

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ КАВКАЗСКОЙ ПИХТЫ И ДИНАМИКА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

М.В.Придия

Кавказский государственный биосферный заповедник
Госкомприроды СССР, Сочи

Популяция - элементарная эволюционирующая хорогенетическая единица и ключевое звено популяционно-видового (филогенетического) ряда интеграции живых систем - закономерно входит в состав биogeоценозов и таким образом связана с биogeоэценозическим рядом иерархии биокосных систем (биogeосистем).

Необходимость оценки преобразования структуры популяций возрастает в связи с ускорением темпов эволюции, зачастую в неблагоприятном для общества направлении, под влиянием антропогенной деятельности. С этим связаны задачи организации мониторинга микроэволюционных процессов. Иногда достаточно 200-300 лет, чтобы вызвать "взрыв" новых видов - так, например, возникли эндемичные виды на послелесных дугах антропогенного происхождения в предгорьях Северо-Западного Кавказа - люцерна серповидная, испаряет невооруженный /21/.

Для экосистем влажных тропических лесов характерен такой путь эволюции популяций. Даже если среда благоприятна и не имеет заметных тенденций к изменению, это не означает эволюционного застоя. Существуют условия, когда одни организмы получают преимущество над другими. Стабилизирующий отбор выделяет фенотип - "оптимум" из фенотипов каждого поколения. Некоторые фенотипы могут проявить свойства лучше использовать общую среду сообщества. Поскольку изменения популяции одного вида создают новую среду для других, структура селективных сил находится в постоянном движении /29/.

Оценке генотипических преобразований структуры природных популяций целесообразно подчинить результаты эколого-популяционных исследований. Это обуславливается одним из основных выводов популяционной экологии: изменение экологической структуры популяций, возрастного и фенотипического состава с неизбежностью закона влечет за собой изменение ее генетической структуры /26, 27/.

Закономерности микроэволюционных преобразований популяций на особо охраняемых природных территориях, в особенности в биосферных заповедниках, в сравнении со смежными антропогенными

ландшафтами должны быть, на наш взгляд, в основе теории организации этих территорий и организаций мониторинга микроэволюции. Теоретические построения, предложенные Н.Ф.Реймерсом, базируются в основном на учете сукцессионных изменений экосистем и не нацелены прямо на учет эволюционных процессов, связанных с сукцессиями /19/.

В сопряженной части ареалов кавказской пихты и восточного бука лесообразовательный процесс характеризуется этапами различного сочетания этих видов в сообществах одного и того же типа леса (в смысле школы Б.А.Ивашкевича - Б.П.Колесникова): от доминирования пихты до доминирования бука, иллюстрируя этим самым своеобразные естественно-исторические пространственные /11/ и временные континуумы /7/.

Типологический состав пихтово-буковых лесов определяется лесорастительными условиями и современными биоценологическими позициями видов. Оценка преобразования структуры популяций важна именно в ходе динамики ценозов, поскольку она в свою очередь характеризуется колебанием численности популяций.

Типологическое изучение лесов Западного Кавказа, включая и Кавказский заповедник, имеет вековую историю. Уже в ранних работах /1, 6/, посвященных общей характеристике растительности региона, показано неслучайное наложение ареалов кавказской пихты и восточного бука и образование ими смешанных буково-пихтовых лесов. В различных районах пояс пихты начинается на разных абсолютных высотах: нижний предел ее постепенно повышается по мере продвижения от первых западных местонахождений в юго-восточном направлении вдоль Главного Кавказского хребта. Вероятность встречаемости чистых пихтарников повышается по мере продвижения от оптимума ее произрастания - 1100-1200 м над ур.м. /25/ к верхнему пределу, т.е. к 1700-2200 м /1/. На всем протяжении этого пояса оба вида часто произрастают совместно, а также с кавказским грабом, кленом высокогорным, реже - с березой пушистой.

Чистые пихтарники встречаются лишь на более высоких отметках (1450-2000 м над ур.м.) в лесном и субальпийском поясах в восточной части региона, чаще в кубанских, нежели в колхидских лесах.

Лесотипологические исследования проводились как с позиций фитоценологического (позднее биогеоценологического) направления /1, 2, 16, 22, 24/, так и лесоводственно-экологического направления лесной типологии /14, 15/. В последний период выполняются работы по классификации типов леса /4, 5, 10/, приближающиеся по существу к географо-генетическому направлению Б.П.Колесникова /8, 9/.

Истоки географо-генетического направления лесной типологии находятся в докучаевском генетическом почвоведении и морозовском учении о лесе, оно возникло как результат исследования приро-



Рис. Распределение соотношений фенотипов пихты в Кавказском заповеднике: черный цвет в круге - цельнолистный фенотип, белый - выемчатолистный, штриховка - ценоарел пихты, штрих-пунктир - граница между букво-пихтовыми (к западу) и пихтовыми лесами, пунктир - Главный Кавказский хребет

ды сложных многоформенных кедрово-широколиственных лесов Приморья (Уссурийской тайги). Этот принципиальный подход в лесной типологии рекомендован для сложных многовидовых колхидских лесов /28/, к которым очень близки флористически и фитоценологически соответствующие формации кубанских лесов.

В данной работе подчеркнем лишь основные моменты природы рассматриваемых лесов (недостаточно еще освещенные в литературе), из которых логически вытекает неизбежность географо-генетического подхода в типологии и синтеза его с современным направлением изучения биологии и экологии популяций и популяционной структуры лесобразующих видов /17, 18/. Независимо от направления лесной типологии некоторые моменты, специально фиксируемые географо-генетическими классификациями, можно найти почти во всех работах по лесной типологии. Близка по сути к нему, например, работа С.Я.Сokolова /23/. В районе наших работ значительная часть лесопокрытой площади занимает пихтово-буковая формация. Территориальное соотношение ее с другими формациями принципиально показано в работе Л.Б.Махатадзе /10/.

Смешанные пихтово-буковые леса произрастают в западной, юго-западной частях региона, начиная от западной оконечности ее ареала, достигают линии, проходящей по восточному склону хр. Пшекиша и верховьям рек Туровой, Аспидной, Челепсы, Безымяйки и далее до оз. Кардывач (рисунок). Таким образом, не менее половины ареала пихты - это смешанные пихтово-буковые леса, при этом смешанная формация характерна для всего южного макросклона, т.е. для Колхидской ботанико-географической провинции, а также для значительной части Кубанской провинции, именно для бассейна р.Белой и западной части бассейна р. Кши. Собственно пихтовые леса (чистые пихтарники) выражены на восточных склонах г. Пшекиша на левобережье рек Шши (в ее устье), Аспидной и в бассейне р. Уруштена, в его среднем и нижнем течении. Далее к востоку пихтовые леса сменяются елово-пихтовыми и сосново-пихтовыми, генезис которых не получил еще должной расшифровки.

В составе древостоев восьми наиболее распространенных типов пихтовых лесов в схеме их, принятой лесоустройством (1961 г.), отмечено, как правило, участие бука, достигающего во втором ярусе семи единиц. В одном из наиболее продуктивных типов буковых лесов - букяке папоротниковом - участие пихты составляет 20% в первом ярусе, а 2-й ярус - полностью из пихты. Поскольку состав определен лесоустройством по запасу, фактически доли числа особой ценопопуляций во втором ярусе будет больше, чем их запасов, и в целом увеличится участие подчиненной ценопопуляции. Лесоустройством в 1981 г. к наиболее распространенным типам леса отнесены пихтарники и букяки: среднетравно-овсяницевые - 19,6%, среднетравно-ожиново-папоротниковые - 10,6% и крупнотравно-крупнопоротниковые - 10,6% покрытой лесом площади, остальные типы леса составляют 41,2%. Участие бука в этих пихтовых типах

леса сохраняется на том же уровне, что было и в 1961 г. В букняках первых типов лесоустройством 1981 г. также отмечается до 50% пихты.

В прилегающем с северо-запада к заповеднику лесном массиве в бассейне р. Пшехи наблюдаются постепенные переходы в составе: от преобладания бука к преобладанию пихты. Пробные площади различаются лишь долей участия в составе бука и пихты. Сходство подлеска (он представлен рододендром понтийским и падубом колхидским), от обилия и густоты которого зависит состав травяного яруса, в общем бедного и имеющего ряд общих видов, а также сходство бонитета (I-II), отражающего сходную производительность (500-800 м³/га), позволяют отнести их к одной и той же формации и к одному и тому же типу леса: разные этапы его развития - типы насаждений. К тому же все они принадлежат к одной и той же среднегорной ступени лесного пояса. Эти участки относятся к буко-пихтарнику колхидско-хустарниковому.

Л.И.Соснин /24/ констатирует протекание в лесах заповедника смены бука на пихту по двум схемам: 1) бук - пихта; 2) бук - граб - пихта. В классификационных схемах (биоценологического направления) во многих типах лесов в верховье реки Мзымты значительно участие бука в первом ярусе или даже преобладание его во втором и третьем ярусах древостоя /20/. Среди буковых лесов отмечаются смешанные пихтово-буковые и чистые буковые леса. Во многих широко распространенных типах пихтовых лесов (лесо-водственно-экологического направления) букняки приводятся в качестве производных ассоциаций /14/, а в ряде типов отмечается участие пихты.

По результатам лесоустройства Краснодарского края (1963-1966 гг.), обобщенным И.В.Веселовым /2/, установлены границы пихтово-буковой формации. Они в основном совпадают с данными А.Я.Орлова /12, 13/. В центре ареала популяции пихты в наиболее продуктивных девственных пихтовых лесах М.В.Герасимовым /3/ установлено значительное участие в них бука, доля которого, согласно нашим повторным учетам, увеличивается, сохраняется участие бука и далее к востоку, включая и Тебердинский заповедник. Это же происходит по всем пробным площадям, заложенным лесоустройством в Кавказском заповеднике (1961 и 1981 гг.), и нашим. Эти материалы (таблица) характеризуют общее явление для региона совместного произрастания кавказской пихты и восточного бука - достаточно представительное участие их в составе распространенных типов леса на разных этапах возрастных и восстановительных смен. Эта же особенность развития буково-пихтовых лесов подтверждается соотношением рассматриваемых видов в составе по ярусам и возрастной структурой древостоев максимальной производительности как с преобладанием пихты, так и с доминированием бука, выделенных лесоустройством (1961 и 1981 гг.). К пихтарникам максимальной производительности отнесены участки с запасом от 860

Изменение структуры популяций в связи с этапами развития фитоценозов (сменой доминантов)

Местоположение; высота над ур.м., экспозиция, кру- тизна в град. (номер пробных площадей)	Фитоценозы	Древостой					Подрост		Фенотипический состав попу- ляций*
		Состав, возраст (пределы), лет	Средние		Число ство- лов на га	Зapas- ство- ловой древе- сины, м ³ /га	Состав	Числен- ность, тыс. экз./га	
			высо- та, м	диа- метр, см					
Пригребневая часть ровного склона, 1240, Ю-З; 20; (1В)	пихтарник колхидский	8П, 120 (110-408)	31	32	780	672	9П	3,2	9В1Ц
		2Б, 178 (68-247)	32	35	180	136	1Бк	0,2	4БП 4БШ 1КП 1КШ
Пологий террасо- видный уступ кру- того склона; 1100, Ю, 10; (25)	букняк кол- хидский	9Б, 197 (55-370)	31	55	221	650	9П	5,0	3,6БШ 2, 4БП 2,4КШ 1, 6КП
		П, 100 (40-110)	16	19	134	50	1Б	0,4	6В 4Ц
Надпойменная тер- раса р. Квиши; 1200	пихтарник овсянцевый	8П (70-400)	34	39	534	1040	7Бк	4,2	8В 2Ц
		2Б (50-200)	23	29	230	260	3П	2,2	4, 2БП 2, 8БШ 1, 8КП 1, 2КШ

Надпойменная терраса р. М. Лабы; 1100, Ю-3, О-5, (22)	букняк овсяницевый	6Б, 161	31	45	212	460	5Кл.о.	6,8	4,2БШ	1,8БП
		(40-270)					1Кл.л.	1,8	2,8КШ	1,2КП
		4П, 250	33	49	105	270	3Б	3,9		
							1Грш	1,4	6В	4Ц
							ед.П			
Пологий уступ, 1700, Ю, 5-10 (1Д)	пихтарник кислично-папоротниковый	8П, 261	36	56	215	890	9П	2,3	9В	1Ц
		(106-463)								
		2Б, 158	23	32	216	160	1Б	0,3	4КП	4КШ
		(47-240)							1БП	1БШ
Пологий уступ, 1500, Ю-В, 5-10 (24)	букняк кислично-папоротниковый	8Б, 157	24	34	253	510	6П	1,8	5,6КШ	1,4КП
		(59-395)								
		2Кл.в.80	23	28	158	100	3Б	0,8	2,4БШ	6БП
		ед. П 150							7В	3Ц

*В - выемчатолиственный фенотип, Ц - цельнолиственный фенотип пихты; Б - брохиодромность листа, К - краспедодромность листа, П - пластичатость прилистников кулул, Ш - шиловидность прилистников в кулул бука, сочетания их - соответствующие фенотипы даны в долях от единицы.

до $1250 \text{ м}^3/\text{га}$. Их площадь 533 га, общий запас 599 тыс. м^3 . По данным повторного лесоустройства (1981 г.) запас их увеличился до 600 тыс. м^3 и составляет 0,6% общего запаса пихтарников. Большинство из участков наивысшей продуктивности, отнесенных к пихтарникам, — это буко-пихтарники, при наличии двух ярусов участие бука во 2-м ярусе бывает больше, чем в 1-м, или равно ему, лишь изредка меньше. Смешанный характер леса с доминированием пихты подтверждает и их средний состав — 8П 2Б ед. Кл. в.

Сходна картина и с буковыми лесами максимальной продуктивности. В 1961 г. к ним отнесены леса с запасом $440\text{--}640 \text{ м}^3/\text{га}$. Их площадь 403 га с запасом 225 тыс. м^3 . Запасы букняков максимальной производительности остались за 20 лет на том же уровне (1,1% от общего их запаса). Средний запас буковых лесов к 1981 г. был 8Бк 1П 1Кл.в.+Грб. Среди этих лесов наряду с одноярусными (с преобладанием бука), встречаются и чистые букняки, как правило, двухъярусные, но встречаются и трехъярусные — три поколения бука, со средним возрастом 320, 210, 120 лет.

Несмотря на довольно большую изменчивость лесорастительных условий, связанную с широкой высотной амплитудой распространения пихты, разнообразие эдафоклиматических условий, обширность ее ценоареала, спектр типов буково-пихтовых лесов региона, согласно большинству упомянутых авторов /14, 24/, сравнительно невелик и, по-видимому, неоднороден по территории. Значительно богаче спектр типов лесов с участием пихты на южном макросклоне Главного Кавказского хребта, где лесные фитоценозы, сходные по своему составу и строению, занимающие однородные условия местопроизрастания, С.Я.Соколовым /23/ объединены в типы леса. Фитоценоз признан членом элементарного ландшафта, в чем мы видим некоторое сближение этой классификации с эколого-лесоводственным направлением. С учетом карбонатных и субальпийских серий выделен 31 тип леса. Этот подход не только не утратил своего значения до наших дней, а напротив, приобретает большой интерес, так как охватывает в значительной степени разнообразие лесных фитоценозов, которые нуждаются в выявлении, документировании с целью сохранения особенно редких и исчезающих растительных сообществ.

Другой подход, альтернативный указанному, заключается в сведении спектра типов леса к определенному минимуму, вероятно, более удобному для использования в лесном хозяйстве, но менее реальному.

Динамику буково-пихтовых лесов определяют следующие моменты: сопряженность двух ценоареалов бука и пихты и сходность их важнейших биоэкологических свойств: например, высокая продолжительность их жизни (более 500 лет), теневыносливость, способность увеличивать прирост после длительного угнетения под пологом.

Анализ основных показателей наиболее распространенных фитоценозов (см. табл.), отражающих собой этапы лесообразовательного

процесса, показывает следующее. Современные лесные фитоценозы характеризуют определенные стадии развития трех указанных типов леса, в разной степени подпадающие прогнозу в отношении направления возрастных и восстановительных смен. Принимая несомненно различный характер стадий развития фитоценозов каждой из трех пар насаждений (типов леса), находим контрастные различия и в фенотипической структуре популяций в зависимости от стадии доминирования лесообразователя. Во всех типах леса на стадии доминирования бука в составе подроста увеличивается доля цельнолистного фенотипа по сравнению со стадией пихты, где преобладает выемчатолистный фенотип пихты. В феногеографическом аспекте численность цельнолистного фенотипа заметно снижается по мере поднятия в субальпийский пояс по сравнению с нижележащими ступенями (см. рисунок). Несколько выше она в колхидских лесах, чем в кубанских. Соотношения краспедодромного и брохиодромного фенотипов бука в составе подроста изменяются в связи с доминированием лесообразователя в верхнем ярусе (см. табл.). Более подробно они рассматриваются ниже.

* * *

Фенотипический состав популяций пихты изменяется на разных этапах развития биогеоценозов. На этапе доминирования бука в древостое доля цельнолистного фенотипа пихты в подросте выше, чем на пихтовой стадии, на которой преобладает выемчатолистный фенотип в подросте пихты.

Изменение фенотипического состава популяции бука подчиняется высотной поясности, в обеих феногеографических провинциях (Колхидской и Кубанской) с повышением от нижнегорья лесного пояса до субальпийского состав фенотипов изменяется: от доминирования брохиодромного до доминирования краспедодромного фенотипов. Чередование эдификаторов в древостое (бук и пихта) не нарушает этой закономерности. Увеличивается также участие других фенотипов, свойственных евроцейскому буку: шиловидные прилистники купул, шиловидные околоцветники тычиночных цветков, соответственно уменьшается доля признаков восточного бука, что соответствует "поведению" этих видов в других горных странах и соотношению их ареалов.

Таким образом, динамические процессы в биогеоценозах сопряжены с микроэволюционными. Подобные закономерности необходимо использовать для целей выявления генофонда популяций и мониторинга микроэволюции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильев Я.К. О лесах Черноморского округа // Лесн. журн. - 1896. - Вып. 4. - С. 786-815.
2. Веселов И.В. Смешанные леса из пихты и бука на Северном

Кавказе и их биологическая продуктивность. - Краснодар: Краснодар. кн. изд-во, 1973. - 211 с.

3. Герасимов М.В. Кавказская пихта. - М.,-Л.: Гослестехиздат, 1948. - 176 с.

4. Голгофская К.Ю. Типы буковых и пихтовых лесов бассейна р. Белой и их классификация//Тр. Кавказского госзаповедника. Вып. 9. - М.: Лесн. пром., 1967. - С. 157-284.

5. Голгофская К.Ю. Опыт составления типологической классификации лесной растительности Кавказского заповедника//Проблемы типологии и классификации лесов. - Свердловск: Изд-во Уральск. филиала АН СССР, 1972. - С. 167-176.

6. Динник А.В. Лесная зона Северо-Западного Кавказа//Тр. Ставропольского общества по изучению Северо-Кавказского края. Киев, 1911. - Т. 1. - С. 182-246.

7. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности//Ботанич. журн. - 1970. - Т. 55, № 1. - С. 23-33.

8. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока//Тр. Дальневосточного филиала АН СССР. Сер. ботан. (2), 4. - М.: Изд-во АН СССР, 1956. - С. 261.

9. Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи//Лесоведение. - 1974. № 2. - С. 3-20.

10. Махатадзе Л.Б. Темнохвойные леса Кавказа. - М.: Лесн. пром., 1966. - 168 с.

11. Одум Ю. Основы экологии. - М.: Мир, 1975. - 740 с.

12. Орлов А.Я. Темнохвойные леса Северного Кавказа. - М.: Изд-во АН СССР, 1951. - 256 с.

13. Орлов А.Я. Буковые леса Северо-Западного Кавказа//Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. - М.: Изд-во АН СССР, 1953. - С. 244-341.

14. Остапенко Б.Ф. К типологии лесов северного склона Большого Кавказа//Тр. Харьковского СХИ.-Харьков: Харьковск. СХИ, 1968. - Т. 72. - С. 3-44.

15. Остапенко Б.Ф., Пороша С.И. Классификация типов леса южного склона Большого Кавказа с позиций лесоэкологической типологии//Тр. Харьковского СХИ.-Харьков: Изд-во Харьковск. СХИ, 1978. - Вып. 258. - С. 92-112.

16. Поварнищын В.А. Типы лесов Черноморского побережья между реками Сукко и Пшадой//Тр. БИН АН СССР (геоботаника). - Л.: Изд-во АН СССР, 1936. - Вып. 4. - С. 633-707.

17. Придня М.В. Биологические свойства подростка ели сибирской на Тавда-Койдинском междуречье//Автореф. канд. дис. - Свердловск, 1969. - 27 с.

18. Придня М.В. Связь популяций древесных растений с лесными биогеоценозами и лесообразовательный процесс//Экология. - 1976, № 4. - С. 38-44.

19. Реймерс Н.Ф., Штильмарк Ф.Р. Особо охраняемые природные территории. - М.: Мысль, 1978. - 295 с.

20. Сахаров М.И. Типы леса в верховьях р.Мзымты//Тр. Кавказского госзаповедника, - М.: 1939, - Вып. 2, - С. 83-125.

21. Синская Е.Н. Динамика вида. - М.-Л.: Сельхозизд., 1948. - 527 с.

22. Соколов С.Я. Общий естественно-исторический и лесоводственный очерк Сочи́нского района//Тр. Кавказской экспедиции Ленлеспром. НИИ. - Л., 1931. - С. 3-51.

23. Соколов С.Я. Определитель наиболее распространенных типов леса Черноморского побережья//Абхазия (геоботанический и лесоводственный очерк). - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. - С. 177-212.

24. Соснин Л.И. Типы леса Кавказского государственного заповедника//Тр. Кавказского госзаповедника. - М.: 1939. - Вып. 2. - С. 5-82.

25. Углицких А.Н. К вопросу о зональном распространении пород в Кавказском государственном заповеднике//Тр. Кубанского СХИ.-Краснодар: Краснодар. кн. изд-во, 1929. - Т. 7. - С. 83-95.

26. Шварц С.С. Эволюционная экология животных//Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, - Свердловск: Изд-во Уральск. фил. АН СССР, 1969. - Вып. 65. - 171 с.

27. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980. - 277 с.

28. Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления, методы. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. - 474 с.

29. Hesslop-Harrison J.W. Forty years of genecology//Advances in ecological research. - 1965, - V. 2. - P. 159-240.