

## Взаимоотношение популяций лесообразующих пород в черневых пихтовых лесах Западного Салаира

И. Д. МАХАТКОВ

*Институт почвоведения и агрохимии СО РАН  
630099, Новосибирск, ул. Советская, 18  
E-mail: makhatkov@mail.ru*

### АННОТАЦИЯ

В климаксовом сообществе черневого леса методом радиальных функций проведен анализ пространственного размещения подроста пихты относительно деревьев пихты, осины и березы. Анализ показал, что пихтовый подрост преимущественно сконцентрирован вблизи старых пихт, но вблизи пихтовых пней его встречаемость значительно меньше ожидаемого. Такое размещение пихтового подроста должно было бы неизбежно приводить к сокращению площади, занятой популяцией пихты, и ее численности. Больше всего пихтовый подрост концентрируется вблизи мелколиственных пород, где формируются плотные пихтовые куртины. Популяции мелколиственных, таким образом, являются стабилизирующим фактором по отношению к популяции доминирующих пород черневых пихтовых лесов.

**Ключевые слова:** ценопопуляции, пространственное размещение, динамика.

Возрастная структура ценопопуляций эдификаторов леса, их пространственно-временная динамика и устойчивость определяют структуру и изменения всего лесного фитоценоза [1]. Пространственная неоднородность ценопопуляций – одна из сторон их возрастной динамики, ее изучение – способ определения механизмов устойчивости ценопопуляций [2].

Предметом настоящей работы стали ценопопуляции пихты сибирской в климаксовых черневых пихтовых лесах осевой части Салаира. Отмечавшиеся ранее в лесоведческой литературе неудовлетворительность возобновления во многих типах черневых пихтовых лесов, в основном в крупнотравном, мозаичность [3, 4], низкopolнотность этих лесов [5] и обязательное участие мелколиственных пород в сложении их древостоев косвенно свидетельствуют о сложных про-

странственно-временных изменениях ценопопуляции пихты – эдификатора этих лесов.

Изучение внутривоупуляционных взаимоотношений пихт в черневых лесах важно еще и потому, что коренные черневые леса, представляющие собой уникальную растительную формацию, к настоящему времени значительно сократились. Лесные ресурсы Салаира, в том числе и пихтовые леса, давно эксплуатируются. Восстановление пихтовых лесов, как и многих лесов с доминированием темнохвойных, происходит со сменой пород. Большая часть пихтовых лесов к настоящему времени заменена вторичными производными березовыми и осиновыми насаждениями, а древостои оставшихся участков пихтовых лесов часто расстроены приисковыми рубками.

Поддержание численности популяций деревьев определяется прежде всего интенсивностью возобновления и успешностью развития подроста на начальных стадиях онтоге-

---

Махатков Игорь Дмитриевич

неза. Изучение размещения пихтового возобновления внутри климаксового пихтового леса и стало предметом настоящей работы.

#### ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Салаирский кряж – часть горного окаймления юга Западно-Сибирской низменности с абсолютными отметками 400–500 м, с пологими водоразделами, со склонами около 5° и узкими речными долинами [6]. Климат Салаира континентальный. Среднегодовая температура колеблется между –2,1 и 2,3 °С. По теплообеспеченности район умеренно прохладный [7] и, несмотря на разное годовичное колебание количества осадков и температур, относится к хорошо увлажненным, коэффициент увлажнения здесь обычно превышает 1 (1,2–1,3).

Распространенные здесь, как и в других гумидных низкогорьях юга Средней и Западной Сибири, черневые леса представляют зональную растительность [8]. К их особенностям следует отнести полное отсутствие в древостое кедра (*Pinus sibirica*) и мощное развитие рябины, черемухи, караганы древесной и ивы козьей, которые здесь обычно принимают древесную форму. Склоны северных экспозиций заняты осиново-березово-пихтовыми лесами, южных – пихтово-осиновыми. Из-за мезофитности, требовательности пихты к богатству почвы и влажности воздуха и чувствительности к сезонным колебаниям температуры [9] пихта находит в черневых лесах наилучшие условия роста [3, 10]. Вместе с тем именно для черневых крупнотравных пихтовых лесов характерны небольшое количество пихтового подроста [3, 5], большое количество полян, на которых этот подрост практически отсутствует [11, 12], низкополнотность древостоев и обязательное участие мелколиственных пород.

При анализе пространственного размещения популяции растений возникает необходимость принятия двух методических решений. Первое связано с выделением (или не выделением) в популяции возрастных или размерных совокупностей. В зависимости от задач такие совокупности могут выделяться по календарному возрасту деревьев, их высоте или диаметру. Из-за слабой корре-

ляции размеров и календарного возраста темнохвойных пород [5, 13] любой из этих количественных признаков в отдельности не позволяет выделить в популяции биологически (и фитоценологически) однородные совокупности.

В настоящей работе использовано понятие биологического возраста, определяемого по макроморфологическим признакам качественного характера [14]. В онтогенезе пихты сибирской выделяли проростки (*pl*), ранние (*im<sub>1</sub>*) и поздние (*im<sub>2</sub>*) имматурные, ранние (*v<sub>1</sub>*) и поздние (*v<sub>2</sub>*) виргинильные (прегенеративный период), молодые (*g<sub>1</sub>*), средневозрастные (*g<sub>2</sub>*) и старые (*g<sub>3</sub>*) генеративные (генеративный период) пихты [15]. Растения одного биологического возраста (возрастного состояния) могут значительно отличаться друг от друга по количественным признакам. В этой связи для каждого возрастного состояния восходящей ветви онтогенеза определяли три уровня жизненности. Первый, высокий уровень жизненности – это неугнетенные пихты с высокими темпами роста и развития, второй, средний – слабо угнетенные пихты с замедленным развитием, но высокой скоростью роста и третий, низкий – сильно угнетенные пихты с минимальным ростом и остановкой развития. Общее представление о выделенных возрастных совокупностях дают диаграммы сочетания календарного возраста и высоты пихт для каждого возрастного состояния и уровня жизненности (рис. 1).

Второе методическое решение связано с выбором способа анализа пространственного размещения. Из формальных методов анализа метод радиальных функций наиболее нагляден и математически строг. Он показывает, насколько на известном расстоянии от тестируемых деревьев количество подчиненных растений отличается от возможного при их случайном (ожидаемом) размещении на той же площади. В настоящей работе в отличие от предшественников [16–20] использован более удобный метод радиальных функций, при котором диапазоны расстояний постоянны и задаются произвольно. Значение радиальной функции, величина *D*, для диапазона  $\Delta r$  рассчитывается как нормированная разница между ожидаемым количеством подроста (при его

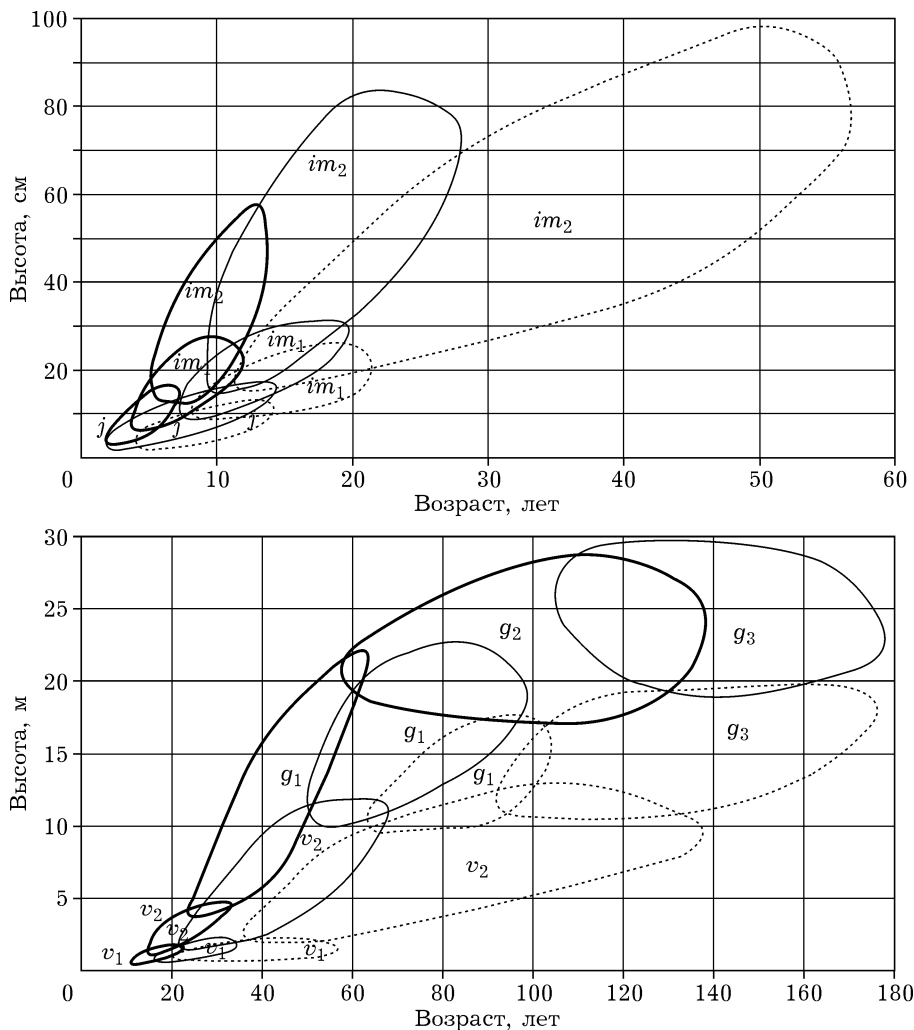


Рис. 1. Соотношение высоты и возраста модельных пихт разного возрастного состояния и уровня жизненности (области для пихт с высокой жизненностью выделены жирной линией, средней – обычной, низкой – пунктирной, возрастные состояния указаны принятыми индексами внутри областей)

существующей плотности) и наблюдаемым. Или  $D(r) = \frac{n_r - v_r}{v_r}$ , где  $n_r$  – наблюдаемое, а  $v_r$  – ожидаемое количество. Величины признавались значимыми, если выходили за пределы доверительных интервалов [21].

Натурные работы проводились в осевой части Салаирского кряжа. Основой для анализа пространственного размещения послужило картирование древостоев и подроста на двух пробных площадях со сторонами  $120 \times 240$  и  $150 \times 150$  м, общей площадью 5,13 га. Древостой пробных площадей абсолютно разновозрастный III класса бонитета. Состав – 8П1Ос1Б, средний возраст пихт 80 лет при максимальном около 180, высота 16 м, диаметр 21 см, полнота древостоя 0,6. Сомк-

нутость крон в плотных куртинах пихты достигает 1, но в основном колеблется от 0,5 до 0,7. Эти показатели характерны для коренных пихтовых черневых лесов [3]. Крупнотравный покров развит на полянах. Его общее проективное покрытие 90–40 %. Под пологом относительно разреженных участков леса проективное покрытие напочвенного покрова 60–80 %, но встречаются и почти оголенные участки. На пробных площадях не отмечено следов антропогенного воздействия или естественных нарушений катастрофического характера. Для учета подроста внутри пробных площадей заложено 930 учетных площадок  $2 \times 2$  м.

Поздние виргинильные ( $v_2$ ) и молодые генеративные ( $g_1$ ) пихты не всегда можно ви-

зуально отличить при картографировании. При вычислении радиальных функций поздние виргинильные и молодые генеративные пихты рассматривались как одна возрастная совокупность ( $v_2 + g_1$ ). Размещение проростков из-за сильного варьирования их численности в течение вегетационного сезона в настоящей работе не рассматривалось. Ввиду относительно небольшого количества деревьев осины и березы в их популяциях при расчете радиальных функций выделялись размерные совокупности по диаметру на высоте груди. В настоящей работе радиальные функции рассчитывались для шага в 2 м, до расстояния 50 м, т. е. с существенным запасом расстояния, на котором возможно взаимное влияние деревьев.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате расчетов получены радиальные функции размещения пихтового подростка (в нашем случае пихт в возрастных состояниях от ювенильных до ранних виргинильных) относительно пихт разного биологического возраста, включая выпавшие деревья (пихтовые пни диаметром более 30 см), и мелколиственных.

Представленные графики радиальных функций позволяют проследить процесс регенерации популяции пихты и характер влияния на этот процесс материнского полога и популяций осины и березы.

Почти во всех случаях размещение пихтового подростка относительно крупных пихт оказалось независимым от уровня жизнеспособности подростка. Эта особенность размещения самой молодой части популяции пихты может быть связана с тем, что развитие пихт на самых ранних этапах онтогенеза подчинено влиянию не столько деревьев материнского полога, сколько микроусловий, которые складываются (наличие трав, мохового яруса, валежа и т. д.).

Относительно поздних виргинильных и молодых генеративных пихт пихтовый подросток, за исключением ранних виргинильных, размещен случайно (рис. 2, А). Значения радиальных функций колеблются около нуля. Ранние виргинильные пихты на близких расстояниях встречаются чаще ожидаемого. При-

чем высокие положительные значения радиальных функций на близких расстояниях последовательно снижаются с увеличением расстояния. Как показал анализ размещения ранних виргинильных пихт с учетом жизнеспособности, их группы вокруг поздних виргинильных и молодых генеративных пихт сложены сильно угнетенными особями (третий уровень жизнеспособности). Такое размещение угнетенного крупного пихтового подростка связано с дифференциацией пихт в молодых пихтовых куртинах. При формировании таких куртин преуспевающие пихты быстро проходят стадии онтогенетического развития от раннего до позднего виргинильного и молодого генеративного и имеют высокие темпы роста. Отставшие в росте и развитии пихты еще некоторое время остаются в составе куртины. Ко времени перехода основного поколения пихт в средневозрастное генеративное состояние отставшие в росте ранние виргинильные пихты выпадают из состава куртин, во всяком случае, они уже не сгруппированы вокруг средневозрастных пихт (рис. 2, Б).

До расстояния 2 м от средневозрастных пихт подросток встречается реже ожидаемого (значения функций отрицательные), а на расстоянии от 3 до 12 м – чаще. Такое размещение пихтового подростка может быть связано с тем, что оно определяется не только непосредственным влиянием средневозрастных пихт, но и травостоем, характер которого, в свою очередь, также зависит от влияния крупных пихт.

Вблизи крупных пихт подросток погибает на самых ранних этапах развития, но на некотором расстоянии внутри пихтовых куртин с более или менее разреженным травостоем находит более благоприятные условия для развития. На расстоянии больше 12 м размещение подростка близко к случайному, т. е. здесь влияние крупных пихт на пихтовый подросток исчезает. Такое размещение пихт выше 10 м и подростка ниже 0,3 м, т. е. для сходных размерных и возрастных совокупностей, и аналогичную кривую значений радиальной функции получили А. И. Бузыккин и др. [17] по материалам картографирования абсолютно разновозрастного пихтового леса.

Пихтовый подросток, в основном ранние и особенно поздние иматурные пихты, в значительной степени концентрируются вблизи

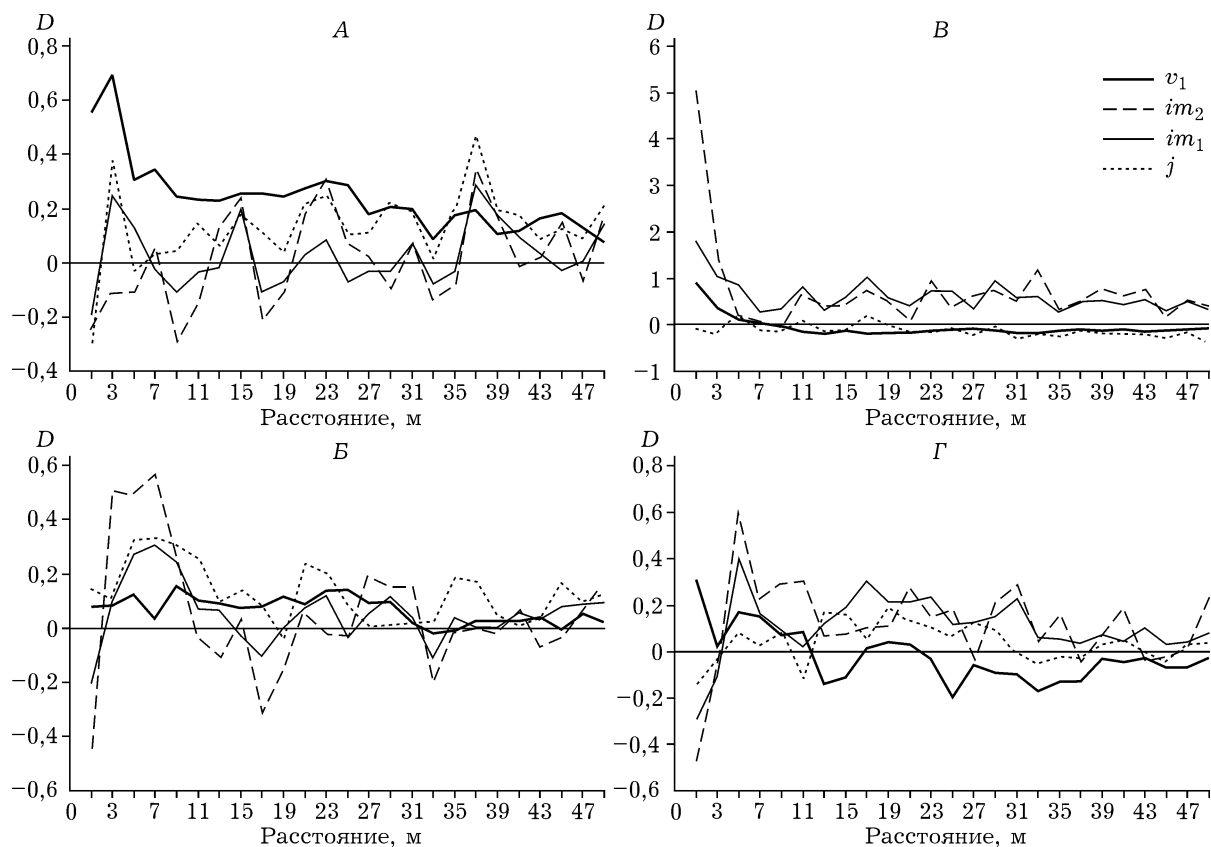


Рис. 2. Радиальные функции размещения пихтового подроста относительно деревьев пихты: А – относительно поздних виргинильных и молодых генеративных; Б – средневозрастных генеративных, В – старых генеративных, Г – пихтовых пней диаметром более 30 см. Индексы возрастных состояний подроста приведены в тексте

старых генеративных (рис. 2, В). Этот всплеск возобновления популяции связан, скорее всего, с ослаблением фитоценотической роли деревьев к старости. В этом возрасте они уже не оказывают сильного угнетающего влияния на собственное возобновление, но в непосредственной близости от себя сдерживают формирование крупнотравного яруса.

Судя по размещению пихтового подроста относительно крупных пихтовых пней (рис. 2, Г), подрост, формирующийся под пологом старых деревьев, в целом не замещает распадающийся материнский полог. Размещение имматурных и ювенильных пихт относительно пихтовых пней то же, что и относительно средневозрастных генеративных пихт. На близких расстояниях пихтовый подрост встречается реже ожидаемого. Ранние виргинильные пихты размещены независимо от присутствия пихтовых пней.

Совокупность пней с диаметром более 30 см включает не только выпавшие старые

генеративные пихты, но и средневозрастные, и молодые генеративные. А вблизи пихт последних двух возрастных групп поселение и развитие пихтового подроста, как уже сказано, затруднено. Вывал крупных пихт, как правило, сопровождается быстрым захватом освободившегося пространства крупнотравьем, которое также подавляет возобновление пихты. В итоге вывал крупных пихт в целом ведет к потере площади, занятой популяцией пихты, и сокращению ее численности. Слабое возобновление пихты вблизи пихтовых пней, при том что численность популяции пихты в климаксовом сообществе должна быть стабильной, свидетельствует о наличии других очагов возобновления пихты.

Роль фактора, усиливающего процесс возобновления пихты на месте распавшихся пихтовых куртин, могут играть мелколиственные породы – осина и береза, которые всегда участвуют в сложении крупнотравных пихтовых лесов. В этой связи проверено пред-

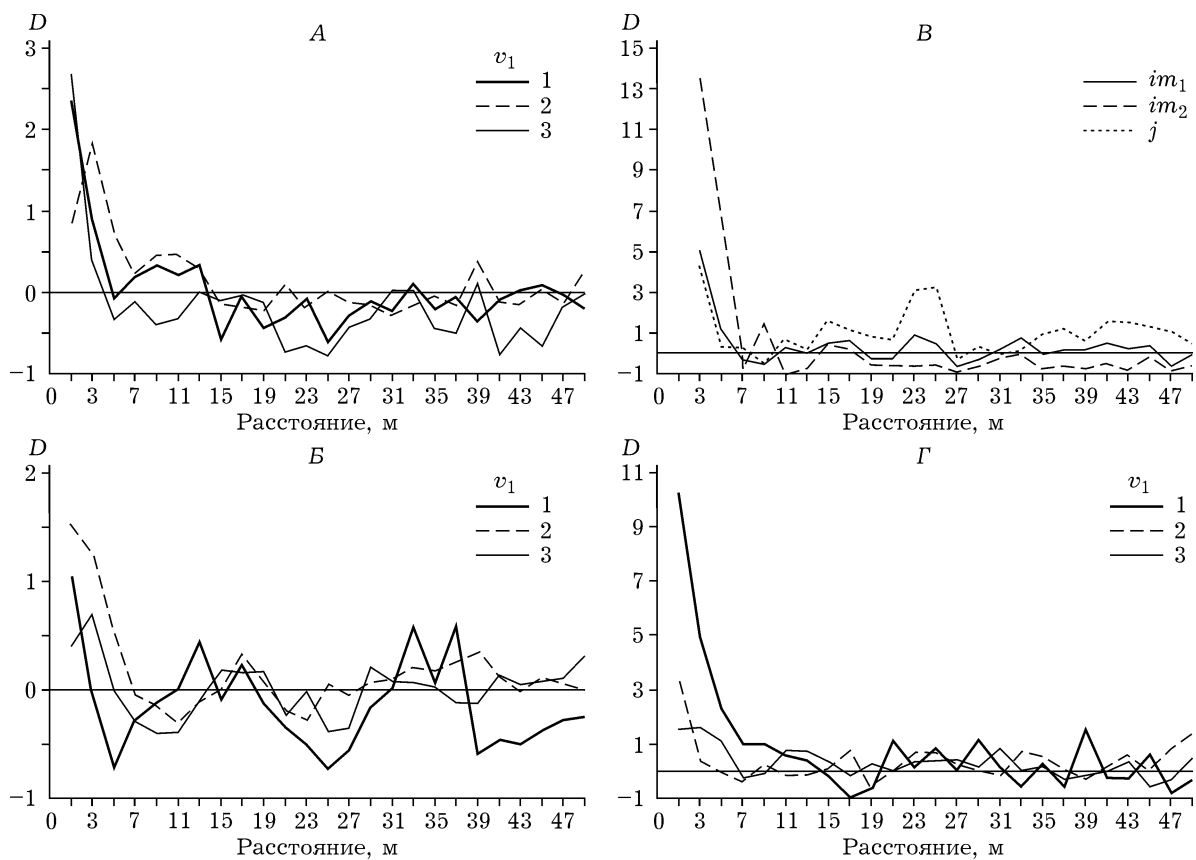


Рис. 3. Радиальные функции размещения пихтового подроста относительно мелколиственных: А – относительно берез диаметром 5–10 см, Б – берез диаметром 10–20 см, В и Г – осин диаметром 5–10 см. Для ранних виргинильных пихт ( $v_1$ ) приведены уровни жизненности

положение о концентрации молодых пихт и пихтового подроста вблизи берез и осин.

Как показали радиальные функции, ранние виргинильные пихты сконцентрированы вблизи берез с диаметром 5–10 (рис. 3, А) и 10–20 см (рис. 3, Б). Примечательно, что вокруг берез сконцентрированы молодые пихты всех уровней жизненности. Это свидетельствует не только о формировании молодой пихтовой куртины, но и о начавшемся процессе дифференциации пихт по жизненности. В целом же молодые березы и их пространственные группы с высокой долей вероятности могут быть центрами образования пихтовых куртин. Березы практически всегда приурочены к пихтовому валежу и пням [22]. Присутствие березы, таким образом, является фактором поддержания численности ценопопуляции пихты и стабилизации площади, занятой ее популяцией.

Еще большее влияние на возобновление ценопопуляции пихты оказывает осина. Если

радиальные функции размещения пихтового подроста относительно берез достигают значений 1,5–2,5, то те же значения для размещения пихт относительно осин – 12–14, т. е. почти на порядок выше. Вблизи осинового тонкомера очень высока концентрация ювенильных и имматурных пихт, т. е. самой молодой части ценопопуляции пихты (рис. 3, В). Здесь же концентрируются и ранние виргинильные пихты (рис. 3, Г). В большей степени вокруг осин сконцентрированы пихты с высокой и средней жизненностью. Это можно объяснить различными микроусловиями под пологом осины и березы. Березы, как уже говорилось, приурочены к остаткам выпавших пихт в распадающихся куртинах. Формирующийся здесь пихтовый подрост может испытывать влияние не только берез, но и оставшихся в куртине пихт. Возобновление осины успешно только на открытых полянах. Находящийся под ней подрост пихты не испытывает влияния материн-

ского полога. С лучшими условиями обитания под осиной связана большая концентрация пихтового подростка и в более широком возрастном диапазоне.

По мере развития таких куртин и перехода пихт в позднее виргинильное состояние их концентрация под пологом осины снижается, а в составе пихтовых куртин увеличивается доля угнетенных особей, что свидетельствует о начале дифференциации пихт по жизненности. Вероятно, именно под пологом осин и формируются плотные пихтовые куртины, характерные для черневых пихтовых лесов. По сути дела, в данном случае прослеживается фрагмент циклической динамики древостоя. Популяция пихты благодаря участию осины в сложении пихтового леса отчасти поддерживает свою численность. При этом популяция пихты осваивает открытые участки леса, компенсируя потерю занятой ею площади, что происходит при распаде старых куртин.

Механизм регенерации пихты под пологом мелколиственных пород известен как характерная восстановительная сукцессия. Однако в данном случае мы имеем дело с одним сообществом, а не с их серией. Здесь возобновление популяции пихты под пологом осины и березы происходит на локальном, внутривидовом уровне.

## ВЫВОДЫ

Проведенный анализ пространственного размещения подростка пихты в климаксовом пихтовом лесу показал, что поддержание численности популяции пихты и занятой ею территории не может быть результатом влияния только взрослой части популяции. Подрост пихты в незначительном количестве концентрируется только вблизи старых пихт, но после их вывала его концентрация сильно снижается.

В наибольшей степени пихтовый подрост приурочен к мелколиственным породам, особенно к осине. Присутствие мелколиственных пород является необходимым условием поддержания численности пихты в черневом пихтовом лесу. Их участие в сложении пихтового леса способствует возобновлению пихты в "окнах", образующихся после вывала

старых пихт, и на крупнотравных полянах, что во многом определяет особенности пространственной структуры пихтового черневого леса.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Смирнова О. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий. Пушкино, 1990. 92 с.
2. Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 207 с.
3. Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
4. Поварницын В. А. Леса из сибирской пихты в СССР // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., 1956. С. 408–457.
5. Фалалеев Э. Н. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. М.: Лесная промышленность, 1964. 162 с.
6. Вдовин В. В., Малолетко А. М. Салаирский кряж // Алтае-Саянская горная область. М.: Наука, 1969. С. 121–157.
7. Агроклиматические ресурсы Новосибирской области. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 155 с.
8. Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Л., 1975. 118 с.
9. Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. С. 383.
10. Ермоленко П. М., Ермоленко Л. Т. Высотно-поясные особенности роста кедра и пихты в Западном Саяне // Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 19–53.
11. Лацинский Н. Н., Махатков И. Д., Лацинский Н. Н. мл. Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение. 1991. № 1. С. 66–69.
12. Мищенко Б. П. Семеношение пихты сибирской и меры содействия ее естественному возобновлению в темнохвойных лесах Рудного Алтая: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Алма-Ата, 1966. 16 с.
13. Плотников В. В. О горизонтальной структуре древесного яруса лесных сообществ // Лесоведение. 1968. № 5. С. 3–11.
14. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
15. Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. 1991. Т. 96, вып. 4. С. 79–88.
16. Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретаренко О. П., Хлебопрос Р. Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 95 с.
17. Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретаренко О. П., Хлебопрос Р. Г. Структура древесных ценозов // Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири. Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. Вып. V. М.: Наука, 1987. С. 64–91.
18. Грабарник П. Я. Комаров А. С., Носова Л. М., Радин А. Н. Анализ пространственной структуры древостоя: подход с использованием корреляционных

- мер // Математическое моделирование популяций растений и фитоценозов. М.: Наука, 1992. С. 74–84.
19. Гусаков С. В., Фрадкин А. И. Моделирование на ЭВМ пространственной структуры лесных фитоценозов. Минск: Наука і тэхніка, 1990. 111 с.
20. Маслов А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.
21. Махатков И. Д., Васильев С. В. Использование ценопопуляционного подхода при анализе пространственного размещения деревьев методом радиальных функций распределения. Деп. ВИНТИ № 2670 25.08.98.
22. Махатков И. Д. Роль микрорельефа в процессе возобновления древостоя черневых пихтовых лесов // Лесоведение. 1998. № 5. С 12–17.

## **Interrelations Between the Populations of Forest-Forming Species in the Dark Abies Forests of the Western Salair**

I. D. MAKHATKOV

*Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry SB RAS  
630099, Novosibirsk, Sovetskaya str., 18  
E-mail: makhatkov@mail.ru*

Analysis of the spatial arrangement of abies undergrowth with respect to abies, aspen and birch trees was carried out in the climax community of the dark forest by means of radial functions. The results of analysis showed that the abies undergrowth is concentrated mainly in the vicinity of old abies trees but its occurrence near abies stumps is much below the expected level. Such an arrangement of the undergrowth should inevitably lead to a decrease in the area occupied by the population of abies, and its number. The abies undergrowth is mostly concentrated in the vicinity of parvifoliate species where dense abies curtains are formed. Thus, the populations of parvifoliate species are the stabilizing factor with respect to the population of dominant species of the dark abies forests.

**Key words:** coenopopulation, spatial arrangement, dynamics.