

до меньше его численность в бассейне нижнего Амура. Встречаемость вида по направлению к северу прогрессивно снижается. В низовьях Амура и Амурском лимане численность вида падает до единичных экземпляров на 1 м², хотя плотность популяций другого вида — *P. manchouricus* в тех же биотопах весьма значительна (до 100 экз/м²). *P. spiridonovi* входит в число видов, участвующих в цикле развития трематоды *C. sinensis* в районах Приамурья. Зараженность его церкариями *C. sinensis* выше, чем *P. manchouricus* (в пределах одних и тех же районов), и в среднем составляет 17,9% (при вариациях в отдельных биотопах от 0,54 до 42,5%).

Вид назван в честь Сергея Эдуардовича Спиридонова (Лаборатория гельминтологии АН СССР).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издав. ЗИН АН СССР. Т. 46. Л. Мокриевский О. Б. 1949. Пресноводная литораль Амурского лимана и ее фауна // ДАН СССР. Т. 66, № 6. Москвичева И. М. 1974. Пресноводная малакофауна нижней части бассейна Амура: Автореф. канд. дис. Л. Посохов П. С. 1970. Биология возбудителя клонорхоза и эпидемиология вызываемого им заболевания в нижнем Амуре: Автореф. канд. дис. М. Старобогатов Я. И., Затравкин М. Н. 1987. Bithynioidea (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны СССР // Моллюски. Итоги и перспективы их изучения. Сб. 8. Л. Ушаков П. В. 1940. Некоторые особенности жизни в предустьевых пространствах (эстуариях) // Природа. Т. 41. Ушаков П. В. 1948. Фауна беспозвоночных Амурского лимана и соседних опресненных участков Сахалинского залива // Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М.; Л. Abbot R. T. 1948. Handbook of medically important Mollusca of the Orient and the Western Pacific // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. Vol. 100, N 3. Annandale T. N., Prashad B. 1924. Report on a small collection of molluscs of China // Proc. Malacol. Soc. London. Vol. 16, pt. 1. Yen T.-C. 1939. Die chinensische Land und Süßwassergastropoden der Natur. museums Senckenberg // Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. Bd 444.

Поступила в редакцию
10.10.87

MOLLUSKS OF THE GENUS *PARAFOSSARULUS* (BITHYNIIDAE, GASTROPODA) IN FAUNA OF THE USSR AND THEIR ROLE AS INTERMEDIATE HOSTS OF THE TREMATODAS *CLONORCHIS SINENSIS* (GOBBOLD, 1857)

M. N. Zatravkin, A. S. Dougalev, Ja. I. Starobogatov

Summary

The data on the species composition and their taxonomic status is given for the mollusks of the genus *Parafossarilus* in fauna of the USSR, the diagnosis of the new for the science species *Parafossarilus spiridonovi* Zatr. et Star. sp. n. being presented. The data on the distribution of the species belonging to the genus as well as their role in epizootiology of clonorchosis is considered.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1989. Т. 94, ВЫП. 5

УДК 581.526.425(477)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БУКОВЫХ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЗАКАРПАТЬЯ

О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, С. И. Рипа, Н. И. Лысых

Одна из основных проблем современной фитоценологии — познание функциональной организации растительного покрова в целом и

составляющих его элементов. В данной работе на основе популяционных методов сделана попытка проанализировать структуру и динамику первичных буковых лесов Карпат и выяснить основные механизмы их длительного устойчивого существования.

Буковые леса Карпат с лесоводственных и геоботанических позиций охарактеризованы достаточно подробно (Молотков, 1966; Буковые леса СССР..., 1972; Растительный покров..., 1980; Тышкевич, 1984; и др.), однако популяционные исследования в них не проводились.

Таблица 1

Характеристика растительности и условий местообитания на пробных площадях

№ площади	Пункт исследования, происхождение, современное использование ценоза	Фитоценоз, возраст насаждения, освещенность (в % от полной на высоте 1,5 м)	Древесный ярус	Травянистый ярус	Почва
			сомкнутость крон I и II ярусов, виды	покрытие (в %), господствующие виды	
1—3	Угольское лесничество, семенное, естественное, заповедник	бучина ясенниковая, 250—350 лет, 2—10	0,8 <i>Fagus sylvatica</i>	3,5 <i>Asperula odorata</i>	бурые горно-лесные
4, 6	«	бучина ясенниково-пролесниковая, 250—350 лет, 1,5—10	0,8 <i>Fagus sylvatica</i>	10—40 <i>Asperula odorata</i> , <i>Mercurialis perennis</i>	«
5	«	бучина ясенниково-зеленчуковая, 250—350 лет, 5—15	0,8 <i>Fagus sylvatica</i>	30—40 <i>Asperula odorata</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Mercurialis perennis</i>	«
7, 9	Нижне-Воловецкое лесничество, семенное естественное, водоохранная зона	бучина пролесниковая, 250—350 лет, 2—5	0,8 <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Ulmus glabra</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>	3—10 <i>Mercurialis perennis</i>	«
8	«	бучина зеленчуковая, 250—350 лет, 1—10	0,8 <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i>	10—20 <i>Galeobdolon luteum</i>	«
10	«	бучина пролесниковая, 250—350 лет, 5—15	0,8 <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Ulmus glabra</i>	5—10 <i>Mercurialis perennis</i>	«

Материал был собран в Угольском массиве Карпатского заповедника и в Нижне- и Верхне-Воловецком лесничествах Воловецкого лесосочбината Закарпатской обл. на 10 пробных площадях размером 1—2 га (табл. 1).

Популяции бука лесного (*Fagus sylvatica* L.) и сопутствующих видов изучали по общей методике (Ценопопуляции растений ..., 1976) и разработкам, сделанным специально для широколиственных деревьев

(Заугольнова, 1968; Вахрамеева, 1974; Чистякова, 1979; Полтинкина, 1985). На пробных площадях были проведены пересчет деревьев и их нумерация начиная с диаметра 6 см. Составлены карты размещения стволов деревьев и проекций их крон, а также скоплений подрастающих всех имеющихся древесных видов и травянистых растений. В каждом скоплении трав определено проективное покрытие, по Л. Г. Раменскому (1938), и флористический состав. В фиксированных точках на пробных площадях была определена освещенность люксметром Ю-116 по методике В. А. Алексеева (1975). Все древесные растения по высоте были разделены на две фракции: 1-я — до 50 см, 2-я — более 50 см. Численность и возрастной состав растений 1-й фракции учитывали на площадках в 1 м² в 200—400-кратной повторности, отмечали положение площадок на карте и приуроченность к скоплениям подрастающих или к разреженным участкам. Растения 2-й фракции учитывали по всей пробной площади на полосах 10×100 м². Для каждой особи древесного вида указывали возрастное состояние, происхождение (семенное или вегетативное), жизненность, высоту. У растений до 3 м диаметр определяли на уровне почвы, у остальных — на высоте 1,3 м. Абсолютный возраст устанавливали на модельных экземплярах разной жизненности.

Жизненность определяли по следующим признакам: высоте и диаметру растения с учетом абсолютного возраста; размером годовых приростов; соотношению живых и отмерших участков в побеговой системе; частоте отклонений от типичного для вида способа нарастания; участию «спящих» почек в формировании побегов и их местоположению на растении; форме роста растения и его кроны.

Была принята трехбалльная шкала оценки жизненности: нормальная, пониженная и низкая. Для подрастающих отдельно отмечали растения, периодически переходящие в сублетальное состояние, — квазисенильные особи, или торчки (Смирнова и др., 1984).

Возрастные состояния определяли по шкале Т. А. Работнова (1950), которая получила всеобщее признание и используется для анализа возрастного состава популяций растений разных жизненных форм и систематического положения (Ценопопуляции растений..., 1976; Рысин, 1980; Смирнова, 1987; и др.). Использование шкалы биологического возраста существенно расширяет принятую в лесоводстве оценку абсолютного возраста. Сопоставление возрастного состояния, абсолютного возраста, жизненности, происхождения и пространственного размещения особей позволяет достоверно судить о состоянии популяции и является основой для прогнозов ее развития.

В настоящее время описаны возрастные состояния большинства широколиственных деревьев (Заугольнова, 1969; Вахрамеева, 1974; Чистякова, 1979, 1987; Полтинкина, 1985; Кутьина, 1987), краткое описание возрастных состояний бука лесного приведено ниже.

Возрастные состояния бука лесного

Проростки с двумя крупными пальчатонервными семядолями полулунной формы и иногда с 1—2 парами настоящих яйцевидных листьев. Первая пара их супротивная, короткочерешковая, с цельным или волнистым краем, перистонервная; последующие листья — очередные с пильчатым краем. Корневая система стержневая по форме; главный корень развит лучше боковых. Семядоли довольно быстро опадают, и растение в течение первого же сезона вегетации становится ювенильным.

Ювенильные особи — одноосные, неветвящиеся. Листья яйцевидные с пильчатым или волнистым краем, перистонервные с 7 парами боковых жилок. На подземной части гипокотили, а в последующем и на годовых приростах первых лет формируются придаточные корни. Корневая система с первого года жизни комбинированная (включает главный, боковые и придаточные корни), стержневая по форме. Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально и проявляют тенденцию к ежегодному увеличению годовых приростов. Особи пониженной жизненности при моноподиальном нарастании имеют небольшие размеры годовых приростов, с возрастом не увеличивающиеся. Растения низкого уровня жизненности обладают минимальными приростами (0,5—1,5 см), моноподиальное нарастание у них часто сменяется симподиальным благодаря пробуждению спящих почек базальных участков годовых побегов.

Имматурные растения ветвятся, но мало: имматурные 1-й подгруппы имеют II—III, 2-й подгруппы — IV—V порядки ветвления. У растений 1-й подгруппы листья яйцевидные, чаще с 8 парами жилок; у 2-й подгруппы — от яйцевидных до широкояйцевидных, чаще с 9 парами жилок. Корневая система комбинированная по происхождению, стержневая по форме; у особей разных подгрупп она отличается только размерами. Растения нормальной жизненности нарастают моноподиально, имеют хорошо выраженную главную ось; растения пониженной жизненности — главную ось, располагающуюся на одной высоте с боковыми веточками. У растений низкой жизненности периодически пробуждаются спящие почки не только базальных участков годовых побегов, но и ствола: акротонное ветвление дополняется мезо- и базитонным.

Виргинильные растения — небольшие деревца с хорошо выраженной узкояйцевидной кроной и очистившейся от боковых веточек базальной частью ствола. Листья взрослого типа — эллиптические с 9—10 парами боковых жилок. Виргинильные 1-й подгруппы имеют V—VI, 2-й подгруппы — VI—VII порядки ветвления и максимальные годовые приросты главной оси. Корневая система комбинированная по происхождению, ветвистая по форме благодаря преимущественному разрастанию горизонтально растущих боковых и придаточных корней. У растений нормальной жизненности крона островершинная, пониженной — щитковидная. Особям низкой жизненности свойственны минимальные приросты главной оси, пробуждение спящих почек в любой части ствола, усыхание части скелетных ветвей кроны.

У некоторых имматурных и виргинильных особей нормальной или пониженной жизненности при резком ухудшении условий существования (главным образом режима ФАР) сначала снижаются темпы роста в высоту, а затем отмирает большая часть побеговой системы. Новая побеговая система образуется из спящих почек в основании ствола за счет запаса органических веществ. Способность таких растений к неоднократному обновлению побеговой системы позволяет им длительно (до 50—70 и даже 100 лет) существовать под пологом леса. Такие внешне и календарно старые растения способны при улучшении условий жизни к дальнейшему развитию и переходу в генеративное состояние и поэтому получили название квазисенильных (термин Т. А. Работнова, 1975). Способность древесных видов в молодости периодически переходить в квазисенильное состояние значительно повышает их устойчивость в сообществе. Квазисенильные особи представляют собой постоянный резерв популяции.

Молодые генеративные деревья характеризуются островершинной яйцевидной кроной, VII—VIII порядками ветвления, эллиптическими листьями с 8—10 парами боковых жилок. Плодоносят обильно и нерегулярно. Корневая система комбинированная, ветвистая, поверхностная. Деревья нормальной жизненности быстрее растут в высоту; в их кроне все крупные скелетные ветви живые. Деревья пониженной жизненности медленно растут в высоту, несколько лучше в толщину, имеют крону небольшого диаметра. Деревья низкой жизненности суховершинные, с минимальными приростами главной оси и сравнительно большими по диаметру стволами.

Средневозрастные генеративные деревья имеют широкояйцевидную, сильно разветвленную крону (VIII—IX порядки ветвления), обильно плодоносят. Листья широкоэллиптические с 8—10 парами боковых жилок. В основании ствола корка с трещинами. Корневая система комбинированная, ветвистая, поверхностная. Деревья нормальной жизненности образуют I ярус леса, имеют широкую крону, гладкий ствол. Деревья пониженной жизненности входят во II ярус, диаметр их кроны небольшой; диаметр ствола такой же или несколько больше, чем у деревьев нормальной жизненности. На стволе видны довольно крупные рубцы — результат значительных перевершиниваний ствола в прошлом. Деревья низкой жизненности отличаются от деревьев пониженной жизненности главным образом еще меньшим диаметром ствола.

Старые генеративные деревья с широкоокруглой раскидистой кроной, плодоношением от обильного до незначительного к концу состояния, малыми годичными приростами в высоту. Ствол с одной или со всех сторон покрыт растрескивающейся коркой на довольно большом протяжении (иногда до 1/3 высоты). В кроне идет отмирание крупных скелетных ветвей. Листья широкоэллиптические. Корневая система комбинированная, самая большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной; процессы отмирания затрагивают и ее. Деревья нормальной жизненности высокие с широкой кроной. Деревья пониженной жизненности менее высокие, ствол их часто несколько больше по диаметру, чем у нормально развитых особей, сформирован из нескольких симподиальных участков разной протяженности, поверхность его покрыта крупными веточными рубцами. Эти деревья часто поражаются сердцевинной гнилью. Деревья низкой жизненности имеют все перечисленные выше признаки, однако диаметр ствола у них значительно меньше.

Сенильные растения, формирующиеся из генеративных деревьев, имеют полностью отмершую первичную крону, часто сломленную верхушку ствола, живую древесину только по периферии, местами отслаивающуюся корку. Крона небольшая, вторичная, сформирована из спящих почек средней или базальной частей ствола. Плодоношения нет. Листья от яйцевидных до широкояйцевидных. Процессы отмирания идут и в корневой системе. Продолжительность пребывания в этом состоянии небольшая (10—50 лет).

Сенильными могут стать растения, минуя генеративное состояние, из сублетальных имматурных и виргинильных особей. В этом случае их побеговая часть также формируется из спящих почек базального участка ствола. Они имеют кустовидный облик с одним или несколькими небольшими стволиками. Листья ювенильного или полувзрослого (имматурного) типа. Гибель таких растений в отличие от квазисенильных неминуема вследствие далеко зашедших процессов отмирания корневой системы.

Помимо особей семенного происхождения в популяциях бука встречаются и вегетативные особи. Они могут развиваться из спящих почек в основании стволов (порослевое происхождение), из почек на плагиотропных побегах — ксилоризомах и из придаточных почек на корнях. Пробуждение спящих и появление придаточных почек стимулируются естественными и искусственными механическими травмами; камнепадами, снежными лавинами, вывалами деревьев, пороями животных.

Факультативно возникающие вегетативные особи проходят те же этапы возрастного развития, что и особи семенного происхождения (за исключением состояния проростка).

Возрастная, пространственная структура и динамика популяций бука лесного и сопутствующих видов

Исследования последних десятилетий, проведенные в лесах как тропического, так и умеренного поясов (*Tropical trees...*, 1978; Brokaw, 1983, 1985; *Plant ecology*, 1986), однозначно свидетельствуют, что успешное возобновление древесных видов происходит только в прорывах полога леса, возникающих вследствие отмирания старых деревьев. Размеры таких прорывов определяют видовой состав возобновления, темпы роста и развития молодых деревьев (Bormann, Likens, 1979; Hibbs, 1982; Hubbel, Foster, 1986). Постоянное образование прорывов в пологе является обязательным условием нормального оборота поколений и формирования полночленных популяций древесных видов. Именно полночленность популяций древесных эдификаторов выступает как индикаторный признак климаксового ценоза (Whittaker, 1975). В то же время постоянное образование прорывов в пологе леса приводит к тому, что мозаика возрастных поколений в популяции древесного эдификатора определяет мозаичность ценозов в целом (Корчагин, 1976; Турков, 1979; Скворцова и др., 1983; Дыренков, 1984; Манько, 1987). Каждый элемент возрастной мозаики популяций эдификаторов претерпевает однонаправленное развитие — от образования пятна подростка в прорывах полога до развития взрослых растений и их последующего отмирания, которое можно рассматривать как микросукцессию (или мозаичную сукцессию, Whittaker, Lewin, 1977). Из этого следует, что устойчивое динамически равновесное состояние климаксового ценоза достигается при определенном соотношении динамических процессов в популяциях эдификаторов.

Анализ популяций бука лесного и сопутствующих древесных видов проводился в практически ненарушенных массивах, где бук является единственным эдификатором. Эта особенность буковых лесов дает возможность четко проследить взаимосвязь структуры ценоза и популяционной жизни древесного эдификатора.

Возрастной состав популяций бука на исследованных пробных площадях однотипен. Популяции полночленные и имеют близкие значения плотности взрослых особей (табл. 2, 3). В возрастных спектрах преобладают молодые особи, число имматурных растений колеблется от нескольких тысяч до нескольких десятков тысяч на 1 га. Среди остальных возрастных групп почти на всех пробных площадях увеличение численности отмечается в группе старых генеративных, что определяется большой длительностью этого возрастного состояния в онтогенезе бука (табл. 4). В каждой из исследованных популяций большая часть особей имеет семенное происхождение, доля особей вегетативно-

Некоторые характеристики возрастных парцелл в буковых лесах Карпатского заповедника

Возрастные группы	1		2		3		4		5		6		8	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Иматурные 1-й подгруппы	3450	5800	11373	16636	13344	21984	2781	1812	2650	1950	2063	7711	3972	5285
Иматурные 2-й подгруппы	1850	1492	268	1561	384	672	179	387	1501	939	977	2769	26	231
Сумма иматурных особей	5300	7292	11641	18197	13728	22656	2960	2199	4151	2889	3040	10480	3998	5516
Виргинильные 1-й подгруппы	45	81	88	140	6	131	126	372	52	47	39	166	107	212
Виргинильные 2-й подгруппы	27	70	22	105	70	162	124	178	37	50	30	73	135	92
Сумма виргинильных особей	72	151	110	245	76	293	250	550	89	97	69	239	242	304
Молодые генеративные	12	16	16	22	22	30	38	18	24	9	1	2	15	26
Средневозрастные генеративные	12	6	50	4	24	3	22	14	21	9	24	10	25	10
Старые генеративные	93	29	49	16	74	11	64	11	42	17	86	9	31	26
Сенильные	6	2	5	8	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3
Сумма генеративных и сениль- ных особей	123	53	120	50	120	44	124	43	87	35	111	21	75	65
Общая сумма особей	12991	30363	36917	6126	7348	13960	10200							

Таблица 4

Таблица 4

Покрытие трав, %

* Для разновозрастных парцелл над чертой—значение ФАР над кронами взрослых особей (средневозрастных и старых генеративных), под чертой—подроста.

** Данные относятся к средневозрастно-генеративным.

*** То же к старым генеративным.

**** То же к сенильным-деревьям.

го происхождения составляет несколько процентов. Особи вегетативного происхождения есть во всех возрастных состояниях, но относительное участие их несколько больше во взрослой фракции. Более детальный анализ состава популяций бука показывает, что среди имматурных и виргинильных растений значительную долю составляют особи пониженной жизнеспособности (табл. 3), представляющие собой резерв популяции, реализуемый вследствие отмирания взрослых особей (естественного — в результате старения или катастрофического — вследствие обвалов, лавин и пр.). Среди генеративных растений преобладают особи с нормальной жизнеспособностью. Большая часть растений с пониженной жизнеспособностью отмирает, не завершая онтогенеза полностью.

Подробный анализ структуры особей, имеющих разную жизнеспособность в момент исследования, дал возможность количественно оценить роль квазисенильных особей в сложении разных возрастных групп (рис. 1).

В буковых лесах Карпатского заповедника (рис. 1, А) большая часть виргинильных и молодых генеративных особей (в том числе и нормальной в настоящее время жизнеспособности) в течение онтогенеза переходила в квазисенильное состояние. Однако уже в средневозрастном генеративном состоянии в популяциях начинают преобладать растения, которые никогда не были квазисенильными. В буковых лесах Нижне-Воловецкого лесничества (рис. 1, Б) доля особей, бывших квазисенильными, мала даже среди виргинильных растений, и их почти нет среди генеративных. Это связано в первую очередь с разной плотностью взрослых особей в исследованных массивах (табл. 2, 3). Роль квазисенильных особей в самоподдержании популяций становится весьма существенной в условиях значительного дефицита света, возникающего при большой плотности высокорослых генеративных деревьев. Пребывание в квазисенильном состоянии большого числа особей в популяции значительно усиливает ее буферность (Whittaker, 1975).

Как уже отмечалось, исследованные буковые леса Карпат представляют собой монодоминантные ценозы, где бук является единственным эдификатором. Остальные виды широколиственных деревьев, обитающие в этих лесах (табл. 1), ведут себя как ассектаторы. Популяции их по сравнению с буком отличаются низкой численностью и фрагментарностью возрастного состава (рис. 2).

Анализ пространственной структуры популяций бука показал, что особи разных возрастных групп размещены по площади ценоза нерав-

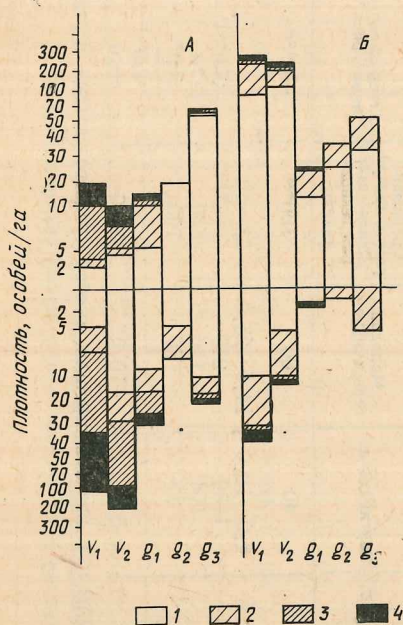


Рис. 1. Участие особей, бывших ранее квазисенильными, в популяциях бука с разной плотностью генеративных деревьев:

А — Угорское лесничество, пробная площадь № 3 — 164 особи/га; Б — Нижне-Воловецкое лесничество, пробная площадь № 9 — 125 особей/га; v_1 — виргинильные 1-й, v_2 — 2-й подгрупп; g_1 — молодые; g_2 — средневозрастные; g_3 — старые генеративные; 1 — нормальная, 2 — пониженная, 3 — низкая, 4 — сублетальная жизнеспособность

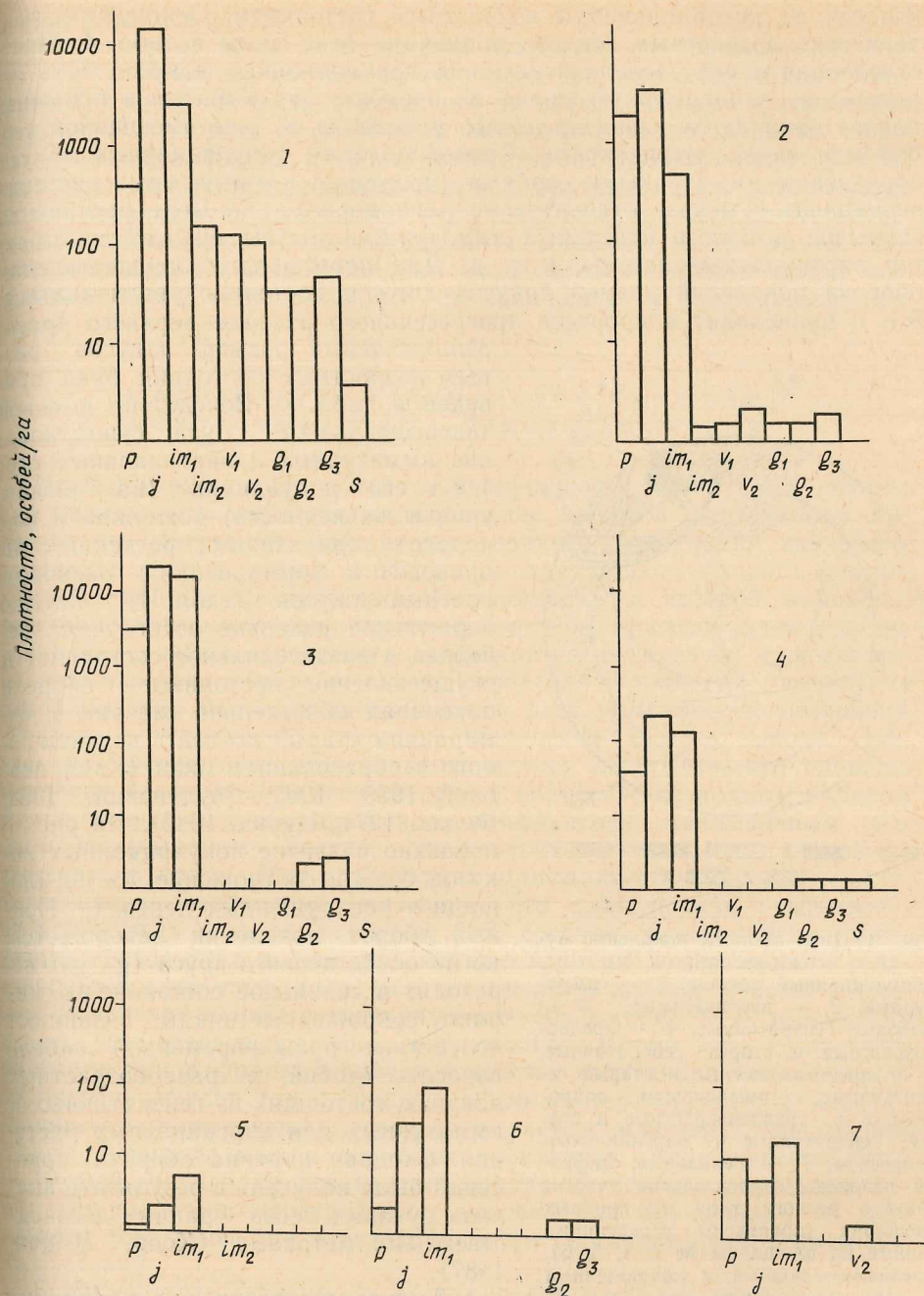


Рис. 2. Возрастной состав популяций широколиственных деревьев (усредненные данные по пробным площадям № 7 и 10):

1 — бук лесной; 2 — ясень обыкновенный; 3 — клен остролистный; 4 — клен явор; 5 — липа сердцевидная; 6 — ильм; 7 — граб обыкновенный; p — проростки; j — ювенильные; im_1 — имматурные 1-й, im_2 — 2-й подгрупп; s — сенильные особи; остальные обозначения те же, что и на рис. 1

номерно, они образуют скопления (популяционные локусы), различающиеся по преобладающим возрастным состояниям. Основные характеристики возрастных локусов популяций бука даны в табл. 4. Представленная в ней последовательность популяционных локусов бука отражает их закономерную смену во времени: на вывалах в прорывах полога начинается развитие нового поколения из уже имеющихся особей или вновь возникающих. Самые молодые популяционные локусы образованы иматурными особями (проростки и ювенильные растения размещены в ценозе относительно равномерно), по мере увеличения прорывов в пологе отдельные иматурные локусы смыкаются, образуя виргинильные локусы, и т. д. Для нормального осуществления оборота поколений размер локусов должен постоянно увеличиваться. Это и происходит в процессе прогрессивного распада верхнего яруса.

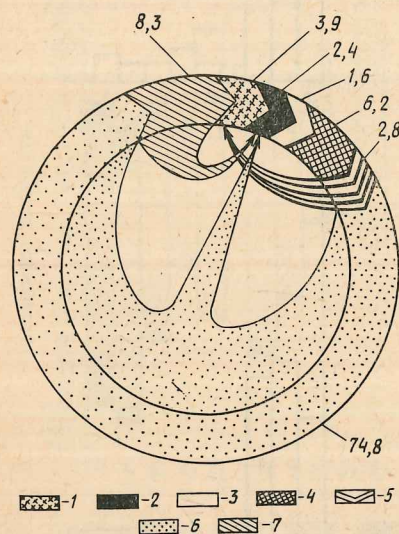


Рис. 3. Цикл оборота поколений бука лесного:
популяционные локусы: 1 — иматурные, 2 — виргинильные, 3 — молодые генеративные, 4 — средневозрастные и старые генеративные, 5 — средневозрастные и старые генеративные с иматурным подростом, 6 — средневозрастные и старые генеративные с виргинильным подростом, 7 — сенильные; цифрами показано относительное участие локусов разного типа на пробных площадях (приведены усредненные данные по площадям № 2, 4, 5, 6), стрелками — полный и сокращенный циклы

возрастным составом особей, но и плотностью, вертикальными и горизонтальными размерами, а также освещенностью, проективным покрытием и видовым составом трав (табл. 4). Это подтверждает мнение многих авторов о ведущей роли мозаики возрастных поколений популяций эдификаторов в общей мозаичности лесных ценозов разных типов. Популяционные локусы бука в монодоминантных ценозах

имеют основные отличительные признаки биогеоценотических парцелл по Н. В. Дылису (1978). Проведенные ранее исследования показали, что минимальные размеры популяционных локусов почти у всех сопутствующих видов больше, чем у бука. В связи с этим они не всегда находят условия для нормального оборота поколений в монодоминантных буковых ценозах. Этим определяется их роль ассектаторов. Однако следует учесть, что численность сопутствующих видов в буковых лесах, которые считаются первичными, может быть несколько снижена вследствие антропогенной деятельности (выборочными и приисковыми рубками). Поэтому необходимы дополнительные исследования, которые дадут возможность более четко выяснить их положение в климаксовых бучинах.

Минимальный размер локусов разных возрастных состояний бука приведен в табл. 4. Вследствие высокой теневыносливости бука существование иматурных и виргинильных особей в его популяциях (на низком уровне жизненности) возможно и под пологом генеративных растений, что приводит к формированию разновозрастных локусов (табл. 4). Однако нормальное развитие особей (без перехода в квазисенильное состояние) и осуществление постоянного оборота поколений обязательно связаны с отмиранием старых особей в верхнем пологе и образованием окон (Каплуновский, 1959, 1965; Мудянский, 1968; Фецак, 1974; Цурик, 1980). На рис. 3 показано развитие популяционных локусов бука и соотношение их по площади в ненарушенных ценозах. Полный оборот поколений завершается, когда особи первого яруса (g_2 , g_3) переходят в сенильное состояние и отмирают; сокращенные циклы возникают вследствие преждевременной гибели взрослых особей в разновозрастных локусах, состоящих из генеративных и иматурных или виргинильных растений. Сходная картина оборота поколений была получена в результате анализа буковых лесов Франции лесоводственными методами (Коор, Hilgen, 1987).

Локусы, выделенные в популяциях бука, отличаются не только

имеют основные отличительные признаки биогеоценотических парцелл по Н. В. Дылису (1978).

Проведенные ранее исследования показали, что минимальные размеры популяционных локусов почти у всех сопутствующих видов больше, чем у бука. В связи с этим они не всегда находят условия для нормального оборота поколений в монодоминантных буковых ценозах. Этим определяется их роль ассектаторов. Однако следует учесть, что численность сопутствующих видов в буковых лесах, которые считаются первичными, может быть несколько снижена вследствие антропогенной деятельности (выборочными и приисковыми рубками). Поэтому необходимы дополнительные исследования, которые дадут возможность более четко выяснить их положение в климаксовых бучинах.

Определение минимальной площади монодоминантных буковых ценозов

Исследование особенностей популяционной жизни бука лесного дало возможность определить собственное время и пространство выявления его популяций. Собственным временем популяции как системы можно считать время, необходимое для полного оборота поколений; собственным пространством — площадь, на которой полностью представлена мозаика популяционных локусов. В связи с тем что популяционная жизнь древесного эдификатора организует существование климаксового ценоза в целом, определение площади выявления полной мозаики популяционных локусов дает возможность установить эндогенно обусловленную площадь выявления лесного ценоза. Опираясь на проведенные исследования, можно заключить, что площадь выявления климаксового лесного ценоза определяется полным набором популяционных локусов древесного эдификатора, минимальным размером генеративного локуса, длительностью отдельных этапов и онтогенеза в целом. При определении минимальной площади климаксового ценоза необходимо учитывать, что длительность существования возрастных локусов различна: так, среднее время жизни иматурного локуса бука в семь раз меньше времени жизни старого генеративного локуса этого вида. Соответственно и долевое участие в площади выявления ценоза иматурных локусов должно быть в семь раз меньше, чем средневозрастных генеративных. Кроме того, существенные изменения в формирование и развитие популяционных локусов эдификатора вносит такая видоспецифичная характеристика, как периодичность плодоношения деревьев в лесных массивах. Так, значительные перерывы между периодами обильного плодоношения бука (7—10 лет) уменьшают вероятность попадания семян в сенильные локусы, где имеются благоприятные условия для приживания и нормального (без задержки в квазисенильном состоянии) развития молодых растений.

В общем виде зависимость минимальной площади выявления лесного ценоза с полночленной популяцией эдификатора от биоэкологических свойств вида можно выразить так:

$$S_{\text{ценоза}} = S_{g_3\text{-локуса}} \cdot N \cdot P,$$

где $S_{g_3\text{-локуса}}$ — минимальная площадь, на которой возможно нормальное развитие популяционного локуса вплоть до g_3 -состояния; N — число возрастных этапов в развитии локуса, которое определяется пу-

тем деления общей длительности онтогенеза на длительность самого короткоживущего локуса; P — коэффициент периодичности плодоношения, который определяется путем деления числа лет между обильными плодоношениями на один год.

Пример расчета минимальной площади выявления устойчивого букового ценоза:

$$S_{\text{ценоза}} = 200 \text{ м}^2 \cdot \left(\frac{380}{20} \right) \cdot \frac{10}{1} = 38\,000 \text{ м}^2 = 3,8 \text{ га.}$$

Заключение

Таким образом, площадь, на которой полностью представлена мозаика популяционных локусов, и время, необходимое для осуществления полного оборота поколений популяции эдификатора, задают эндогенно обусловленный масштаб членения растительного покрова лесных территорий. Любые нарушения этих пространственно-временных отношений выводят систему из устойчивого состояния и переводят ценоз из климаксового состояния в сукцессивное. Вполне естественно, что в реальных ситуациях разнообразие мозаичной организации лесов неизмеримо больше изложенного и, следовательно, больше их площадь выявления, но необходимо подчеркнуть определяющее влияние закономерностей популяционной жизни древесных эдификаторов на структуру и динамику лесных ценозов в целом. Эти закономерности необходимо положить в основу разработок популяционно-экологических методов выделения охраняемых территорий и проектировании режима их охраны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. 1975. Световой режим леса. Л. Буковые леса СССР и ведение хозяйства в них. 1972. М. Вахрамеева М. Г. 1974. Клен остролистный // Биол. флора Моск. обл. Вып. 1. М. Дылис Н. В. 1978. Основы биогеоценологии. М. Дыренков С. А. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л. Заугольнова Л. Б. 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вopr. морфогенеза цветк. растений и строение их популяций. М. Заугольнова Л. Б. 1969. Онтогенез и возрастные спектры популяции ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон: Автореф. канд. дис. М. Каплуновский П. С. 1959. Некоторые особенности возрастной структуры, строения древостоев и естественного возобновления природных буковых лесов Закарпатья // Науч. тр. УкрНИИЛХА, вып. 19. Харьков. Каплуновский П. С. 1965. Влияние освещенности на лесную среду и лесовозобновление в буковом насаждении // Лесоводство и агролесомелиорация. Вып. 3. Корчагин А. А. 1976. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л. Кутьина И. И. 1987. Сравнительная характеристика подроста ильма и граба в широколиственных лесах СССР // Популяц. экология растений. М. Манько Ю. И. 1987. Ель аянская. Л. Молотков П. И. 1966. Буковые леса и хозяйство в них. М. Мудянский Е. Н. 1968. Естественное возобновление бука в окнах на лесосеках выборочных рубок // Лесохоз. информация. № 21. Полтинкина И. В. 1985. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90, вып. 2. Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Вып. 6. Л. Работнов Т. А. 1975. Изучение ценоценозов популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80, вып. 2. Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. Растительный покров европейской части СССР. 1980. Л. Рысин Л. П. 1980. Сосна обыкновенная // Биол. флора Моск. области. Вып. 5. М. Скворцова Е. Б. и др. 1983. Экологическая характеристика ветровалов. М. Смирнова О. В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. Смирнова О. В. и др. 1984. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценоценозной толерантности растений // Журн. общ. биологии. Т. 45, № 2. Турков В. Г. 1979. О вывале

деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценоценозическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 128. Свердловск. Тышкевич Г. Л. 1984. Охрана и восстановление буковых лесов (восточная граница ареала *Fagus sylvatica* L.). Кишинев. Фецак О. С. 1974. Природня відновлення бука європейського на опіллі і розточчі // Підвищення ефективності лісових підприємств. Львів. Ценопопуляція растений. Основные понятия и структура. 1976. М. Цурик Е. И. 1980. Структура и возобновление девственных буковых древостоев Карпат // Лесоведение. № 5. Чистякова А. А. 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84, вып. 1. Чистякова А. А. 1987. Поливариантность онтогенеза широколиственных деревьев // Популяц. экология растений. М. Bormann F. H., Likens G. E. 1979. Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. N. Y. Brokaw N. V. L. 1983. The definition of tree fall gaps and its effect on measures of forest dynamics // Biotropica. Vol. 14. Brokaw N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in tropical forest // Ecology. N. 1. Hibbs D. E. 1982. Gap dynamics in a hemlock hardwood forest // Can. J. forest research. Vol. 12, N 3. Hubbel S. P., Foster R. B. 1986. Canopy gaps and dynamics of neotropical forest // Plant ecology / Ed. M. J. Crawley. Oxford. Кооп Н., Hilgen P. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited Beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France) // Forest ecology and managements elsevier, Lyly. Vol. 20, nos 1, 2. Plant ecology. 1986. Oxford. Tropical trees as living systems. 1978. London; N. Y. Whittaker R. H. 1975. Communities and ecosystems. N. Y. Whittaker R. H., Lewin S. A. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. pop. biol. Vol. 12.

Поступила в редакцию
20.07.88

POPULATIONAL ORGANIZATION OF THE BEECH WOODS IN CARPATHIAN REGION

O. V. Smirnova, A. A. Chistyakova, S. I. Ripa, N. I. Lysych

Summary

Beech ontogenesis, age and space organization of the populations in slightly damaged and undamaged beech woods in the region are considered. The undamaged beech woods are found to have clearly expressed mosaic of beech populational locuses, whose regular alternation in time and space stipulates stability of the monodominant beech woods. The method for determination of the minimum demanded area for revealing of a stable beech cenooses with constant turnover of generations is considered.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1989. Т. 94, ВЫП. 5

УДК 001.4

О НЕКОТОРЫХ ТЕРМИНАХ, ИСПОЛЗУЕМЫХ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Т. А. Работнов

ON SOME TERMS USED IN STUDY OF PHYTOCENOOTICAL POPULATIONS

T. A. Rabotnov

Ознакомление с весьма содержательной монографией Л. Б. Заугольновой с соавторами «Ценопопуляции растений...» (1988) побуждает рассмотреть некоторые термины, используемые при изучении фитоценоценозов популяций.

Ранее (Работнов, 1950) для целей изучения фитоценоценозов популяций было предложено в пределах жизненного цикла растений