

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*581.526.426+581.051+577.1:634.9

ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛИСТВЕННИЧНИКОВ
ЗЕЛЕНОМОШНЫХ
НА ЮГЕ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ*

© 2012 г. Т. А. Москалюк

Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
E-mail: tat.moskaluk@mail.ru
Поступила в редакцию 10.02.2011 г.

Описывается ценотическая структура лиственничников зеленомошной группы типов леса Северного Охотоморья: производного средневозрастного и коренного спелого. Установлено, что уже в 55 лет в лиственничниках проявляются закономерности пространственного строения, свойственные им на стадии возраста спелости. Приводятся характеристики ярусов и парцелл производного лиственничника с учетом их изменения через 20 лет после закладки постоянной пробной площади. Полученные результаты показали обоснованность предварительного прогноза трансформации фитоценозов, сделанного на основе анализа ценотической структуры растительного покрова.

Лиственничники зеленомошные, ценотическая структура, ярусы, парцеллы, Larix cajanderi, Pinus ritula, антропогенная трансформация, Магаданская обл.

Ценотическая структура растительного покрова формируется под влиянием комплекса факторов и является главной интегральной характеристикой функционирования любого сообщества в любой период его развития [1, 3, 5]. Это представление полностью согласуется с теоретическими положениями В.Н. Сукачева [23] и Н.В. Дылиса [3] об определяющей роли растительного покрова в структурно-функциональной организации биогеоценозов. Одним из наиболее значимых направлений в изучении ценотической структуры лесного сообщества мы считаем изучение пространственного строения фитоценоза, отражающего характер взаимоотношений между растениями и их группировками в зависимости от экологических условий и эдификаторных функций древостоя.

Зеленомошные лиственничники из лиственничия Каяндера (*Larix cajanderi*¹) образуют одну из четырех природно-хозяйственных групп типов леса на юге Магаданской обл., или в Северном Охотоморье [7, 8] и занимают около 12% лесопо-

крытой площади региона. На протяжении всего периода лесозаготовки они являлись основными промышленными объектами, поскольку их древостоям свойственны достаточно высокие запасы древесины – 250–270 м³ га⁻¹, и, как правило, эти леса не входят в категорию запрещенных к рубке. В результате к концу XX в. коренные зеленомошные лиственничники были полностью расстроены лесозаготовками и последующими пожарами. Основная площадь данной группы лесов в настоящее время представлена производными средневозрастными насаждениями.

Цель статьи – охарактеризовать пространственное строение одного из типичных производных лиственничников зеленомошной группы типов леса на юге Магаданской обл., проанализировать изменения, произошедшие в нем за 20-летний период, и показать возможность использования характеристик структурных элементов разного ранга, или ценоэлементов [20]: ярусов, парцелл, микрогруппировок и синузий, для прогноза трансформации фитоценозов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на стационаре “Снежная Долина” Института биологических про-

* Исследования поддержаны РФФИ ДВО РАН (09-1-ОБН-07).

¹ Латинские названия видов приводятся при первом упоминании в тексте в соответствии со сводкой “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” [17].

блем Севера ДВО РАН, расположенном в средней части водосборного бассейна р. Дукча (25–30 км от г. Магадан). От прямого влияния моря речной бассейн защищен южными отрогами Хасынского хребта с абсолютными высотами 250–500 м над ур. м. Природные условия района исследований типичны для всего Северного Охотоморья, которое по лесорастительному зонированию Д.И. Назимовой [14] входит в северную подзону тайги Дальневосточного муссонно-континентального сектора, а по климатическому районированию Н.К. Клюкина [6] – в зону климата тундры и лесотундры (в пределах леса). Следует отметить, что для данной территории характерно не только самое большое разнообразие, но и самая высокая степень нарушенности лесной растительности.

Объект исследований – производный зеленомошный лиственничник, приурочен к правобережной надпойменной террасе р. Дукча. Высота террасы над уровнем поймы составляет около 10 м. Для нее характерен слабый уклон в 2–3°, но в 50–100 м от края и на отдельных участках он увеличивается до 5–6°, местами до 7–10°. Леса на террасе восстановились на месте пройденной пожаром сплошной вырубki 1940–50-х гг. Приживание лиственницы произошло в короткие сроки – возраст особей различается не более чем на 10 лет.

В 1985 г. в 60–80 м от края террасы была заложена постоянная пробная площадь размером 50 × 50 м, вошедшая в систему пробных площадей для многолетнего наземного мониторинга лесов.

Таксационно-лесоводственное и геоботаническое описание фитоценоза, все учетные работы проведены по методикам, общепринятым при изучении типов леса [22, 24] и предтундровых лесов [25]. На пробной площади сделан сплошной переучет древостоя и подроста выше 0.25 м. Диаметры деревьев замерялись с точностью до 0.1 см, высоты с точностью до 0.1 м. Таксационные показатели рассчитаны по региональным справочным нормативам [18–20]. Подрост при камеральной обработке был разбит на группы высот с градацией 0.25 (мелкий подрост) и 0.5 м (крупномерный).

Разделение особей в ценопопуляции лиственницы на древостой и подрост чисто условное, по размерам: к подросту отнесены особи с диаметрами стволиков <4 см. Средний возраст подроста 44 года, и, судя по габитусу особей, основное количество их составляет не молодая генерация, а отставшие в росте деревья.

Одновременно с пересчетом указывалось состояние растущих особей по категориям жизнен-

ности: отличная, хорошая и сомнительная. Лиственнице с отличной жизненностью свойственны самый большой прирост по высоте для своей ступени толщины, густоохвоенные конусообразные кроны, отсутствие изъянов в строении стволов. К категории хорошей жизненности отнесены особи с достаточно высоким приростом побегов. Для них характерны кроны хотя и не такие островерхие, как у деревьев предыдущей категории, но хорошо охвоенные; сухие скелетные ветви в них отсутствуют. У стволов могут быть незначительные изъяны (седловины, наросты, морозобоины и пр.). “Сомнительные” особи сильно ослаблены, отстают в росте и развитии, прирост побегов в 5–10 раз меньше, чем у нормально развитых лиственниц, или вовсе отсутствует. Для них типичны ажурные плоские кроны с ауксибластами типа волчьих побегов и множеством сухих ветвей; в кронах обычны частые смены вершинок.

Для подлеска определялись видовой состав, сомкнутость, средняя высота и число побегов в кустах; описано состояние ценопопуляций всех видов.

Учет всходов и особей высотой ≤ 0.25 м древесных и кустарниковых пород осуществлялся на 10 площадках 2 × 2 м, закладываемых равномерно по диагоналям пробной площади. На фоновых образующих микрогруппировках напочвенного покрова закладывались дополнительно по 1–3 учетных площадки.

Изучение ценоотической структуры основывалось на методе картирования всех ярусов. Пробная площадь предварительно была разбита на квадраты 10 × 10 м. На картосхемы в масштабе 1 : 100 наносились центры стволов и проекции крон древостоя, проекции крон подроста выше 0.25 м и подлеска, контуры микрогруппировок напочвенного покрова. Учитывая очень высокую густоту древостоя и трудоемкость картирования, на план были нанесены особи не всей пробной площади, а только фрагментов, дающих наглядное представление об особенностях размещения лиственницы по территории. Напочвенный покров закартирован полностью.

В качестве основного ценоэлемента для фитоценоза была выбрана парцелла в понимании Н.В. Дылиса [2], согласно которому это элементарная единица горизонтальной структуры ценоза, включающая все ярусы растительного покрова на занимаемой площади. Она должна быть однородной как по компонентам биоценоза, так и по условиям произрастания, отражая своим физиономическим обликом специфику материально-энергетического обмена. Определяющая роль в

регулировании взаимосвязей между парцеллами принадлежит главному эдификатору сообщества, в нашем случае лиственнице.

Границы парцелл устанавливались по периметру совокупности микрогруппировок напочвенного покрова, типичных для конкретной парцеллы. Они корректировались после наложения и попарного сравнения картосхем всех ярусов. Названия парцеллам присваивались по доминирующим видам древостоя и подлеска (при сомкнутости последнего 0.5 и более) и названиям фонообразующих микрогруппировок. Для каждой парцеллы характерна достаточно строгая приуроченность к определенным экотопам (микросайтам) в пределах фитоценоза.

Термин “микрогруппировка” в нашей работе соответствует последней трактовке микрогруппировки П.Д. Ярошенко [26] и понятию конгрегации Н.А. Миняева [11] и обозначает однородную группировку растений напочвенного покрова, которая может состоять из одной или нескольких синузид разных подъярусов. Выделение микрогруппировок осуществлялось по принципу однородности видового и биоморфологического состава и проективного покрытия растений. Минимальная площадь выделения 0.5 м². При описании микрогруппировок для растений каждого вида указывались жизненное состояние, размеры и обилие по шкале Друде.

В 2006 г. в лиственничнике выполнена ревизия пробной площади и сделано переописание парцеллярной структуры с корректировкой границ и названий парцелл.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ценотическая структура производного средневозрастного лиственничника зеленомошного на надпойменной террасе в бассейне р. Дукча в 1985 г. Исследованный фитоценоз состоял из двух ярусов: древостоя 55 лет и напочвенного покрова. В напочвенном покрове на участках с меньшим уклоном доминировали зеленые мхи, по мере повышения уклона и улучшения дренажа увеличивалось обилие кустарничков.

Пространственное строение фитоценоза, на первый взгляд, производило впечатление однородности, но при детальном изучении растительного покрова особенности его строения оказались достаточными для выделения в лиственничнике двух парцелл: лиственничной зеленомошной и

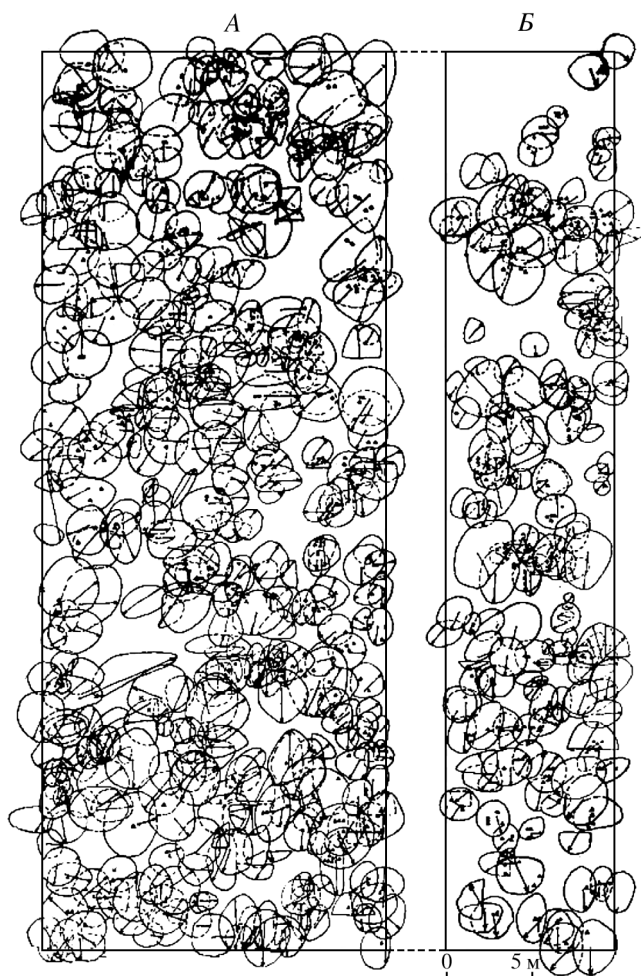


Рис. 1. Фрагменты картосхем проекций крон древостоя в парцеллах лиственничной зеленомошной (А) и лиственничной зеленомошно-кустарничковой (Б).

лиственничной зеленомошно-кустарничковой² [13].

Первая парцелла занимала 75–80% площади фитоценоза и территорию с незначительным уклоном и ровной, местами вогнутой, поверхностью. Со смыканием крон началось интенсивное очищение стволов от сучьев и дифференциация древостоя по размерам. Растущему древостою были присущи равномерное размещение, в основном группами, состоящими из нескольких деревьев, с единичными небольшими окнами и чрезвычайно высокая сомкнутость кронового полога с 3–4-кратным перекрытием крон (рис. 1).

В группах наблюдалось усыхание наиболее отставших в росте деревьев. Подлесок в парцелле отсутствовал, но в разных местах встречался

² Далее для краткости изложения в названиях парцелл слово “лиственничная” может не приводиться.

Таблица 1. Таксационные показатели древесного яруса в лиственничнике зеленомошном с разницей в 20 лет

| Парцелла | N, шт. га ⁻¹ | A, лет | D _{ср.} , см | H _{ср.} , м | S, м ² га ⁻¹ | M, м ³ га ⁻¹ | Полнота |
|---|----------------------------|-----------|--------------------------|-------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------|
| 1985 г. | | | | | | | |
| Лиственничная зеленомошная: | | | | | | | |
| растущие деревья | 4830 | 55 | 7.2 | 8.7 | 19.4 | 101.5 | 0.76 |
| сухой | 30 | – | 5.9 | 7.7 | 0.1 | 0.4 | – |
| Лиственничная зеленомошно-кустарничковая: | | | | | | | |
| растущие деревья | 4080 | 55 | 6.7 | 8.3 | 14.3 | 70.0 | 0.57 |
| Итого в фитоценозе: | | | | | | | |
| растущие деревья | 4680 | 55 | 7.0 | 8.5 | 18.4 | 95.2 | 0.72 |
| сухой | 24 | – | 5.9 | 7.7 | <0.1 | 0.3 | – |
| 2006 г. | | | | | | | |
| Лиственничная бруснично-зеленомошная: | | | | | | | |
| растущие деревья | 4410 | 75 | 8.1 | 9.3 | 23.0 | 129.5 | 0.88 |
| сухой | 300 | – | 5.2 | 7.2 | 0.8 | 2.7 | – |
| Лиственничная зеленомошно-кустарничковая: | | | | | | | |
| растущие деревья | 4560 | 75 | 6.7 | 8.3 | 16.0 | 107.5 | 0.64 |
| сухой | 60 | – | 4.1 | 6.2 | 0.8 | 0.4 | – |
| Итого в фитоценозе: | | | | | | | |
| растущие деревья | 4440 | 75 | 7.9 | 9.2 | 21.6 | 124.0 | 0.83 |
| сухой | 252 | – | 4.7 | 6.7 | 0.8 | 2.2 | – |

N – число деревьев, A – возраст, D_{ср.} – средний диаметр, H_{ср.} – средняя высота, S – сумма площадей поперечного сечения стволов, M – запас древесины.

кедровый стланик (*Pinus pumila*) в количестве 7.5 тыс. экз. га⁻¹ высотой до 30 см и до трех побегов в одном “гнезде”. На менее затененных участках, обычно на больших пнях, росла одиночными угнетенными побегами береза Миддендорфа (*Betula middendorffii*), единично по всему фитоценозу встречались побеги спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana*). В напочвенном покрове фон создавали мхи (*Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* sp.), обычными были осоки (*Carex globularis*, *C. pallida*) и кустарнички. Брусника (*Vaccinium vitisidaea*) была обнаружена только в составе смешанной бруснично-зеленомошной микрогруппировки, на долю которой приходилось всего 2.6% площади фитоценоза.

Вторая парцелла (20–25% площади фитоценоза) сформировалась на участках с уклоном 5–7° и плоских микроповышениях, обычно расположенных далее 70 м от края террасы. В связи с лучшим дренажом и слегка выпуклой поверхностью занимаемой территории, влажность почв в этой парцелле меньше по сравнению с предыдущей.

Для древостоя характерно преимущественно групповое сложение с 1.5–2-кратным перекрытием крон. Размеры окон между группами деревьев

практически такие же, как и в первой парцелле, зато самих окон больше (рис. 1). В связи с достаточным освещением со стороны окон и краевым эффектом групп, заметно выделялись опушечные деревья: лучшим развитием и большей протяженностью крон по стволу.

Древостой в данной парцелле, несомненно, изначально был более редким, чем в предыдущей. Поэтому, несмотря на меньшие значения его таксационных показателей (табл. 1), внутривидовые конкурентные отношения в парцелле зеленомошно-кустарничковой складывались не столь остро, как в парцелле зеленомошной. Об этом свидетельствует отсутствие в ней сухостоя и меньшее количество усохшего подроста – на 9.6%.

Подлесок в парцелле зеленомошно-кустарничковой можно выделить в самостоятельный ярус: его сомкнутость на открытых местах составляла 0.3–0.4. В нем доминировала береза Миддендорфа. Единично, не образуя кустов, росли взрослые особи кедрового стланика. И здесь началось внедрение стланика под полог леса, но, в отличие от парцеллы зеленомошной, самосева было гораздо меньше – 1.4 тыс. экз. га⁻¹. В напочвенном покрове преобладали вересковые кустарнички: шикша (*Empetrum*



Рис. 2. Лиственничник зеленомошно-брусничный с подлеском из кедрового стланика.

androgynum), багульник болотный (*Ledum palustre*), брусника. На большей части парцеллы (61.7% площади) обилие кустарничков, главным образом шикши, составляло не менее *sp-cop*¹ по шкале Друде. Выше была и доля микрогруппировок с доминированием осоки круглоواتой. Только в этой парцелле в виде небольших пятен-вкраплений встречались лишайниковые синузии.

Ценотическая структура коренных лиственничников зеленомошной группы типов леса. Лиственничники зеленомошные занимают первые надпойменные террасы рек, подножия склонов и другие экотопы с менее благоприятным гидротермическим режимом почв, нежели в поймах рек [15, 21 и др.]. Ухудшение условий произрастания в связи с выходом из-под влияния пойменного режима сопровождается образованием густого подлеска из кедрового стланика. При

высоком сходстве всех показателей фитоценозов леса зеленомошной группы могут сильно различаться по составу напочвенного покрова: в одних типах леса доминируют зеленые мхи, в других – брусника.

Ранее нами был исследован типологический аналог вышеописанного лиственничника – коренной лиственничник зеленомошно-брусничный с подлеском из кедрового стланика [12]. Он тоже расположен на надпойменной террасе и тоже в Северном Охотоморье – в смежном с Дукчинским водосборном бассейне р. Яна. Его средние таксационные показатели следующие: диаметр 22.6 см, высота 22.2 м, возраст 167 лет, запас 240 м³ га⁻¹, полнота 0.7; разновозрастной древостой не подвергался рубкам и пожарам.

Для фитоценоза этого лиственничника, как и для других лиственничников зеленомошных спелого и перестойного возраста, характерно чередование участков с густым и редким древостоем. Непосредственно под пологом лиственницы сформировался подлесок из кедрового стланика (рис. 2). Стланик известен своим светолюбием, и полнота древостоя 0.7 – предельная, при которой он может образовывать высокосомкнутый ярус [10]. Оба яруса, и древостой, и подлесок, в данном ценозе выступают главными эдификаторами, определяя высокую мозаичность напочвенного покрова и структуру фитоценоза в целом [12].

В 1978 г. в спелом лиственничнике была заложена постоянная пробная площадь и на основе полученных материалов выделены две парцеллы: лиственничная кедровостланиково-кустарничково-зеленомошная и лиственничная с березой Миддендорфа и кедровым стлаником кустарничково-осоково-зеленомошно-брусничная (рис. 3).

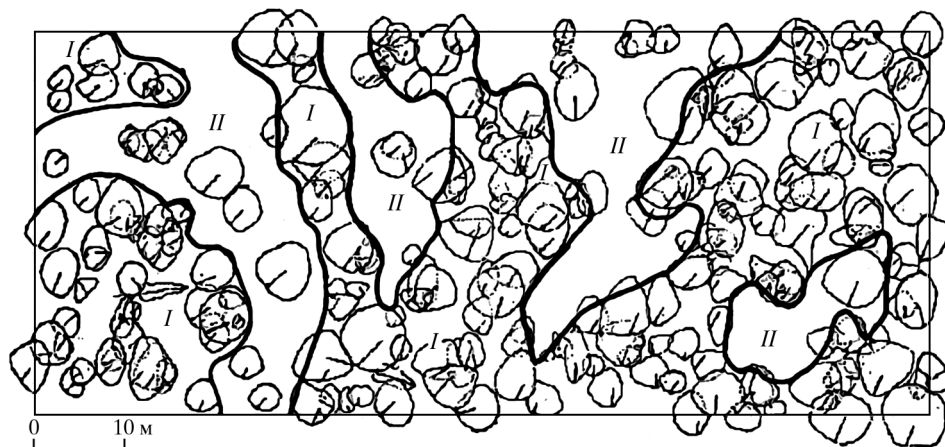


Рис. 3. План проекций крон древостоя в лиственничнике зеленомошно-брусничном с подлеском из кедрового стланика: парцеллы лиственничная кедровостланиково-кустарничково-зеленомошная (I) и лиственничная с березой Миддендорфа и кедровым стлаником кустарничково-осоково-зеленомошно-брусничная (II).

Парцелла лиственничная кедровостланиковая кустарничково-зеленомошная занимает около 70% площади фитоценоза. Для древостоя парцеллы характерно достаточно равномерное распределение по площади как одиночно растущими деревьями, так и группами по 2–3 дерева, и высокая сомкнутость кедрового стланика – 0.6–0.7.

За счет приствольных кругов деревьев и стволов кедрового стланика, заросших напочвенным покровом, создается впечатление преобладания микроповышений. На самом деле поверхность в этой парцелле ровная. В то же время только в ней, обычно под кронами стланика, встречаются небольшие (до 1.5–2 м²) сырые понижения, заполненные сфагнумом. В напочвенном покрове доминируют *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*. При этом на одних участках парцеллы, самых затененных, обычно формируются микрогруппировки с разреженным моховым покровом и незначительным участием кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*), на вторых по мхам разрастается брусника, на третьих, самых маленьких, кроме мхов и брусники диффузно (обилие *sol* по шкале Друде) растут осоки (преобладает *Carex pallida*) и хвощ (*Equisetum sylvaticum*).

В парцелле лиственничной с березой Миддендорфа и кедровым стлаником кустарничково-осоково-зеленомошно-брусничной в отличие от предыдущей сильнее выражен микрорельеф, происхождение которого обусловлено естественным вывалом перестойных деревьев.

Древостой разреженный, деревья растут одиночно в окружении кедрового стланика. В подлеске доминирует береза Миддендорфа. Она образует компактные заросли в центральной части окон. Вперемешку с березовым подлеском можно встретить сильно угнетенные побеги шиповника (*Rosa acicularis*), реже жимолости (*Lonicera edulis*), зашедших в этот лиственничник из смежного пойменного.

В напочвенном покрове преобладают кустарнички, в основном брусника. С усилением затенения обилие кустарничков снижается, а обилие мхов – увеличивается. Под кронами кедрового стланика все микрогруппировки разрежены. Отмечено более высокое, чем в парцелле кедровостланиковой кустарничково-зеленомошной, обилие осок и хвоща лесного. Особенно заметно увеличивается обилие осоки бледной в западинах – до *sp-cop*¹. Локальной приуроченностью к фитогенным микроповышениям – заросшим корневым выворотам отличается шикша.

Сопоставление местоположений, микрорельефа поверхности и особенностей видового состава и пространственной структуры средневозрастного и спелого лиственничников позволило высказать предположение, что со временем средневозрастный лиственничник станет типичным зеленомошно-брусничным (или бруснично-зеленомошным) с хорошо развитым подлеском из кедрового стланика и, возможно, березы Миддендорфа [13]. Несмотря на то, что в первом лиственничнике выделенные парцеллы визуально различались незначительно, в них уже явно прослеживалось сходство с соответствующими парцеллами второго. Ревизия пробной площади в средневозрастном зеленомошном лиственничнике спустя 20 лет после ее закладки подтвердила правильность предварительного прогноза.

Ценотическая структура производного средневозрастного лиственничника зеленомошного на надпойменной террасе в бассейне р. Дукча в 2006 г., как и 20 лет назад, была представлена двумя парцеллами, занимавшими те же самые участки, но в самих парцеллах произошли существенные изменения. У деревьев продолжалось интенсивное очищение стволов от сучьев, и всю поверхность фитоценоза устилал слой тонких отмерших ветвей, часть из которых была погружена в моховой покров. В самих кронах усохших ветвей не было. Первое, что бросилось в глаза – высокое обилие брусники. Брусника расселилась повсюду, и бывшая парцелла зеленомошная была переименована в парцеллу бруснично-зеленомошную. Название парцеллы зеленомошно-кустарничковой оставлено прежним, отражающим фактическое соотношение доминирующих видов, но кустарничков в ней, особенно брусники и шикши, стало еще больше, а обилие мхов снизилось, за исключением микропонижений.

Древостой. В самой большой парцелле – бруснично-зеленомошной, древостой по-прежнему более густой, чем в зеленомошно-кустарничковой, но в изменении таксационных показателей древостоя четко прослеживается как общая тенденция трансформации фитоценоза, так и различия, свойственные парцеллам, отражая естественный ход развития лиственничника и закономерную динамику условий произрастания. Так, сумма площадей поперечного сечения стволов и полнота в парцеллах за минувшие 20 лет увеличились в 1.1 и 1.2 раза, а запас древесины – в 1.28 и 1.5 раза (табл. 1). Большие значения соответствуют парцелле зеленомошно-кустарничковой и обусловлены, по-видимому, пока еще лучшими теплообеспеченностью и световым режимом ее экотопа.

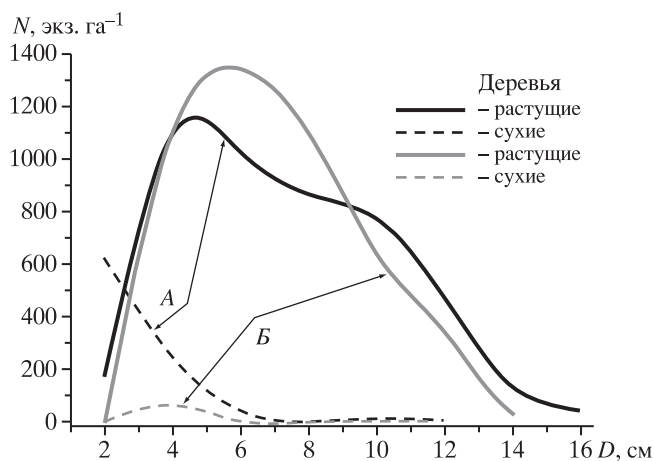


Рис. 4. Распределение особей лиственницы по ступеням толщины в 2006 г. в парцеллах бруснично-зеленомошной (А) и зеленомошно-кустарничковой (Б).

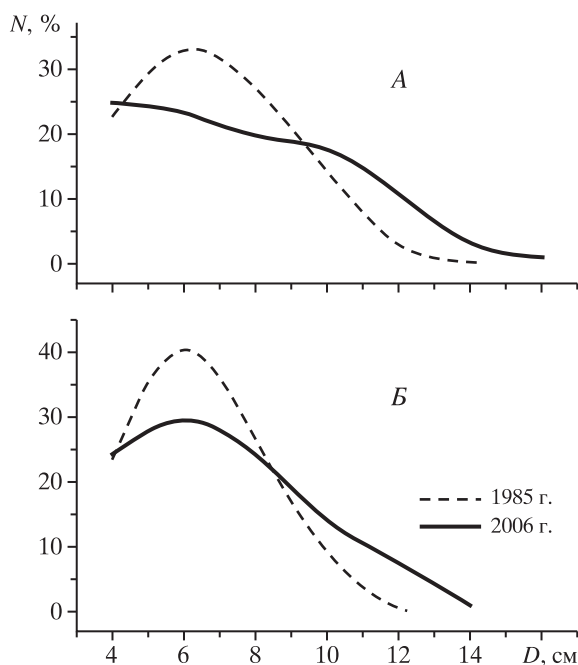


Рис. 5. Распределение растущих деревьев в 1985 и 2006 гг. по ступеням толщины в парцеллах бруснично-зеленомошной (А) и зеленомошно-кустарничковой (Б).

Процессы самоизреживания, как и следовало ожидать, интенсивнее протекали в парцелле бруснично-зеленомошной (рис. 4). Число растущих деревьев в ней снизилось на 420 экз. га⁻¹, или на 9.5% от их общего числа. Весь бывший подрост и почти все деревья тоньше 6 см усохли, за счет чего возросло количество сухостойных особей. В парцелле зеленомошно-кустарничковой усохла небольшая часть тонкомера. Значительная же часть особей лиственницы, ранее отнесенная к крупномерному подросту, перешла в категорию

древостоя. Этим объясняется не только увеличение общего числа деревьев в данной парцелле по сравнению с 1985 г. (на 10.5%), но и более высокое значение числа деревьев в ступени толщины 6 см, нежели в парцелле бруснично-зеленомошной, а также неизменность размеров среднего дерева (табл. 1).

Из-за неодинаковых темпов усыхания лиственницы в пределах фитоценоза, в парцеллах произошло выравнивание кривых распределения растущих деревьев по ступеням толщины (рис. 5). Они стали более похожими между собой, но, как и прежде, для них характерна левая асимметрия, свидетельствующая о продолжающемся процессе становления фитоценоза. В то же время в парцелле бруснично-зеленомошной кривая распределения растущих деревьев стала более плавной, чем в зеленомошно-кустарничковой, очевидно, за счет завершающегося процесса усыхания тонкомера и подроста, обусловленного высокой конкуренцией в подземной сфере. В обеих парцеллах длина рядов увеличилась на одну ступень толщины.

Основная часть растущего древостоя в лиственничнике представлена деревьями отличной и хорошей жизненности (табл. 2). Качественное состояние древостоя в целом оказалось лучшим в менее густой парцелле зеленомошно-кустарничковой. Число деревьев отличной жизненности в ней на 10.6% больше, чем в бруснично-зеленомошной, и в несколько раз меньше не только сухих деревьев, но и деревьев сомнительной жизненности. На долю тех и других приходится всего по 1.3% от общего количества деревьев.

Что касается таксационных показателей, то средние размеры деревьев категории отличной жизненности заметно выше в парцелле бруснично-зеленомошной: средний диаметр 10.5 см, средняя высота 10.6 м против 7.5 см и 8.9 м в зеленомошно-кустарничковой. В этой парцелле значения данных показателей выше и для остальных категорий растущих деревьев, хотя разница между ними гораздо меньше – не превышает 0.9 см для диаметров и 0.6 м для высот. Указанные различия можно объяснить более ранним вступлением лиственницы в стадию интенсивного самоизреживания и дифференциации на пологих участках надпойменной террасы, т.е. в парцелле бруснично-зеленомошной. В разреженной парцелле зеленомошно-кустарничковой условия произрастания стали более напряженными значительно позже, и усиление дифференциации древостоя по жизненному состоянию и размерам в ней началось тоже позже.

Таблица 2. Распределение деревьев по категориям жизненности в парцеллах в 2006 г.

| Парцелла | Категория | | | | | | | | | | Всего экз. га ⁻¹ |
|--|--------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|--------------------------|--------------|--------------------------------|
| | отличная | | хорошая | | сомнительная | | итого расту- щих | | сухостой | | |
| | экз. га ⁻¹ | % от расту- щих | экз. га ⁻¹ | % от расту- щих | экз. га ⁻¹ | % от расту- щих | экз. га ⁻¹ | % от расту- щих | экз. га ⁻¹ | % от всех | |
| Лиственничная бруснично-зелено- мошная | 1545 | 35.0 | 2530 | 57.4 | 335 | 7.6 | 4410 | 100 | 300 | 6.4 | 4710 |
| Лиственничная зе- леномошно-кустар- ничковая | 2080 | 45.6 | 2420 | 53.1 | 60 | 1.3 | 4560 | 100 | 60 | 1.3 | 4620 |

Таблица 3. Распределение подроста в парцеллах по категориям жизненности

| Категория | Парцелла | | | | | | | |
|--------------------------|---------------------------|------|---------------------------|------|----------------------------|------|---------------------------|------|
| | бруснично-зеленомошная | | | | зеленомошно-кустарничковая | | | |
| | 1985 г. | | 2006 г. | | 1985 г. | | 2006 г. | |
| | тыс. шт. га ⁻¹ | % | тыс. шт. га ⁻¹ | % | тыс. шт. га ⁻¹ | % | тыс. шт. га ⁻¹ | % |
| Отличная | 0.18 | 5.4 | 0.7 | 7.4 | 0.36 | 9.5 | 0.08 | 5.2 |
| Хорошая | 1.88 | 56.6 | 0.30 | 34.7 | 1.64 | 43.2 | 0.44 | 28.6 |
| Сомнительная | 1.26 | 38.0 | 0.51 | 57.9 | 1.80 | 47.3 | 1.02 | 66.2 |
| Итого растущих особей | 3.32 | 100 | 0.88 | 100 | 3.80 | 100 | 1.54 | 100 |
| Усохшие особи | 2.20 | 40.0 | 0.75 | 46.0 | 1.66 | 30.4 | 1.84 | 53.3 |
| Всего | 5.52 | 100 | 1.63 | 100 | 5.46 | 100 | 3.45 | 100 |

Подрост. Общее число растущих особей, отнесенных к подросту, в лиственничнике снизилось в 2.47 раза (табл. 3). Причинами снижения численности подроста являются, с одной стороны, обострение внутривидовой конкуренции за свет под пологом леса на фоне недостаточной теплообеспеченности корнеобитаемого слоя и, как следствие, явного ухудшения эдафических условий, с другой стороны – возрастные закономерности роста и развития молодого поколения. Первые причины наиболее выражены в парцелле бруснично-зеленомошной, вторые – в зеленомошно-кустарничковой.

В обеих парцеллах преобладают особи сомнительной жизненности, особенно высока их численность в парцелле зеленомошно-кустарничковой: в 2 раза выше, чем в парцелле бруснично-зеленомошной, как и количество усохших особей (табл. 3). Рост значений этого показателя произошел на фоне снижения численности под-

роста отличной и хорошей жизненности по абсолютной величине, но еще больше – по относительной. Указанные особенности и различия в структуре подроста в парцеллах можно интерпретировать не иначе, как его реакцию на некоторую стабилизацию процессов самоизреживания в первой парцелле и их активизацию во второй.

Доля подроста отличной жизненности, в отличие от древостоя, самая маленькая. Но в парцелле бруснично-зеленомошной по сравнению с 1985 г. она несколько увеличилась, а в зеленомошно-кустарничковой, наоборот, снизилась. Распределение подроста по группам высот в обеих парцелл сходно: для всех категорий растущего подроста характерна правосторонняя асимметрия (рис. 6). В бруснично-зеленомошной парцелле она выражена сильнее, особенно у особей лучшего жизненного состояния. Это вполне закономерно, так как в условиях сильной конкуренции выживают самые развитые и сильные особи. В парцелле

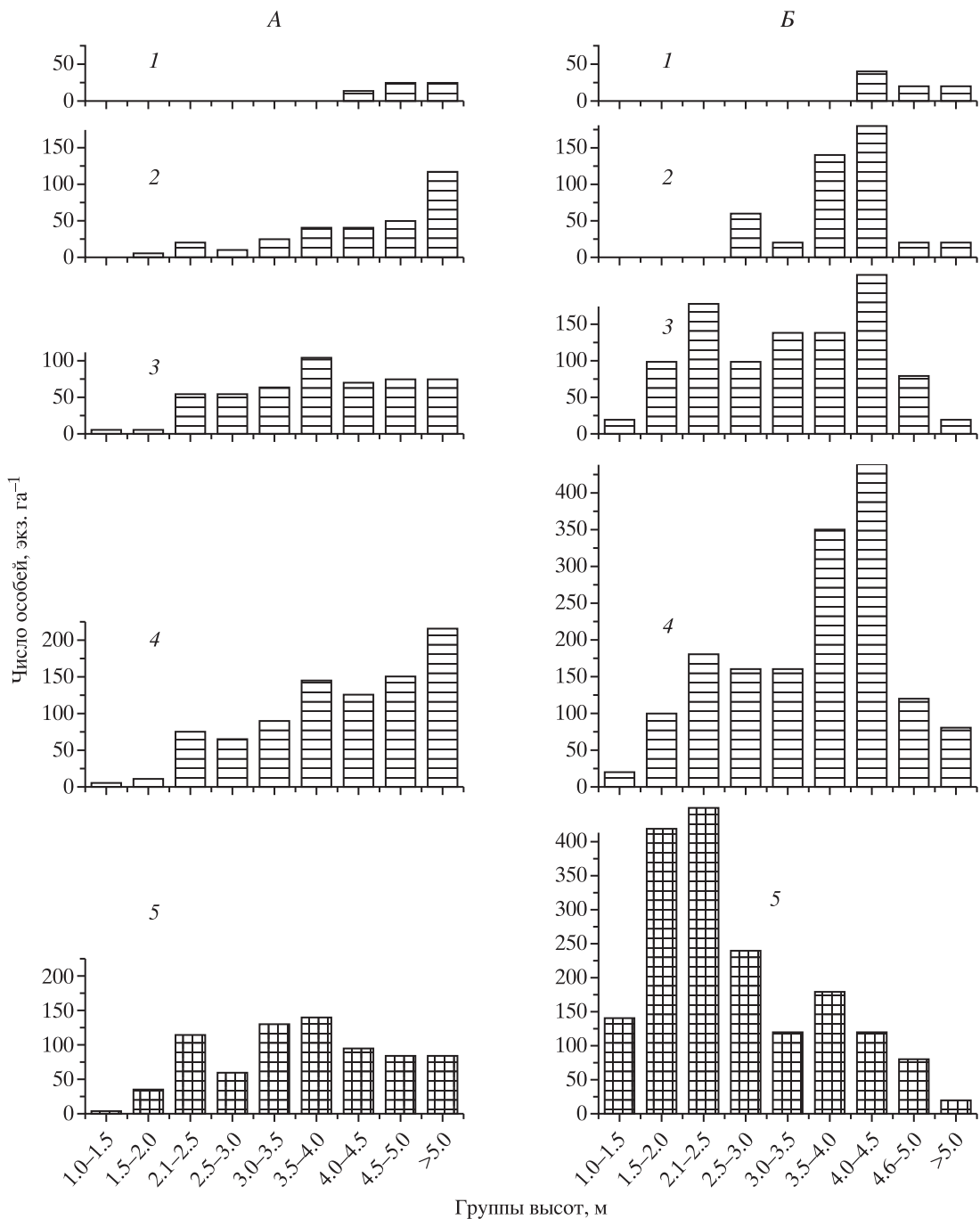


Рис. 6. Распределение по группам высот подростка разного жизненного состояния в парцеллах бруснично-зеленомошной (А) и зеленомошно-кустарничковой (Б). Жизненность подростка: 1 – отличная, 2 – хорошая, 3 – сомнительная; подрост: 4 – растущий, 5 – усохший.

зеленомошно-кустарничковой конкуренция за жизнеобеспечивающие ресурсы еще не достигла кульминации, и распределение растущих деревьев подростка по группам высот в ней существенно отличается от такового в парцелле бруснично-зеленомошной.

Все особи отличной и хорошей жизненности – крупномерные, высота их более 2.5 м. Подрост

сомнительной жизненности представлен всеми группами высот, начиная с 1 м. Больше всего растущего подростка сосредоточено в интервале высот 3.0–4.5 м.

Наиболее сильные различия между парцеллами в распределении по высоте выявлены в категории усохшего подростка. В бруснично-зеленомошной парцелле он во всех группах высот представлен

практически равным числом особей (рис. 6). В зеленомошно-кустарничковой парцелле преимущественно усохли особи высотой менее 3.0 м. По-видимому, в эконише именно этой части подроста сложились особенно острые конкурентные отношения с другими растениями.

Обращает на себя внимание несоответствие количества сухого подроста в 2006 г. тому количеству, которое должно быть, исходя из данных перечета 1985 г. В первой парцелле за 20 лет усохло 2.44 тыс. экз. га⁻¹, или 73.5% от общего числа растущих деревьев, во второй немного меньше – 2.26 тыс. экз. га⁻¹, или 59.5%. В наличии же оказалось соответственно 0.75 и 1.84 тыс. экз. га⁻¹. Учитывая замедленность процессов разложения органики в высоких широтах, подтверждаемую как литературными данными [4], так и хорошей сохранностью древесных остатков на пробной площади (пни, валежное дерево), можно предположить, что усохшие и упавшие много лет назад деревья частично погребены моховым покровом. Причем в парцелле зеленомошно-брусничной этот процесс протекал интенсивнее в связи с доминированием в ней мхов со свойственной им агрессивностью разрастания.

Не исключено, что часть сухих деревьев сожжена в костре. Эта версия не покажется абсурдной, если принять во внимание тот факт, что в 1970–90-х гг. вдоль долины р. Жукча располагались пионерские лагеря. Через лесные участки надпойменной террасы было проложено много тропинок. Одна из них проходила через прогалину, расположенную рядом с восточной границей пробной площади и ее бруснично-зеленомошной парцеллой. На этой прогалине для детей из близрасположенного лагеря устраивались сборы у костра. Следует отметить, что в последние два десятилетия посещаемость окрестных лесов резко снизилась, напочвенный покров на прогалине и тропинках восстановился и теперь мало отличается от покрова на никогда не нарушавшихся участках террасы.

Известно, что в зеленомошных типах леса [8, 16 и др.] возобновление лиственницы протекает успешнее, чем в других. Тем не менее, в исследованном ценозе и в 1985 г., и в 2006 г. не было ни всходов, ни самосева; особи подроста ниже 1 м – единичны. Основная причина отсутствия мелкого подроста кроется в сильном развитии напочвенного покрова, препятствующего прорастанию семян и дальнейшему росту проростков. Это подтверждается наличием самосева лиственницы в количестве 32 экз. м⁻² размерами 5–23 см (средняя высота 13.6 см) и одним сильно угнетенным растением (2–3 года) ивы удской (*Salix udensis*),

обнаруженных на старом кострище, с которого были полностью сняты моховой покров и верхние органогенные горизонты. Минимальный возраст лиственницы 3 года, максимальный – 9 лет. Единичные всходы и (или) самосев найдены и за пределами пробной площади, но всегда в местах, где напочвенный покров развит очень слабо или отсутствует.

Видовой состав **подлеска** в обеих парцеллах, как и 20 лет назад, представлен *Pinus pumila*, *Betula middendorffii* и *Spiraea beauverdiana*. Сохранились и прежние закономерности распределения его по парцеллам. Тем не менее, в каждой из парцелл произошли характерные, присущие только ей изменения состояния и габитуса кустарников.

В парцелле бруснично-зеленомошной подлесок как ярус все еще не был выражен – его сомкнутость 0.1, но в ней продолжалось интенсивное расселение *кедрового стланика*. Число особей высотой более 0.5 м за минувший период выросло в 2.4 раза и составило 1.6 тыс. экз. га⁻¹, а общая численность стланика увеличилась с 7.5 до 12.9 тыс. экз. га⁻¹. Он рос повсеместно, как по 3–5 особи вместе, так и одиночно. Основная масса кедрового стланика, 82.9%, была образована особями высотой до 1.0 м (рис. 7) и хорошей жизнеспособности. Средняя высота побегов 0.62 м, средний возраст 25 лет (максимальный 33 года).

Береза Миддендорфа продолжала расти не отдельными худосочными побегами, а кустами.

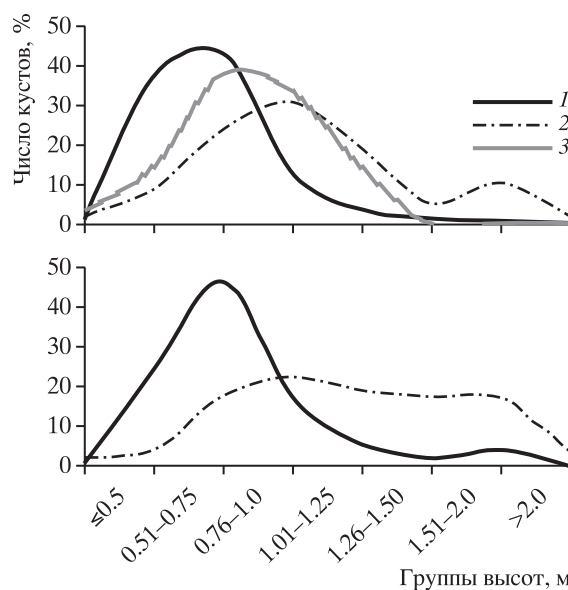


Рис. 7. Распределение кустов подлеска по группам высот в парцеллах бруснично-зеленомошной (А) и зеленомошно-кустарничковой (Б). Виды: 1 – *Pinus pumila*, 2 – *Betula middendorffii*, 3 – *Spiraea beauverdiana*.

Пни под ними сильно разложились и имели вид небольших бугров, отчего “сидящие” на них кусты были приподняты над основной поверхностью и казались более высокими.

Достигнув высоты 1.0–1.1 м, эти кусты далее росли в одной плоскости, почти параллельно поверхности, и длина лидирующих побегов иногда доходила до 3.5–4.0 м. Поэтому на кривой распределения березы по высоте (рис. 7) преобладают особи высотой 0.75–1.25 м при средней высоте 0.95 м и с диаметром основания стволиков 2–3 (4) см. На их долю приходится 74.1% от общего числа (725 экз. га⁻¹) всех особей. Молодых кустов на пнях не было; изредка встречались одиночные побеги березы на микрогруппировках с густым зеленомошным покровом.

К 2006 г. заметно, до 262 экз. га⁻¹, увеличилась численность спиреи Бовера, формирующей редкие заросли размером 1.0–1.5 м² на густопокровных зеленомошной и зеленомошной с брусничкой микрогруппировках. Высота 1.25 м предельная для спиреи; над моховым покровом обычно поднимаются 1–2-летние побеги длиной до 0.5–0.7 м. “Раскопки” показали, что группы одиночных побегов в пределах небольшого участка – это одна особь спиреи в возрасте не менее 10 лет. Ежегодно определенная часть гибких побегов полегает, вероятно, под тяжестью снега и в течение года поглощается нарастающими мхами. В данном случае имеет место явление бриофилии [9], когда основная часть побеговой системы спрятана в моховом покрове, а над ним возвышаются 1–2-летние побеги, выносящие к свету фотосинтезирующий аппарат и генеративные органы.

В парцелле зеленомошно-кустарничковой сомкнутость подлеска увеличилась до 0.5, на прогалинах до 1.0. Как и в 1985 г., в подлеске доминировала береза Миддендорфа. Жизненное состояние ее было хорошим, но, как и остальные виды подлеска, она испытывала угнетение. Высота кустов заметно меньше, чем в предыдущей парцелле – 0.6–0.7 м; средняя длина стволиков 1.3 м.

На некоторых участках кусты превратились в клоны, их побеги утратили связь с основанием. Так, на одном из квадратов пробной площади под кронами березы полностью скрыты остатки трех пней. В 1985 г. на каждом пне росло по крупному кусту, а в 2006 г. невозможно было установить, какому из них какие побеги принадлежат из 126 растущих.

Для кедрового стланика, как и раньше, обычными были крупные одиночные кусты высотой до 2 м, но и в этой парцелле темпы расселения стланика стали выше. Так, 20 лет назад кустов стланика в ней было хоть и незначительно, но меньше (на 40 шт. га⁻¹), чем в парцелле бруснично-зеленомошной, а самосева меньше в 5.4 раза. К 2006 г. количество особей (кустов) кедрового стланика >0.5 м в парцелле зеленомошно-кустарничковой увеличилось в 3.2 раза (до 1940 шт. га⁻¹), и по этому показателю она даже опередила парцеллу бруснично-зеленомошную (на 330 шт. га⁻¹), а разрыв по численности самосева сократился до 1.7. Тем не менее, стланик, как и береза, тоже угнетен. В “кустах” среднее число ветвей 2.3. Возраст живой хвои не превышает 4 лет, в оптимальных условиях он достигает 6–7 лет.

Спирея Бовера стала встречаться чаще, в виде небольших ортотропных побегов по моховому покрову. В описываемой парцелле она явно моложе, чем в бруснично-зеленомошной. Как и остальные виды кустарников, спирея угнетена, высота ее побегов составляла всего 0.3–0.4 м.

В напочвенном покрове еще более наглядно отражаются процессы в фитоценозе, обусловленные усилением эдификаторной функции древостоя. Отзываясь на улучшение освещенности под пологом леса и гидротермического режима почв, по всему фитоценозу сформировались микрогруппировки с высоким обилием бруснички. Так, зеленомошная микрогруппировка стала зеленомошной с брусничкой, а зеленомошная с брусничкой и бруснично-зеленомошная – зеленомошно-брусничной.

В микрогруппировках с доминированием *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi* увеличилась мощность покрова, особенно на пологих и вогнутых участках. В примеси к этим двум видам добавились *Aulacomnium turgidum* и *Dicranum sp.* С момента закладки пробной площади в несколько раз увеличилось число участков с присутствием сфагнома, а также размеры участков – до 1.5 м², занятых сфагновой микрогруппировкой. В местах, где сфагнум раньше рос единичными растениями или его вовсе не было, к 2006 г. сформировались подушки этого мха величиной до нескольких дециметров.

Осоки за минувший период сдали свои позиции. На большей части ценоза растет *Carex globularis*, образуя редкопокровную с осокой микрогруппировку. Исключение составляют прогалина с кострищем, откосы микропонижений, подно-

зия муравейников³. В этих местах проективное покрытие осок, в первую очередь *Carex pallida*, достигает 60–80%.

Лишайники на пробной площади те же, что были выявлены и при первом описании фитоценоза (*Cladonia cornuta*, *Cladina rangiferina*, *Cl. arbuscula*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, и др.), но площадь микрогруппировок с лишайниками увеличилась гораздо больше, чем можно было ожидать.

В парцелле бруснично-зеленомошной основная масса микрогруппировок различается между собой разным соотношением обилия (от *sol-sp* до *sp-cop*³) зеленых мхов и брусники. Фонообразующих микрогруппировок две, обе редкочернопокровные (общее проективное покрытие не более 30%), в одной доминировала брусника, которая раньше росла единичными растениями по моховому покрову, в другой кукушкин лен и плеуроциум Шребера. В нанопонижениях, сопряженных с пнями, были выделены чистая плеуроциевая и сфагновая микрогруппировки, но роль их в формировании структуры напочвенного покрова пока несущественна. Ближе к пням увеличилось обилие голубики, в меньшей степени – багульника и шикши; кустарнички сильно угнетены по всей парцелле.

В парцелле зеленомошно-кустарничковой основу напочвенного покрова все также составляли кустарнички. Доминировала шикша, в меньшей степени брусника, обычным был багульник болотный, местами выделялись синузиды филлодоце голубой (*Phyllodoce caerulea*). Фонообразующие микрогруппировки – зеленомошно-бруснично-шикшевая, зеленомошно-брусничная, зеленомошно-кустарничковая. Вперемешку с кустарничками по всей парцелле диффузно росла *Carex globularis*, единично морошка.

Жизненное состояние шикши и багульника за минувший период улучшилось, и обилие их в сравнении с другими кустарничками стало гораздо выше – до *cop*²⁻³. Моховый покров, почти полностью скрыт под кустарничками, но стало больше участков с чистыми моховыми микрогруппировками величиной до 1 м². Все они приурочены к затененным понижениям, и в них можно встретить вкрапления сфагнома, как отдельными растениями, так и маленькими “подушечками”

(10 × 10 см, 20 × 20 см). Вместе со сфагнумом рос коптис (*Coptis trifolia*) с обилием от *sol* до *sp*. В парцелле бруснично-зеленомошной этот вид не встретился вовсе.

В парцелле заметно увеличилось обилие кладониевых лишайников. Они растут одиночными талломами или разреженными куртинками на прогалинках в составе кустарничково-лишайниковой микрогруппировки. Обычной стала и лишайниковая редкочернопокровная микрогруппировка с *Cetraria cucullata*, приуроченная к проплешинам на бывших тропинках, неровностям вокруг пней, иногда к приствольным кругам лиственниц.

Высокое проективное покрытие кустарничков и особенно увеличение обилия лишайников свидетельствуют о периодически недостаточной влажности почвы (субстрата) и лучшей освещенности подпологового пространства в парцелле. Первый факт можно объяснить естественным усилением конкуренции в подземной сфере, в результате которой стал обычным дефицит влаги в маломощном корнеобитаемом слое, а второй – тем, что эдификаторные функции древостоя вследствие его разреженности в надземной сфере этой парцеллы проявляются в меньшей степени, нежели в бруснично-зеленомошной.

Микрорельеф. При закладке пробной площади и описании средневозрастного лиственничника была отмечена характерная особенность – по всей надпойменной террасе располагались ямы глубиной 0.5–0.6 м (редко 0.9–1.1 м) и 1.0–2.0 м² в поперечнике. Они образовались рядом с большими пнями. Было высказано предположение, что причина возникновения ям – вытаивание линз многолетнего льда под корневыми лапами и комлями. До рубки и пожара густые кроны деревьев, затеняющие поверхность, и поверхностные корневые системы препятствовали прогреванию верхнего слоя почвы, способствуя образованию и консервации длительно-сезонной мерзлоты в почвенном профиле.

За прошедший период количество ям увеличилось, из-за этого стал более выраженным микро- и нанорельеф террасы. В 2006 г. окончательно выявился термокарстовый характер происхождения ям. Он подтверждается не только их приуроченностью к большим пням, но и прямоугольной формой дна, отражающей форму линз льда. Сильнее выражена “прямоугольность” у ям молодого возраста, образовавшихся 20 лет назад и позже, например, рядом с пнями модельных деревьев после раскопок их корневых систем.

В середине 1990-х годов ямы выделялись разрастанием осок вперемешку с морошкой и мхами

³ Для надпойменной террасы характерно наличие многочисленных (10–12 шт. га⁻¹) муравейников высотой 0.9–1.2 м. Один из них еще маленьким (20 × 20 × 20 см³) был обнаружен на пробной площади в год ее закладки. За 20 лет он увеличился до 93 см. Таких больших муравейников в лиственничнике раньше было не более 2–3 шт. га⁻¹, и все они располагались по краю террасы.

по всей боковой поверхности. Лучшим развитием отличались осоки на хорошо освещенных откосах и бровках. К 2006 г. основу растительности бровок и откосов ям уже составляла брусника. По затененной стороне брусника росла разреженно по моховому покрову, а по освещенной сама служила фоном для осок (*Carex globularis*, *C. pallida*) и морошки. В очень старых ямах морошка росла вперемешку с осоками по всей яме, а на дне ям – по моховым подушкам.

Выводы. 1. Сравнительный анализ ценотической структуры лиственничников зеленомошных, произрастающих на юге Магаданской области: производного средневозрастного зеленомошного и коренного в возрасте спелости зеленомошно-брусничного с подлеском из кедрового стланика, показал, что уже в 55-летнем возрасте можно выделить парцеллы, типичные для коренных лиственничников, а результаты ревизии постоянной пробной площади, выполненные спустя 20 лет после ее закладки в производном лиственничнике, подтвердили обоснованность предварительного прогноза трансформации фитоценозов.

2. Установлено, что в лиственничниках зеленомошных на надпойменных террасах рек изначально формируются две парцеллы. В ценозообразующей лиственничной зеленомошной парцелле, занимающей до 75% площади фитоценоза с основной поверхностью, древостой отличается большой густотой и равномерным размещением по площади; в напочвенном покрове преобладают зеленые мхи. Во второй парцелле, лиственничной кустарничково-зеленомошной, располагающейся на выпуклых участках с уклоном 5–7° и более, древостой менее густой и характеризуется групповым сложением; в напочвенном покрове в равной степени представлены мхи и кустарнички.

3. За последние два десятилетия (1985–2006) структура производного фитоценоза изменилась незначительно, поскольку неизменным остался ведущий фактор формирования сообщества – ценотический. Главным эдификатором, как и прежде, является лиственница. Основные изменения произошли внутри парцелл.

4. Усиление эдификаторных функций лиственницы обусловило – через изменение условий эко-топа – существенную дифференциацию древостоя и увеличение обилия кустарничков, особенно брусники, в связи с чем парцеллы лиственничная зеленомошная и лиственничная кустарничково-зеленомошная трансформировались соответственно в лиственничную бруснично-зеленомошную и лиственничную зеленомошно-кустарничковую.

Разрастание кустарничков и появление кустистых лишайников в напочвенном покрове свидетельствуют о снижении влажности почв и улучшении световых условий среды, что, несомненно, связано с усилением внутривидовой конкуренции в подземной сфере и самоизреживанием древесного яруса.

5. Увеличение численности, жизненное состояние и характер размещения кустарничков, в первую очередь кедрового стланика, позволяют сделать вывод о том, что в скором времени – в следующие 20–25 лет – в производном лиственничнике сформируется подлесок, структура и состав которого будут типичными для коренного лиственничника.

6. Формирование микрорельефа в производных фитоценозах зеленомошных лиственничников на Крайнем Севере имеет термокарстовый характер происхождения и обусловлено изменением теплообеспеченности биотопов вследствие того, что древостой коренного лиственничника был уничтожен полностью, а эдификаторные функции современного древостоя еще не достигли максимального проявления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галанин А.В. Ценотическая организация растительного покрова. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 163 с.
2. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с.
3. Дылис Н.В. Структурно-функциональная организация биогеоценологических систем и ее изучение // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 14–23.
4. Игнатенко И.В., Пугачев А.А. Динамика растительной массы и биологический круговорот в горно-тундровых и кедровостланиковых ландшафтах Северного Охотоморья // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 92–124.
5. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд-во ЛГУ, 1997. 316 с.
6. Клюкин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101–132.
7. Котляров И.И. Типы лиственничных лесов Охотского побережья // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VI Всесоюз. симпоз. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1976. С. 104–106.
8. Котляров И.И. Леса Крайнего Северо-Востока СССР, их эколого-лесоводственные особенности и защитная роль: Автореф. дис. ... докт. ра с.-х. наук. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1981. 35 с.

9. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64–73.
10. Меженный А.А. Некоторые особенности морфогенеза и экологии хвойных и распространение их на Северо-Востоке Азии // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 64–79.
11. Миняев Н.А. Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 262 с.
12. Москалюк Т.А. Структура и продуктивность лесов Северного Охотоморья. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 144 с.
13. Москалюк Т.А. Фитоценотическая структура вторичных лиственничников юга Магаданской области. Владивосток: Дальнаука, 1996. 199 с.
14. Назимова Д.И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63–73.
15. Науменко З.М. Леса Магаданской области // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 701–714.
16. Раевских В.М. Оценка естественного возобновления лиственницы // Лесн. хоз-во. 1980. № 12. С. 14–16.
17. Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. СПб. (Л.): Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
18. Справочник лесостроителя Дальнего Востока / Сост.: Г.А. Трегубов, Н.М. Глазов и др. / Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1973. 226 с.
19. Тетюхин С.В. Объемы стволов лиственницы даурской Магаданской области // Лесной журн. 1988. № 2. С. 11–15.
20. Трасс Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.
21. Стариков Г.Ф. Леса Магаданской области. Магадан: Магаданское кн. изд-во, 1958. 223 с.
22. Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // Методические указания к изучению типов леса / Сукачев В.Н., Зонн С.В. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 1–104.
23. Сукачев В.Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 5–13.
24. Уткин А.И. Методика исследований первичной продуктивности лесов // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. М.: Наука, 1982. С. 59–71.
25. Чертовской В.Г., Семенов Б.А., Шамин А.А. Практическое пособие по исследованию предгундровых лесов. Архангельск: АИЛиЛХ, 1977. 35 с.
26. Ярошенко П.Д. Характер мозаичности растительных сообществ как показатель их смен // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во Владимирского пед. ин-та, 1968. С. 17–20.

The Coenotic Structure of Green Moss Larch Forests in Southern Magadan Region

T. A. Moskalyuk

Larch (*Larix cajanderii*) forests represent one of four natural-economic groups of forest types in the southern Magadan region. The cenotic structure of two middle-aged larch forests (a forest restored after cutting and natural mature one) is described. The parcel structure inherent to mature forests of this type is shown to manifest itself even at an age of 55 years. The changes in the coenotic structure of the middle-aged larch forest during 20 years are analyzed, and a forecast of its development is given. In this period, the main transformation of the plant cover occurs within forest parcels.

Green moss larch forests, Larix cajanderi, coenotic structure, parcels, anthropogenic transformation, Magadan region.