они образуют второй ярус древостоя. Биомасса темнохвойных видов, и кедра в частности, в течение всего первого периода незначительна по сравнению с биомассой лиственных видов. В третьей фазе этого периода, когда возможно подсчитать их запас, он не превышает 6,5–90 м³/га для темнохвойных и 6,5–73 м³/га для кедр, что составляет не более 5–25% от общего запаса. В кедровниках, восстанавливающихся под березовым пологом, первый период завершается в 110–120 лет, под пологом осины – в 150–160 лет.

Второй период характеризуется завершением распада лиственного полога и формированием кедровников, интенсивным ростом кедр и увеличением его доли в составе древостоя и включает две фазы (см. табл. 1). В первой фазе (II-1) окончательно разрушается лиственный полог, кедр выходит в господствующий ярус. Вторая фаза (II-2) характеризуется стабильностью ростовых и репродуктивных процессов. В течение второго периода биомасса кедр составляет 140–285 м³/га, или 50–70% от общего запаса, доля лиственных видов невелика, доля других хвойных видов – 20–50%. Доля погибших сухостойных деревьев не превышает 5% от запаса растущих деревьев. Продолжительность второго периода 170–180 лет, он завершается в календарном возрасте 290–300 лет.

В третьем периоде (III) начинается распад первого послепожарного поколения кедр (см. табл. 1). В кедровниках по биомассе продолжает доминировать кедр (170–230 м³/га, или 60–80%), но при этом существенно возрастает доля сухостоя и валежа, главным образом кедр, которые в сумме могут составлять до 2/3 от запаса растущего леса. Продолжительность третьего периода составит не менее 130–140 лет, с 290–300 до 400–460 лет и более. В третьем периоде по имеющимся материалам можно выделить две фазы. По

данным И.А. Бега и А.М. Данченко [4], при беспожарном развитии такие сообщества на Кеть-Чулымском междуречье могут длительное время (до 500–600 лет) сохранять свою структуру.

Онтогенетические спектры ценопопуляций деревьев кедра в восстановительно-возрастном ряду кедровников зеленомошных также закономерно изменяются (рис. 1). Спектры ценопопуляций кедра, построенные с учетом численности особей, на протяжении всего ряда левосторонние, поскольку молодых особей кедра во всех сообществах, как правило, на порядок больше, чем взрослых деревьев (см. табл. 1).

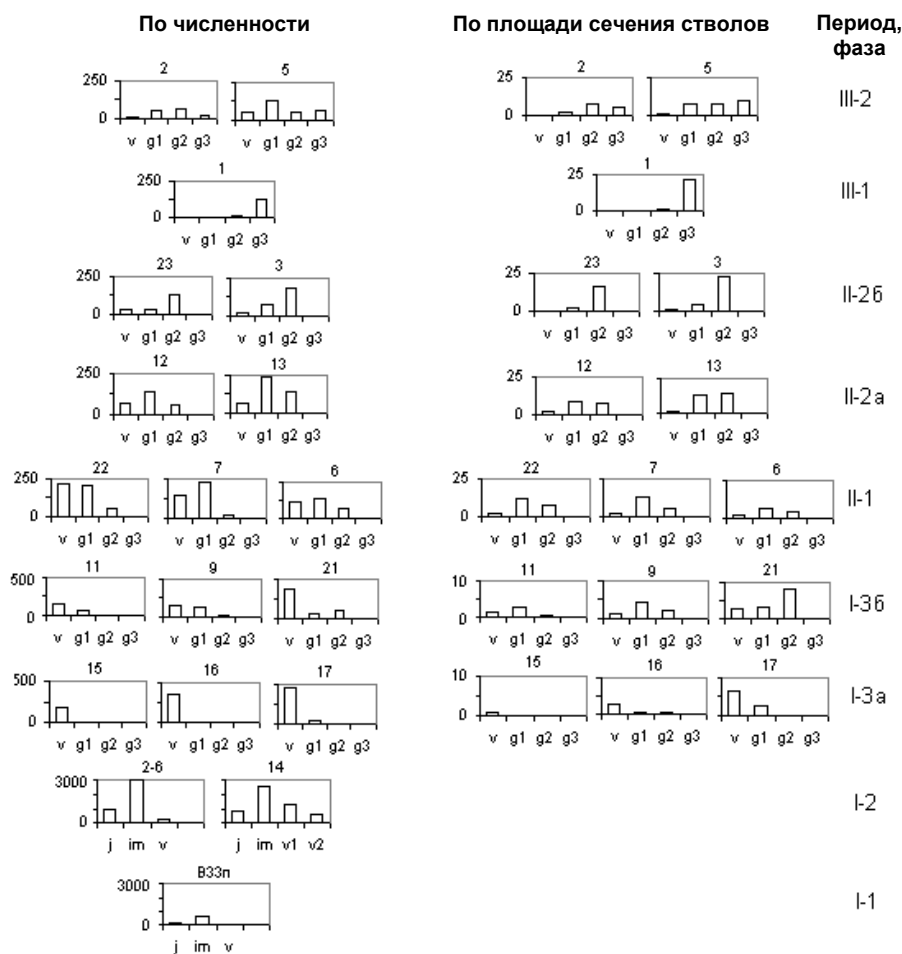


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций кедра сибирского с учетом численности деревьев (экз./га) и площади поперечного сечения стволов ($\text{м}^2/\text{га}$) в восстановительно-возрастном ряду кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное; *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g*₁ – молодое генеративное; *g*₂ – зрелое; *g*₃ – старое генеративное. Периоды (I–III) и фазы (1–3) восстановительно-возрастной динамики даны по работе [12]

Спектры ценопопуляций, построенные с учетом биомассы особей, в первом периоде левосторонние, во втором – более или менее симметричные, а в конце второго – начале третьего периода становятся правосторонними. В дальнейшем в спектрах доля взрослых деревьев разных онтогенетических групп более или менее выравнивается. Наиболее заметные изменения в численности и биомассе деревьев кедра первого послепожарного поколения наблюдаются в течение первого периода при восстановлении кедровников. Существенное снижение численности деревьев и увеличение их биомассы наблюдаются в сообществах при переходе от третьей фазы первого периода к первой фазе второго периода.

В первом периоде онтогенетические спектры ценопопуляций кедра включают в основном особи прегенеративного периода (рис. 1). В первую фазу (I-1) кедр представлен предъювенильными (проростки и всходы), ювенильными и имматурными особями. Во второй фазе (I-2) большая часть особей кедра находится в имматурном и ювенильном состояниях. Самые крупные деревья высотой 3–7 м переходят в виргинильное состояние. В третью фазу (I-3) кедр основного поколения представлен виргинильными и молодыми генеративными деревьями. Часть наиболее крупных деревьев переходит в зрелое генеративное состояние. На протяжении всего второго периода кедр основного поколения представлен виргинильными, молодыми и зрелыми генеративными деревьями. И если в начале этого периода по численности и биомассе преобладают в основном молодые генеративные деревья, то в конце – зрелые генеративные деревья. На протяжении третьего периода кедр первого поколения представлен в основном старыми генеративными деревьями, второго поколения – зрелыми, а третьего поколения – молодыми генеративными особями.

Параметры вегетативной и генеративной сферы деревьев кедра одного и того же онтогенетического состояния сильно варьируют как в одном, так и в разных сообществах, что отражается на их жизненности. Они изменяются под влиянием большого количества факторов: плотности ценопопуляций кедра и сопутствующих ему видов, абсолютного возраста деревьев кедра, времени появления на определенном этапе восстановительно-возрастного развития кедровников и связанных с ним фитоценологических условий для развития (разные поколения) и т.п. Например, у деревьев одного и того же онтогенетического состояния при увеличении их абсолютного возраста или у последующих поколений деревьев по сравнению с первым снижаются приростные показатели стволов (в высоту, по радиусу, по площади кольца), в меньшей степени – высота и размеры кроны (табл. 2). Нередко в сообществах встречаются взрослые деревья низкой (сублетальной) жизненности, способность которых к образованию женских генеративных органов полностью потеряна, но сохраняется к образованию мужских (см. табл. 2, v/g_2 , v/g_3).

Густота древесного яруса влияет на скорость развития деревьев кедра. Например, три фитоценоза (ПП 22, 6, 7), находящиеся на одном и том же этапе восстановительно-возрастного развития и имеющие близкие показатели по большинству параметров, различаются густотой древесного яруса (см. табл. 1, II-1).

Характеристика онтогенетических состояний взрослых деревьев кедра сибирского из разных ценопопуляций

Ярус	Покло- нение	Возраст, лет	Высота, м	Диа- метр, см	Крона			урожай, шишек / дерево	Приросты ствола				
					протя- жен- ность, м	диаметр, м	протяжен- ность пло- доносящей части, м		в высо- ту, см	по радиу- су, мм	по площади, см ²		
Виргинильные (v)													
II	I	59–115(142)	(3,5) 7–19	5–28	4–13	0,9–4,3	0	0	3,5–33	0,2–5,0	(0,8) 1,5–181		
II	I	140–160	11–18	11–18	5–7,5	0,7–2,5	0	0	3–19	0,5–8,0	3,3–165		
II	II	170–187	12–21	11–23	5–12	0,7–3,9	0	0	0–13	0,1–1,2	2,1–35		
II	II	175–230	6–15	7–17	—	1,1–2,4	0	0	1–8	0,3–2,4	6,6–46		
II	III	120–200	10–18	9–19	5–8	0,7–2,2	0	0	0–14	0,2–2,0	2,5–47		
Молодые генеративные (g ₁)													
I	I	71–116	12–24	11–33	12–17	1,3–5,9	0,3–7,9	0,3–27	5–26	1,7–8,4	23,5–245		
I	I	140–164	15–25	18–45	6,5–18	1,7–6,0	1,0–3,5	0,1–85	6–22	1,4–4,6	37–232		
I	I	240–250	20–24	32–41	13,5–15	1,7–5,8	1,5–5,4	1,6–14	1,5–7,5	0,2–3,0	10–173		
I	II	164–240	12–25	12–45	5–18	1,3–6,7	0,3–7,5	0,1–69	3–13	0,2–4,4	4,5–216		
I	III	143–240	13–21	16–40	5–17	1,5–6,5	0,3–5,0	0,3–66	4–17	0,3–3,6	8–167		
Средневозрастные (зрелые) генеративные (g ₂)													
I	I	150–170	20–27	30–52	10,5–23	3,6–6,3	5–8,5	60–276	4,5–14	1,2–2,6	83–296		
I	I	210–300	17–31	21–59	11,5–21	1,5–7,4	1,5–14,0	0,6–118	3–6,5	0,5–2,4	18–199		
I	II	172–213	19–26	24–45	11–19	3,1–7,2	2,0–9,0	9–243	3–7	0,9–3,3	40–128		
I	II	233–305	16–30	23–57	8–21	1,4–7,2	0,3–12,0	5–221	1,5–7,5	0,4–2,8	13–172		
Старые генеративные (g ₃)													
I	I	320–460	16–29	27–63	10–23	1,3–9,0	2,2–14,0	1,4–274	1,5–6,5	0,4–1,9	16,5–144		
Вегетативные и «мужские» генеративные (v/g ₂ , v/g ₃)													
II–III	I–II	220–350	10–19	14–22	4–15,5	0,8–2,8	—	0	0–2	0,2–1,1	5,5–25,5		

Примечание. В скобках – единичные данные.

В сообществе (ПП 22) с большими запасами древесины, площадей сечения стволов древостоя и более высокой плотностью деревьев кедров (399 м³/га, 41,9 м²/га и 469 экз./га соответственно) относительно велика по численности доля виргинильных деревьев кедров, а в сообществе (ПП 6) с наименьшими показателями (233,5 м³/га, 25,3 м²/га и 317 экз./га), наоборот, повышена доля зрелых генеративных деревьев (см. рис. 1). То есть в первом случае наблюдаются задержки в развитии части деревьев, во втором – наоборот, условия благоприятствуют переходу деревьев в последующие онтогенетические состояния.

Классификация ценопопуляций растений с помощью индекса возрастности, или по критерию абсолютного максимума [13], не всегда позволяет однозначно интерпретировать материал. Поэтому Л.А. Животовским [9] предложена классификация нормальных популяций на основе совместного использования индексов возрастности и эффективности. Классификация изученных ценопопуляций кедров на основе этих двух индексов дает вполне удовлетворительные результаты (рис. 2). Величины индексов возрастности и эффективности большинства ценопопуляций кедров в восстановительно-возрастном ряду кедровников зеленомошных с увеличением календарного времени их развития от момента пожара также увеличиваются. Наибольшие значения индексов получены в ценопопуляции кедров с преобладанием старых генеративных деревьев, что соответствует сообществу первой фазы третьего периода восстановительно-возрастной динамики кедровников (см. рис. 1). При дальнейшем возрастном развитии ценопопуляций кедров и сообществ в целом (вторая фаза третьего периода) индексы снижаются. Это объясняется тем, что в исследованных ценопопуляциях до самой глубокой старости деревья кедров оцениваются как старые генеративные, и в их составе отсутствуют деревья постгенеративного периода. Кроме того, в ценопопуляциях на этом этапе возрастного развития сообществ заметную роль начинают играть деревья последующих поколений. Выпадающие из древостоя старые генеративные деревья замещаются зрелыми, молодыми генеративными и виргинильными особями. Это способствует омоложению ценопопуляций кедров, но соответствует последующим этапам возрастного развития сообществ.

Ценопопуляции (по [9]) первого периода восстановительно-возрастной динамики кедровников зеленомошных оцениваются как молодые, второго периода – зреющие и зрелые, первой фазы третьего периода – стареющие, второй фазы третьего периода – опять как зрелые. Старые ценопопуляции деревьев кедров, соответствующие регрессивному этапу большой волны их развития (по [1, 8]), по нашим материалам не выявляются.

Следует отметить и отдельные случаи несоответствия между оценками этапа развития ценопопуляции кедров и этапа возрастного развития лесного сообщества. Например, ценопопуляция кедров в кедровнике (ПП 21) по классификации возрастности–эффективности оценивается как молодая и в этом случае должна быть отнесена к третьей фазе первого периода (см. рис. 2, I-36, кружок серого цвета), поскольку здесь по численности преобладают 148-летние деревья (см. табл. 1), большая часть которых являются виргинильными (см. рис. 1).

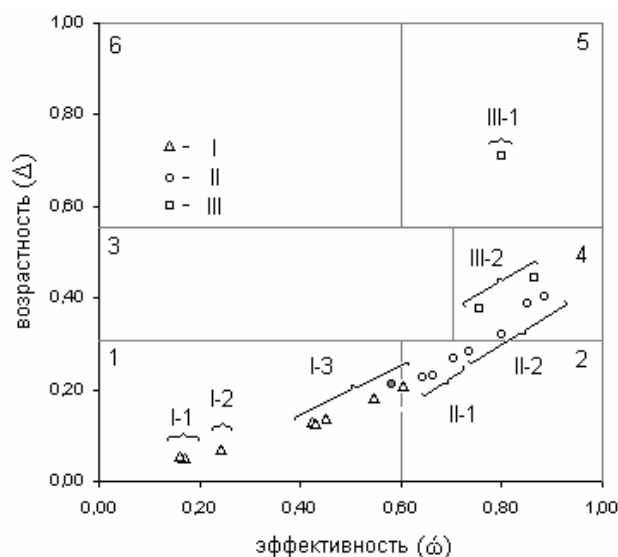


Рис. 2. Распределение ценопопуляций кедра сибирского из сообществ восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных в координатах возрастность–эффективность. Типы популяций [9]: 1 – молодая; 2 – зреющая; 3 – переходная; 4 – зрелая; 5 – стареющая; 6 – старая.

Этапы восстановительно-возрастной динамики кедровников зеленомошных:
I–III – периоды; 1–3 – фазы. Серым цветом выделена ценопопуляция кедра, индексы которой не соответствуют этапу развития лесных сообществ

С другой стороны, это сообщество по схемам восстановительно-возрастной динамики можно отнести ко второй фазе второго периода (см. табл. 1, II-2а), поскольку по возрасту (244 года) преобладающего по запасу поколения кедра и структуре древостоя оно ближе к сообществам этого периода. Несовпадению двух оценок способствовала большая разница в численности и биомассе между двумя группами деревьев в данной ценопопуляции: виргинильных деревьев оказалось очень много по численности и мало по биомассе, а зрелых генеративных – мало по численности и много по биомассе. Несоответствие между оценками данного сообщества двумя этими классификациями связано с показателями, положенными в основу этих оценок. В первом случае используется соотношение численности особей разных онтогенетических состояний с условно принятым уровнем воспринятой энергии и соответственно с условными фиксированными биомассами, во втором – фактические соотношения биомасс деревьев, составляющих древостой.

Более мелкие несоответствия в оценках ценопопуляций кедра и соответствующих им сообществ двумя этими способами связаны с густотой древостоев. Различия в густоте древостоев приводят не только к задержкам или ускорению в развитии деревьев, как было показано выше, но и отражаются на величинах индексов возрастности и эффективности ценопопуляций кедра. В первом случае их величины несколько меньше, во втором – больше, чем при средней густоте древостоев.

Таким образом, сопоставление классификаций ценопопуляций кедра и лесных сообществ, в состав которых они входят, на основе двух разных подходов (популяционно-онтогенетического популяционной экологии растений и динамического лесной типологии) дает хорошие результаты. Величины индексов возрастности и эффективности большинства ценопопуляций кедра восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных с увеличением календарного времени их развития также увеличиваются, достигая наибольших значений в сообществах, находящихся в начале третьего периода. При дальнейшем возрастном развитии этих сообществ индексы снижаются.

Оценка возрастного уровня ценопопуляций кедра оказалась чувствительной к колебаниям численности деревьев тех или иных онтогенетических групп. Это может быть связано с тем, что биомасса растений в определенной мере зависит от их плотности. А для расчетов индексов возрастности и эффективности используются фиксированные средние [1], а не реальные величины воспринятой растением энергии и накопленной биомассы. Для более точной оценки возрастного уровня ценопопуляций древесных видов, на наш взгляд, целесообразнее использовать не численность деревьев, а их биомассу.

Литература

1. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
2. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: МГПИ, 1986. 74 с.
3. Смолоногов Е.П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 286 с.
4. Бех И.А., Данченко А.М. Возрастная структура и прогнозируемая динамика зеленомошных и мелкотравно-зеленомошных кедровников средней тайги Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2007. № 1. С. 119–137.
5. Кирсанов В.А. Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на северном Урале // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и Зауралье. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1976. С. 104–113.
6. Костюченко И.С. Динамика темнохвойно-кедровых лесов в Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1977. 24 с.
7. Седых В.Н. Формирование кедровых лесов Приобья. Новосибирск: Наука, 1979. 110 с.
8. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 24–59.
9. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
10. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез кедров сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 3.
11. Алексеев А.С., Лайранд Н.И. К методике дендрэкологического анализа // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 10. С. 103–107.
12. Николаева С.А., Бех И.А., Савчук Д.А. Оценка этапов восстановительно-возрастной динамики темнохвойно-кедровых лесов по дендрохронологическим данным (на примере Кеть-Чулымского междуречья) // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 309. С. 180–184.
13. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.