

Изучение лесовосстановительных сукцессий на разных структурных уровнях (на примере послепожарных сукцессий в лесах Сихотэ-Алиня)

Т. А. КОМАРОВА

ФИЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
690022, Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159/1
E-mail: mata41@mail.ru

Статья поступила 11.03.2024

После доработки 10.05.2024

Принята к печати 14.05.2024

АННОТАЦИЯ

На основе известных положений системного подхода рассматриваются некоторые узловые вопросы сукцессионных преобразований на биогеоценотическом (экосистемном), фитоценотическом, микроценотическом и популяционном структурных уровнях на примере послепожарных сукцессий в широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесах Сихотэ-Алиня. В исследованиях на биогеоценотическом уровне использованы индикационные методы, основанные на анализе градиентов ведущих факторов среды по блокам индикаторных видов и региональным экологическим шкалам. Основное внимание на фитоценотическом уровне изучения сукцессий уделено вопросам видового и ценотипического состава сообществ. На микроценотическом уровне рассматривали вопросы преобразования основных элементов мозаики фитоценозов (синузий и микроценозов) и их эквивалента в биогеоценозах (парцелл). На популяционном уровне устанавливали онтогенетические состояния растений разных видов и возрастную структуру цено-популяций, рассмотрена динамика всхожих семян, находящихся в латентном онтогенетическом состоянии в подстилке и почве.

Ключевые слова: послепожарные сукцессии, структурные уровни, биогеоценозы, фитоценозы, ценопопуляции.

ВВЕДЕНИЕ

Учение о сукцессиях как последовательных и необратимых сменах сообществ растений на конкретном участке во времени, зародившееся в начале XX в. в Америке [Clements, 1916, 1928], определило важное динамическое направление в ряде наук (ботанике, зоологии, экологии и др.). Существует большое число классификаций сукцессий по вызывающим их причинам, длительности, ведущему фактору и т. д. Детальный анализ их проведен в ряде

обобщающих работ [Clements, 1916; Александрова, 1969; Работнов, 1978; и др.], что позволяет нам не останавливаться на их обсуждении.

Воздействие пожаров на лесной покров и послепожарные смены сообществ в ходе сукцессий изучали многие исследователи [Мелехов, 1948; Корчагин, 1954; и др.]. Восстановлению хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока после пожаров посвящен ряд публикаций [Мишков, Стародумов, 1982; Комарова, 1992; Комарова и др., 2017; и др.].

Несмотря на общую разработанность естественного хода лесовосстановительных процессов после пожаров в лесах Дальнего Востока и других лесных территориях России, остаются слабо изученными вопросы об основных элементарных единицах, действующих силах и механизмах сукцессионных преобразований сообществ и окружающей их среды.

Цель наших исследований – рассмотреть некоторые вопросы сукцессионных преобразований после пожаров в широколиственном-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах среднегорного пояса Южного и Среднего Сихотэ-Алиня на биогеоценотическом, фитоценотическом, микроценотическом и популяционном структурных уровнях. При этом за методологическую основу взяты системный подход и тесно связанная с ним концепция иерархической организации биологических систем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования послепожарных сукцессий проводили в течение 36 лет на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара БПИ ДВО РАН и прилегающих к нему территориях ($43^{\circ}09'$ – $44^{\circ}01'$ с. ш. и $133^{\circ}09'$ – $134^{\circ}03'$ в. д.) бассейнов рек Соколовка, Извилинка и Павловка (притоков р. Уссури). Сбор полевых материалов проводили путем стационарных и полустационарных исследований. В ходе полевых исследований заложено более 800 постоянных и временных пробных площадей (ПП) в среднем 50×50 м на участках, находящихся на разных стадиях послепожарных сукцессий.

При закладке ПП и характеристике биогеоценозов (фитоценозов) использовали общепринятые методики [Сукачев, Зонн, 1961; Корчагин, 1964; Сукачев, 1964; и др.]. Для выделения и распознавания экологически однородных типологических единиц применены некоторые приемы лесотипологического комбинированного метода [Федорчук и др., 1974], основанного на неоднократной сортировке описаний каждого участка по параметрам условий местопроизрастания (энтотипическим показателям по Л. Г. Раменскому [1924, 1938]), признакам самой растительности (видовому составу, ярусному сложению, бонитету древостоя и др.) и экологическим шкалам, разработанным по методу Л. Г. Раменского

[1938]. Из энтомических показателей учитывали характер рельефа (экспозицию, крутизну, протяженность и открытость склонов), особенности почвогрунтов (механический состав, мощность гумусового горизонта и характер подстилки). Характеристика почв на более 100 участках при совместных исследованиях дана почвоведом А. П. Сапожниковым. С целью экологической оценки местообитаний и упорядочивания сообществ в экологическом пространстве были использованы разработанные нами региональные экологические шкалы [Региональные экологические шкалы..., 2003], а также методы и приемы эколого-флористической классификации западноевропейской школы Браун-Бланке [Ellenberg, 1956; Braun-Blanquet, 1964; и др.]. С этой целью проводилась обработка геоботанических описаний сообществ традиционным в школе Браун-Бланке методом составления упорядоченных диагностических и характеризующих таблиц [Александрова, 1969; Westhoff, Maarel, 1973; и др.].

При изучении онтогенетических состояний растений разных видов и возрастной структуры ценопопуляций использована классификация, предложенная Т. А. Работновым [1950], с последующей ее детализацией [Уранов, 1967; Смирнова и др., 1976; и др.]. При изучении состава и структуры почвенных банков семян (ПБС) использован метод проращивания семян в почвенных образцах [Работнов, 1986]. Проращивание семян проводили в пластиковых кюветах размером $20 \times 20 \times 6$ см, на дно которых клади прокаленный песок слоем 2–3 см, а сверху помещали образцы из разных подгоризонтов подстилки и почвы. Почвенные образцы содержали в специальном неотапливаемом лабораторном корпусе на Верхнеуссурийском стационаре. Наблюдения за прорастанием семян проводили с середины мая до конца сентября в течение 3–5 лет. В зимний период семена не поливали. О численности семян судили по числу появившихся всходов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Методологические вопросы при изучении сукцессий. Несмотря на многочисленные исследования сукцессий и обилие работ в этой области до сих пор отсутствует общеприня-

тая теория сукцессий. Попытки создания общей теории экологических сукцессий были предприняты в середине двадцатого столетия рядом авторов [MacArthur, Connell, 1966; Odum, 1969; и др.], однако они не получили общего признания. Познание процессов развития живых систем (сукцессионного и эволюционного) постоянно колеблется между холистическим (целостным) и редукционистским (индивидуалистическим) пониманием [McIntosh, 1981; Заварзин, 1995]. Во второй половине прошлого столетия целостный подход в изучении сукцессий активно поддерживался в развитии “холистической экосистемной теории”. Большинство представителей этого направления [MacArthur, Connell, 1966; Odum, 1969; и др.] основное внимание сконцентрировали на целостной природе локальных экосистем, на потоках вещества и энергии, изменении круговорота веществ, взаимодействии между живыми и неживыми компонентами. Редукционистское направление в изучении сукцессий активно развивалось во второй половине прошлого столетия западными учеными [Horn, 1975; Begon at al., 1996; и др.], разработавшими “индивидуалистическую популяционную концепцию”, основы которой были заложены Глисоном [Gleason, 1927]. В последние десятилетия научные интересы в изучении сукцессий как за рубежом, так и среди отечественных исследователей [Смирнова и др., 1993; Begon at al., 1996; Смирнова, 1998; и др.] сместились к популяционной концепции. При этом последователи этого направления склонны рассматривать популяции как основные единицы сукцессионного процесса на всех структурных уровнях экосистем (биогеоценозов).

В исследовании сукцессий нельзя не видеть прежде всего методологическую неразработанность и отсутствие единых принципов и методов, которые могли бы быть связующим звеном для специалистов разных областей биологии и экологии. Разногласия в понимании природы сукцессий и способах их изучения видятся рядом исследователей [Мордкович, 1988; Щербаков, 2005; и др.] как следствие рассмотрения процесса развития живых систем на различных структурных уровнях, в разных объемах и масштабах. Некоторые исследователи рассматривали сукцессии как последовательные смены фитоценозов [Clements, 1916; 1928] либо как изменение во времени биоценозов [Морд-

кович и др., 2007; и др.], либо на уровне популяций [Смирнова и др., 1993; Смирнова, 1998; и др.], а также структурных элементов фитоценозов – синузий и микроценозов [Watt, 1947; Норин, 1979; и др.]

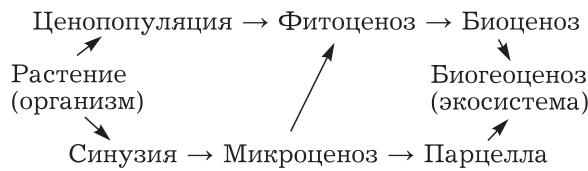
На наш взгляд, весьма плодотворным и эффективным в решении общих методологических вопросов в изучении сукцессий может служить системный подход как общенаучный метод познания.

Изучение сукцессий с позиций системного подхода. Основой системного подхода служит установление многообразия связей и отношений как внутри исследуемого объекта, так и в его взаимоотношениях с окружающей средой. К основным категориям системных исследований относятся такие понятия, как “система”, “элемент”, “связь”, “целостность” и др. Элементы системы выступают как элементарные объекты с целостными свойствами, которые характеризуют относительную неделимость элементов на соответствующем уровне [Кремянский, 1969]. Между элементами системы устанавливаются определенные связи и отношения как внутри исследуемого объекта, так и с окружающей средой. Среди всего их множества особая роль принадлежит системообразующим связям и отношениям, определяющим целостные интегративные свойства системы и ее качественную специфичность.

Методология системных исследований требует для описания функционирующей системы установление рангов ее элементов (подсистем или систем нижележащего уровня) и управляющей системы более высокого уровня, в которую входит эта система в качестве элемента [Ляпунов, 1970]. При этом важным условием выступает принцип соответствия и сопряжения системы и условий ее существования или среды. Только при адекватном выделении исходной системы в окружающей среде могут быть обнаружены системообразующие связи и отношения. Основы сукцессионных преобразований заложены внутри самих функционирующих систем, как в любых самоорганизующихся системах, однако характер, направление и скорость преобразований зависят от условий окружающей среды [Блауберг и др., 1970; Сетров, 1972; и др.].

В изучении сукцессионного процесса мы придерживаемся следующих ступеней вну-

тренней ранговой иерархии биогеоценозов и связей между ними [Комарова, 1992, 2011; Комарова и др., 2017]:



В данной схеме все предшествующие ступени ранговой иерархии образуют элементы (подсистемы), а все последующие – управляющие системы или среду. Системой высшего порядка и средой для всех подсистем служит биогеоценоз как открытая функционирующая система живых и неживых компонентов. Сукцессии можно рассматривать как целостный биогеоценотический процесс развития компонентов биоты в тесном единстве с окружающей их средой. В то же время это и дифференцированный процесс, в рамках которого может осуществляться специфическое развитие элементов разных структурных уровней. Переход от одного структурного уровня к другому выражается в появлении новых связей и отношений как между элементами системы, так и новых способов взаимодействия их со средой, что обуславливает иную форму их жизнедеятельности и развития. Механику этого взаимодействия, проявляющуюся в поведении живых систем и их элементов, отражает процесс функционирования, связанный как с эндогенными, так и экзогенными проявлениями. Эндогенные взаимодействия определяют воспроизводство, саморегуляцию и основные преобразования внутри системы, в то время как экзогенные отражают реакцию этих систем на воздействия окружающей среды [Блауберг и др., 1970; Сетров, 1972; и др.]. Из этого следует, что все основные функциональные преобразования в ходе сукцессий связаны прежде всего с внутренними особенностями развития системы, в то время как окружающая среда определяет характер, скорость и направление этих изменений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Принципы и критерии для выделения классификационных единиц. Сопряженность в ходе сукцессий относительно устойчивого завершающего этапа и подчиненных

ему промежуточных стадий легла в основу различных динамических построений. Одним из первых принципы динамического подхода сформулировал Ф. Клементс [Clements, 1916, 1928; и др.]. Сукцессионные ряды, или присеры, согласно Клементсу, начинаются с формирования примитивных неустойчивых ценозов, затем проходят через промежуточные серийные стадии и завершаются наиболее устойчивым и стабильным этапом – климаксом. На динамической основе разработаны многие классификации [Gams, 1918; Колесников, 1956; Мелехов, 1968; и др.]. При составлении классификационной схемы в изучении послепожарных сукцессий мы использовали комбинированный подход, основанный на важнейших принципах географо-генетической классификации Б. П. Колесникова [1956], на опыте совместного использования групп сопряженных дифференциальных (индикаторных) видов, принятых в школе Браун-Бланке, и на региональных экологических шкалах. Комбинированный подход в исследовании лесной растительности по признакам растительного покрова и показателям условий среды применяли многие отечественные и зарубежные авторы [Корр, Hurtig, 1960; Федорчук и др., 1974; и др.].

За основу нами взяты классификационные построения Б. П. Колесникова [1956]. Однако в его понимании основной единицы классификационных построений – “тип леса” – отсутствует начальная стадия развития необлесенных гарей, а в понимании его “генетических рядов” включены длительные экогенетические смены. Поэтому в качестве основной единицы принят “тип сукцессионных рядов” как последовательные ряды сменяющихся сообществ в ходе лесовосстановительного процесса, свойственного определенным лесорастительным условиям. В процессе лесовосстановительных сукцессий может осуществляться не только один ряд прямолинейных смен, но и несколько расходящихся направлений, отвечающих различным вариантам возможных смен. В связи с этим мы поддерживаем точку зрения В. И. Василевича [1969], что “правильнее говорить не о сукцессионных рядах, а о сукцессионных сетях” (с. 177).

При разграничении сукцессионных рядов и сетей, следуя за Б. П. Колесниковым [1956] и другими исследователями, необходимо про-

водить совместный учет признаков растительного покрова и параметров условий среды, позволяющих выявить экологический потенциал лесорастительных условий. При этом вполне перспективным, на наш взгляд, является использование индикационных методов, основанных на интерпретации экологических режимов среды как по признакам растительного покрова, так и показателям условий местоположения, и составление на этой основе сопряженной классификации.

Наиболее крупной классификационной единицей принят “класс формаций”, объединяющий сукцессионные ряды и сети, в которых важную лесообразующую роль играет сосна корейская (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.), хотя бы на отдельных этапах лесообразовательного процесса. Вслед за Б. П. Колесниковым [1956] были выделены два “климатических комплекса” (типичные кедровники или широколиственно-кедровые леса и северные кедровники с темнохвойными породами), отражающие смену лесорастительных условий и растительных сообществ в результате изменения климатических условий (суммы температур, общего количества осадков и др.). Южные кедровники, выделенные Колесниковым, в исследуемом нами регионе не представлены. В пределах “климатических комплексов” выделены “формации”, отражающие принадлежность главных лесообразующих

пород к завершающим стадиям лесовосстановительных смен и коренным сообществам. Внутри формаций выделены “экологические комплексы” на основе близости их лесорастительных условий по режимам основных прямодействующих факторов (главным образом, тепла и влаги).

В соотношении понятий “ассоциация” и “тип леса” мы придерживаемся представлений Б. П. Колесникова [1956] о том, что “ассоциация” отражает сравнительно стабильное состояние фитоценозов в определенный период сукцессионного процесса, в то время как “тип леса” включает динамический аспект или преемственность переменных состояний фитоценозов в границах определенных лесорастительных условий. Фитоценотическая характеристика ассоциаций на разных этапах восстановительных смен сообществ позволяет более полно оценить лесообразовательный процесс в определенных лесорастительных условиях. В качестве элементарного объекта и исходной единицы классификационных построений нами был принят фитоценоз или растительное сообщество, а в биогеоценотическом объеме – биогеоценоз.

В табл. 1 представлена классификационная схема для высших единиц при изучении послепожарных сукцессий.

На исследуемой территории выделено 12 типов сукцессионных рядов и сетей, а так-

Таблица 1
Схема высших классификационных единиц

Классификационная единица	Обозначение	Название классификационных единиц
Класс формаций		Леса с участием сосны корейской
Климатический комплекс	Nem.	Типичные кедровники или широколиственно-кедровые леса
Формация		Дубово-кедровые леса
Экологический комплекс	A	Тепло-сухие дубово-кедровые леса
Формация		Широколиственно-кедровые леса
Экологический комплекс	B	Умеренно тепло-свежие широколиственно-кедровые леса
Климатический комплекс	Bor.	Северные кедровники с темнохвойными породами
Формация		Темнохвойно-кедровые деса
Экологический комплекс	C	Прохладно-влажноватые широколиственно-темнохвойно-кедровые леса
Формация		Кедрово-темнохвойные леса
Экологический комплекс	D	Холодно-влажные кедрово-темнохвойные леса с березой шерстистой (<i>Betula lanata</i> (Regel) Vassil)

же 12 вариантов, отражающих изменение ценотической роли отдельных сопутствующих видов, но характеризующихся сходным видовым составом, структурой сообществ и характером местообитания. Названия типов сукцессионных рядов и сетей приведены ниже.

I. Дубово-кедровый рододендроново-брусличный; II. Дубово-кедровый леспредециево-рододендроново-мелкоосоковый; II.1 вар. Марьинниково-мелкоосоковый; II.2 вар. Однотипный; III. Кедровник редкопокровный; III.1 вар. Ирисово-мелкоосоковый; III.2 вар. Однотипный; IV. Кедровник с дубом лимонниково-лещинный разнотравно-мелкоосоковый; V. Широколиственно-кедровый лианово-кустарниковый осоково-хлорантовый; VI. Кедровник с темнохвойными породами лимонниково-лещинный низкотравно-мелкоосоковый; VI.1 вар. Однотипный; VI.2 вар. Кедрово-липовый лимонниково-лещинный низкотравно-мелкоосоковый; VII. Широколиственно-темнохвойно-кедровый лианово-кустарниковый смешанно-папоротниковый; VII.1 вар. Широколиственно-темнохвойно-кедровый лианово-разкустарниковый василистниково-папоротниково-осоковый; VII.2 вар. Широколиственно-темнохвойно-кедровый лианово-кленово-лещинный осоково-папоротниково-разнотравный; VIII. Темнохвойно-кедровый актинидиево-кустарниковый широкотравно-осоково-папоротниковый. IX. Темнохвойно-кедровый актинидиево-чубушниковый селезеночниково-папоротниковый. X. Кедрово-темнохвойный лианово-вальдштейниево-дереновый. XI. Кедрово-темнохвойный лианово-низкотравно-мелкоосоковый; XI.1 вар. Однотипный; XI.2 вар. Кедрово-темнохвойный с участием абелии корейской. XII. Кедрово-темнохвойный осоково-амурско-щитовниковый; XII.1 вар. однотипный; XII.2 вар. Крупнотравно-осоково-амурско-щитовниковый. Детальная характеристика всех типов сукцессионных рядов и сетей приведены в работе Т. А. Комаровой и др. [2017].

При выделении классификационных единиц были использованы индикационные методы, основанные на увязке признаков растительного покрова и градиентов ведущих факторов среды. К важным вопросам фитоиндикации относится экологическая оценка среды по группам индикаторных видов. Согласно правилу “экологической индивидуальности видов” Л. Г. Раменского [1938] все виды расте-

ний могут служить в качестве определенных индикаторов среды. Использование групп индикаторных видов, характеризующих определенный диапазон условий среды, наиболее полное отражение нашло в западно-европейской школе Браун-Бланке [Ellenberg, 1956; Braun-Blanquet, 1964; и др.]. Эколо-флористический подход Браун-Бланке основан на использовании флористических композиций дифференцирующих (индикаторных) видов как критерии для выделения синтаксонов разного ранга. Комбинации взаимосопряженных дифференциальных видов достаточно постоянны и поэтому служат четким критерием для определения особых рубежей в структуре растительного покрова и, соответственно, в экологическом пространстве. Комбинации дифференциальных видов используются для выделения различных фитоценонов и построения иерархической системы синтаксонов. Виды с широким эколого-фитоценотическим диапазоном служат основой для выделения классов, порядков и союзов. Ассоциации, субассоциации и варианты выделяются по группам дифференцирующих видов с более узкой экологической амплитудой. В наших классификационных построениях также использовались флористические комбинации диагностических видов, сопряженных с определенным диапазоном условий среды. Для установления соответствия между рассматриваемой классификационной схемой и эколого-флористической классификацией Браун-Бланке нами [Комарова, Гумарова, 2005] разработана иерархическая система синтаксонов для исследуемого региона, в которой были выделены синтаксоны разного ранга: 2 варианта, 8 субассоциаций и 12 ассоциаций, которые соответствовали по флористическим и экологическим особенностям типам сукцессионных рядов, сетей и вариантам. Более крупные синтаксоны – 4 союза, 2 порядка и 1 класс – соответствовали экологическим комплексам, климатическим комплексам и классу формаций. Сравнительный анализ двух классификационных схем содержится в опубликованных работах [Региональные экономические шкалы..., 2003; Комарова и др., 2009].

С целью проверки объективности и степени гомогенности двух разных систем классификационных единиц исходная валовая упорядоченная таблица данных с показателями

обилия-покрытия (по методу Браун-Бланке) была преобразована нами [Комарова, Гумарова, 2005] в числовую матрицу с 165 столбцами (геоботаническими описаниями) и 150 строками (присутствующими видами). Между каждыми двумя точками-описаниями K_m и K_l в 150-мерном пространстве определены показатели расстояния по формуле: $d(K_m, K_l) = 1 - r_{ml}$, где r_{ml} – коэффициент корреляции Пирсона [Васильевич, 1969]. При этом была использована агломеративная иерархическая процедура “ дальний сосед” [Елисеева, Рукавишников, 1977], при которой расстояние между кластерами определяется наибольшим расстоянием между парами точек, принадлежащих разным кластерам. Составленная на основе этих вычислений дендрограмма показателей расстояний между 165 описаниями растительных сообществ с участием сосны корейской в среднегорном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня приведена на рис. 1.

Дендрограмма, составленная для эколого-флористической схемы синтаксонов, полностью совпала с классификационной схемой типов сукцессионных рядов и сетей. Вся выборка геоботанических описаний, соответствующая рангу класса формаций и классу (в эколого-флористической схеме), в дендрограмме расстояний четко распалась на две группы, соответствующие двум климатических комплексам (типичных и северных кедровников).

и порядкам (в эколого-флористической схеме). В пределах климатических комплексов четко выделились четыре группы (А – Г), соответствующие рангу экологических комплексов и союзов (в эколого-флористической схеме). Более мелкие группы взаимосвязанных описаний растительных сообществ, сопряженные с уровнем типа сукцессионных рядов и сетей, а также ассоциаций, четко распределились внутри экологических комплексов и союзов.

Таким образом, эколого-флористический анализ с помощью дифференцирующих (индикаторных) видов может служить важным диагностическим признаком не только для разграничения и систематизации экологически однородных сообществ, но и для организации таксономических единиц в иерархическую соподчиненность.

Для более точного разграничения сообществ в экологическом пространстве могут служить экологические шкалы с оценками градиентов у основных прямодействующих факторов среды. Для экологической оценки биогеоценозов нами были использованы разработанные ранее региональные экологические шкалы среднегорного пояса Южного и Среднего Сихотэ-Алиня [Региональные экологические шкалы..., 2003] по трем ведущим экологическим факторам (температурному режиму, увлажнению и активному бочагству почв). Для составления региональных

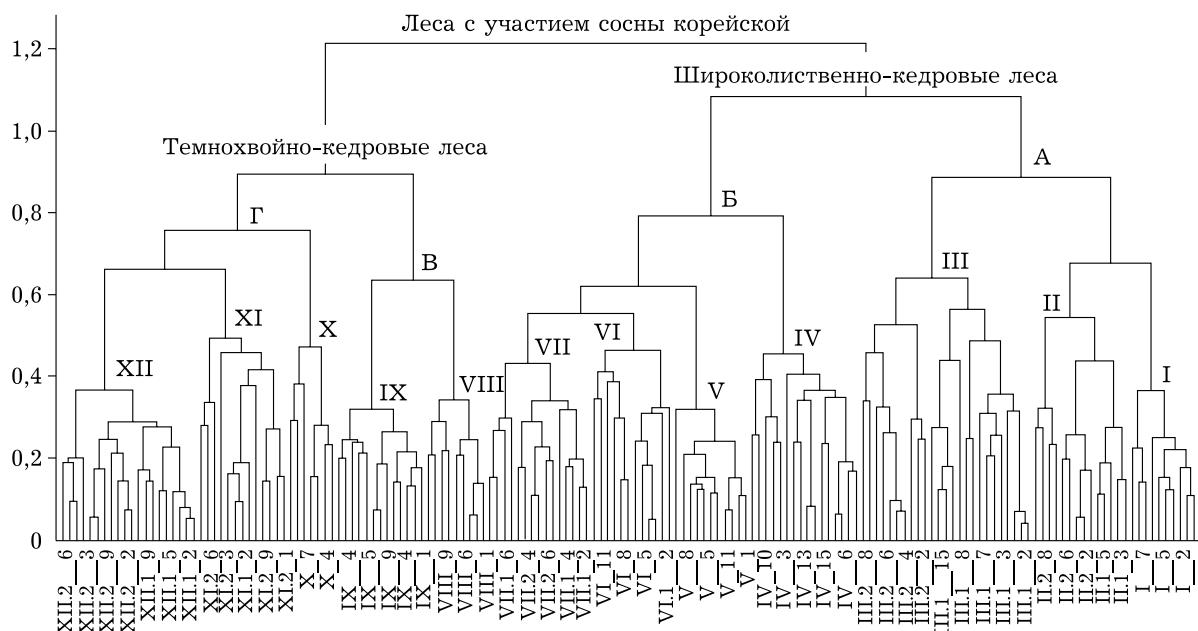


Рис. 1. Дендрограмма расстояний между сообществами классификационных единиц

экологических шкал из стандартной шкалы увлажнения Л. Г. Раменского [1938] были отобраны 11 ступеней (от 59 до 69), из стандартной шкалы активного богатства и засоленности почв – 6 ступеней (6–11). Экологический ряд температурного режима, или зонального режима тепла, составлен на основе шкалы термоклима, разработанной Д. Н. Цыгановым [1983]. Из восьми экологических свит, присущих подзоне хвойно-широколиственных лесов, нами отобраны шесть: мезобореальная (ступень 6), суббореальная (7), бореонеморальная (8), эунеморальная (9) и термонеморальная (ступень 10).

Для видов, представленных в экологических шкалах или диагностической экологической таблице, указаны пределы распространения растений при пяти уровнях их проективного обилия (согласно терминам Раменского), а также соответствующие им балльные оценки градиентов увлажнения, активного богатства почв и температурного режима. В качестве иллюстрации здесь приведен фрагмент табл. 2.

В качестве важных показателей для выделения типов сукцессионных рядов и сетей служили также таксационные показатели древостоев, естественное возобновление растений, ярусное сложение сообществ и другие показатели.

В эколого-ценотическом изучении послепожарных сукцессий остановимся на четы-

рех структурных уровнях биогеоценотической системы.

Изучение послепожарных сукцессий на биогеоценотическом уровне. Системой высшего порядка в исследованиях послепожарных сукцессий служат биогеоценозы (экосистемы), характеризующие развитие всех компонентов биоты в тесном единстве с условиями окружающей среды. Поддержание определенного уровня материально-энергетического обмена между отдельными компонентами и определяет целостные интегративные свойства биогеоценоза и его качественную специфичность как открытой саморазвивающейся системы [Шмальгаузен, 1961].

При экологической оценке биогеоценозов использованы рассмотренные ранее региональные экологические шкалы, в которых приведены балльные оценки градиентов увлажнения, температурного режима местообитаний и активного богатства почв при пяти уровнях их проективного обилия (массовое, обильное, умеренное, малое и единичное) (см. табл. 2). При этом уровни проективного обилия Л. Г. Раменского соответствуют широко используемым в экологии трем категориям [Odum, 1971; Begon et al., 1996; Чернова, Былова, 2004; и др.]: 1) “зоны оптимума”, которой соответствует уровень проективного обилия “массовое”, 2) “зоны нормальной жизнедеятельности” – уровни “обильное” и “умеренное”, 3) “зоны угнетения” – уровни “малое”

Таблица 2

Сравнительная экологическая таблица по градиентам увлажнения (У), активного богатства почв (АБ) и температурного режима местообитаний (ТР) для разных видов растений

Название растения	Гра-диент	Проективное обилие				
		>8 %, массовое	2,5–8 %, обильное	0,2–2,5 %, умеренное	0,1–0,2 %, малое	<0,1 %, единичное
		m	c	n	p	s
Пихта белокорая (<i>Abies nephrolepis</i> (Trautv.) Maxim.)	У	64–69	62–69	62–69	59–69	59–69
	АБ	9–10	8–11	8–11	6–11	6–11
	ТР	7–8	6–9	6–10	6–10	6–10
Клен мелколистный (<i>Acer mono</i> Maxim.)	У	–	60–66	60–66	59–67	59–67
	АБ	–	7–11	7–11	6–11	6–11
	ТР	–	8–10	8–10	7–10	7–10
Сосна корейская (<i>Pinus koraiensis</i> Siebold et Zucc.)	У	60–66	59–67	59–68	59–69	59–69
	АБ	8–11	8–11	6–11	6–11	6–11
	ТР	8–10	7–10	6–10	6–10	6–10

П р и м е ч а н и е. m – массовое, c – обильное, n – умеренное, p – малое и s – единичное.

и “единичное”. Уровень “единичное” соответствует также амплитуде толерантности или экологической валентности у растений разных видов в определенном регионе.

Экологическая характеристика всех видов растений внутри биогеоценозов с помощью модифицированного для компьютерной программы метода засечек Л. Г. Раменского [1938] позволила определить место каждого исследованного нами биогеоценоза и отдельных классификационных единиц в рядах активного богатства почв, увлажнения и температурного режима местообитаний. Общее представление о расположении экологических комплексов, типов сукцессионных рядов и их вариантов по градиентам увлажнения и активного богатства почв может дать их пространственная координация (рис. 2).

Как следует из показателей этого рисунка своим экологическим пространством обладают не только экологические комплексы и типы сукцессионных рядов, но и самые мелкие единицы – варианты. Наиболее четко отграниченным пространством характеризуется экологический комплекс тепло-сухих дубово-кедровых лесов (A), экологический ареал которого охватывает по фактору увлажнения главным образом мезоксерофитные (ступени 59, 60) и ксеромезофитные (ступе-

ни 61, 62) местообитания, а по почвенному богатству – преимущественно олиготрофные (ступень 6) и мезоолиготрофные (ступени 7, 8) местообитания. При этом местообитания с самыми бедными и сухими почвами занимают биогеоценозы дубово-кедрового рододендроново-брусличного типа сукцессионных рядов (I). К наиболее прохладным и влажным местообитаниям (ступени 67–68) с небогатыми олигомезотрофными почвами (ступень 9) приурочены биогеоценозы кедрово-темнохвойного с бересой шерстистой (*Betula lanata* V. Vassil.) осоково-папоротникового типа сукцессионных рядов и сетей (XII).

Изучение послепожарных сукцессий на фитоценотическом уровне. При изучении послепожарных сукцессий основное внимание на фитоценотическом уровне мы уделяли вопросам изменения видового состава, динамики численности, продуктивности и фитоценотической роли слагающих их видов растений. Видовой состав растительных сообществ в ходе послепожарных сукцессий сравнительно близок внутри одного экологического комплекса и значительно отличается в разных экологических комплексах. Изучение видового состава сообществ (на площадях 50 × 50 м) в широком диапазоне лесорастительных условий показал, что минимальный

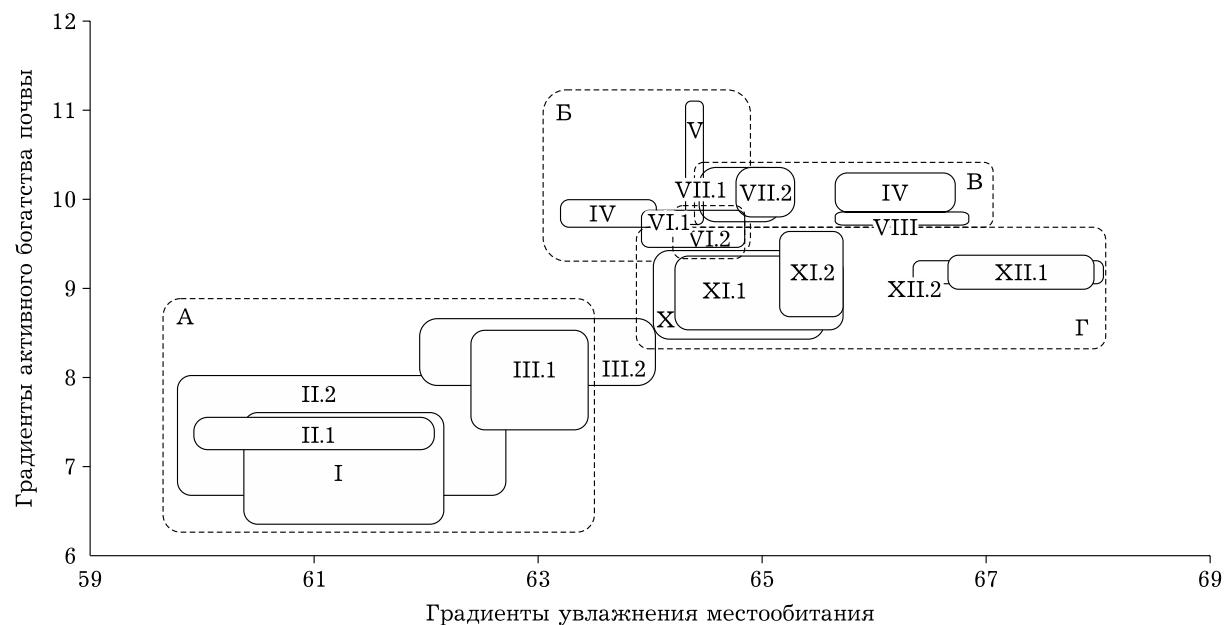


Рис. 2. Экоареалы экологических комплексов (A – Г) и типов сукцессионных рядов (I – XII) среднегорного пояса Южного и Среднего Сихотэ-Алиня по градиентам увлажнения (по оси абсцисс) и активного богатства почвы (по оси ординат)

флористический состав сообществ, находящихся на разных этапах демутационных сукцессий, колеблется от 16 до 57 видов (на площади 2500 м²) в сообществах сукцессионных рядов тепло-сухих дубово-кедровых лесов, а максимальное видовое разнообразие – от 74 до 110 видов (на площади 2500 м²) – в сообществах сукцессионных рядов умеренно-тепло-свежих широколиственно-кедровых лесов. Для большей сопоставимости видового состава сообществ, находящихся на разных этапах сукцессий, были исключены пионерные или раннесукцессионные виды, а сравнивался состав только постоянных видов.

Воздействие пожаров обычно не нарушает состав постоянных видов в сообществах сукцессионных рядов исследуемого района. Анализ видового состава сообществ на разных этапах сукцессий с помощью меры включений [Семкин, Комарова, 1980] показал, что уже в первые два-три года после пожара в пионерных ценозах присутствуют почти все виды растений, характерные для более поздних этапов сукцессий. Это согласуется с моделью “начального флористического состава” вторичных сукцессий Эглера [Egler, 1954]. Внедрение новых видов в сложившиеся фитоценозы практически не происходит в результате действия “фитоценотического барьера” [Злобин, 1968]. Это обуславливает сравнительно стабильный состав постоянных видов на всех стадиях сукцессий.

Сходные особенности развития и преобразования в ходе послепожарных сукцессий отмечаются у выделенных нами трех видов фитоценотипов: инициальных, серийных и климаксовых [Комарова, 1992]. По своим жизненным стратегиям они довольно близки ценотипам, предложенным Л. Г. Раменским [1938] и Дж. Граймом [Grime, 1979]. Вместе с тем при изучении сукцессий основой для выделения фитоценотипов служила способность их к самовоспроизведению и активному развитию на разных этапах сукцессий. Инициальные виды, представленные травянистыми растениями и кустарниками (*Chelidonium asiaticum* (Hara) Krachulkova, *Sonchus arvensis* L., *Sambucus racemosa* L., и др.), близки ценотипам эксплерентов Раменского и R-стратегам Грайма. Для них характерны высокая реактивность, связанная с быстрым освоением нарушенных ценозов, низкая толерантность,

обусловленная коротким периодом развития в производных сообществах, и отсутствие устойчивого самовоспроизведения. Растения серийных видов наиболее близки к пациентам Раменского и S-стратегам Грайма. Представлены они растениями разных биоморф (*Betula platyphylla* Sukacz., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. ex Maxim, *Eleutherococcus senticosus* Maxim., и др.), обладающих чертами реактивности благодаря быстрым темпам разрастания на освободившихся участках и невысокой степенью толерантности, связанной с наиболее активным развитием их первого поколения и отсутствием устойчивого воспроизведения новых поколений. Растения климаксовых видов (*Pinus koraiensis*, *Corylus mandshurica* Maxim. и др.) наиболее близки к виолентам Раменского и C-стратегам Грайма. Для них характерна высокая степень конкурентоспособности и толерантности. Присутствуют они на всех стадиях сукцессий и обладают способностью к устойчивому самовоспроизведению и активному развитию на поздних этапах сукцессий и в коренных лесах.

Для оценки фитоценотической роли древесных видов был использован индекс доминирования Саксена и Сингха [Saxena, Singh, 1982]:

$$D = \sum \sqrt{\left(\frac{N_i}{N}\right)^2},$$

где N_i – число стволов и стволиков i -го вида; N – общее число у всех видов внутри сообществ. При этом отношения численности i -го вида к общему количеству экземпляров у всех видов мы определяли отдельно для пяти высотно-возрастных категорий: мелкому подросту (высота менее 50 см), среднему (высота 51–150 см) и крупному подросту (высота более 150 см и диаметр менее 1 см), а также для тонкомера (диаметр от 1 до 12,0 см) и деревьев более 12,0 см в диаметре, а затем полученные результаты суммировались. При этом величина модифицированного индекса доминирования в одинаковой степени зависит от численности разных категорий подроста, тонкомера и крупных деревьев, что позволило оценить фитоценотическую роль каждого древесного вида независимо от их возрастной структуры, значительно меняющейся в ходе сукцессий. Динамику индексов доминирования у пяти древесных видов в ходе послепожарных

сукцессий в сообществах экологического комплекса тепло-сухих дубово-кедровых лесов иллюстрируют их показатели на рис. 3.

К основному ценообразующему древесному виду в этом экологическом комплексе принадлежит дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), отличающийся высокими индексами доминирования (от 0,6 до 1,18) на всех этапах сукцессий, что связано со способностью этого дерева переносить огневые повреждения благодаря толстой коре, образованию порослевых побегов и постоянному притоку молодых растений. У другого ценообразующего вида – сосны корейской – индексы доминирования на первых стадиях сукцессий обычно низкие из-за уничтожения огнем большей части растений, богатых легковоспламеняющимися эфирными маслами. Однако после 60 лет после пожара индексы доминирования у этого вида становятся стабильно высокими (0,8–1,4) в результате постоянного притока молодых растений. Ценообразующие виды производных древостоев – береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukacz., осина (*Populus tremula* L.) и другие виды обладают высокой ценотической значимостью только в первые 30–50 лет после пожара. В последующие годы

они имеют низкие индексы доминирования, несмотря на преобладание их растений в составе древостоя. Это связано с низкой численностью их молодого поколения.

Фитоценотическую значимость у кустарников, деревянистых лиан и травянистых растений определяли для каждого вида по значениям численности и массы их надземных частей, которые служат интегральными показателями их участия в сложении сообществ, а также степени использования ими ресурсов среды. В результате вычисления показателей численности и массы для ведущих растений подчиненных ярусов были построены кривые изменчивости их фитоценотической значимости в ходе сукцессий в сообществах каждого экологического комплекса и приведены в работе [Комарова и др., 2017].

На фитоценотическом структурном уровне изучали также динамику численности у древесных растений. В первые годы после пожаров по численности обычно преобладают растения серийных видов (березы плосколистной и ребристой или желтой (*Betula costata* Trautv.)). Смыкание их крон в отдельных куртинах обычно начинается в возрасте трех лет, а к 10–12 годам общая сомкнутость их крон

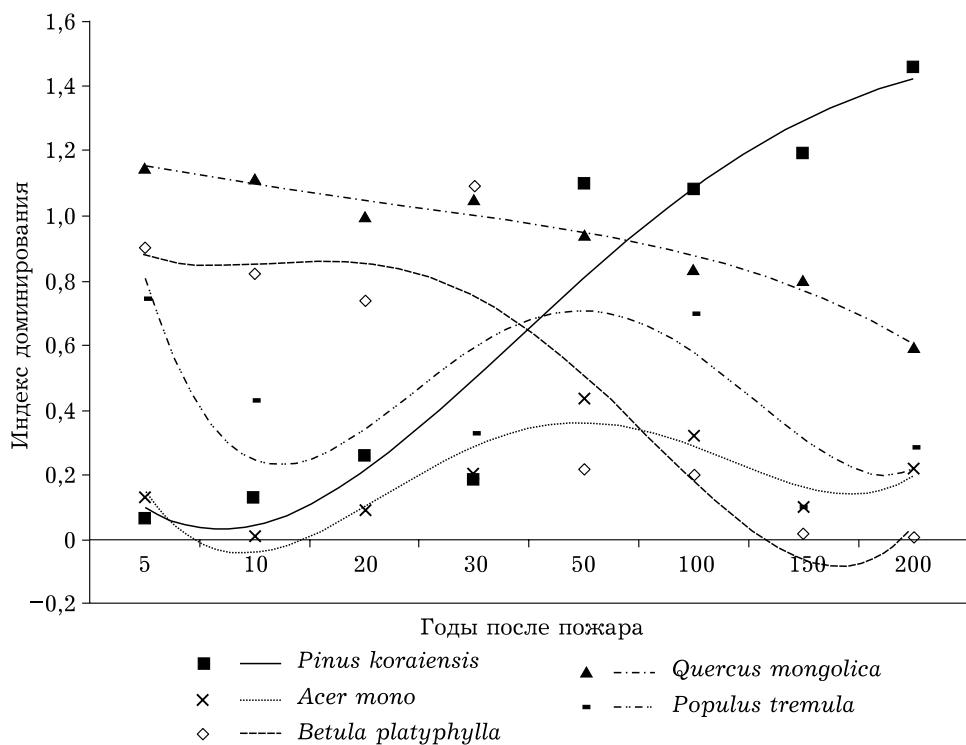


Рис. 3. Показатели индекса доминирования и полиномиальные линии тренда для основных ценообразующих видов экологического комплекса: тепло-сухие дубово-кедровые с участием рододендрона леса

составляет около 50 %. По мере смыкания крон древесного молодняка у серийных видов возрастает конкуренция между их растениями за жизненное пространство, и отставшие в росте древесные растения обычно погибают. В качестве примера может служить динамика показателей численности у древесных видов в ходе послепожарных сукцессий на ПП 6-1975, заложенной в мезофитном широколиственно-темнохвойно-кедровом лианово-кустарниковом типе сукцессионных рядов и сетей. Наиболее активное снижение численности у отставших в росте растений серийных видов здесь отмечалось в первые 7–10 лет их развития. На 34-й год после пожара жизнедеятельность сохранили только 2,6 % растений бересы желтой, 2,1 % – ивы козьей (*Salix caprea L.*), 12,2 % – осины и 22,4 % – бересы плосколистной. В то же время после смыкания полога производных древостоев и активного процесса изреживания у серийных видов отмечалось увеличение численности растений у климаковых видов. Так, на 34-й год после пожара численность растений липы Таке (*Tilia taquetii Rupr.*) возросла на 67 %, у ели аянской – на 67 %, у пихты белокорой – на 70 %, и у сосны корейской – на 78 % по сравнению с их количеством на 2-летней гари.

Изменение пространственной структуры на биогеоценотическом, фитоценотическом и микроценотическом уровнях. Разнообразие пространственной структуры биогеоценозов и фитоценозов зависит от характера и степени воздействия пожара, текущего этапа сукцессий и тесно связано с условиями местообитания. Чем разнообразнее состав и структура допожарных биогеоценозов, тем сильнее выражена неоднородность нарушения их огнем. На молодых горельниках можно выделить участки со слабой, умеренной, сильной и очень сильной интенсивностью горения, которые соответствуют четырем типам послепожарных микробиотопов: 1) с относительно хорошо сохранившимися растительным покровом и подстилкой, нарушенных не более чем на 50 %; 2) с частично сохранившимися растительностью и подстилкой, нарушенных более чем на 50 %; 3) с уничтоженной растительностью и подстилкой, но с неповрежденным гумусовым горизонтом; 4) с полностью уничтоженными растительностью, подстилкой и поврежденным гумусо-

вым слоем с образованием “корки спекания”. Для каждого типа послепожарных микробиотопов характерен определенный комплекс почвенно-гидрологических, микробиологических, фитоценотических и других условий, не равноценных для роста и развития растений. На участках со слабой и умеренной интенсивностью горения обычно выгорает сухой опад и несколько уменьшается мощность подстилки, частично выгорает напочвенный покров и подлесок, незначительно изреживается древесный полог. Это вызывает некоторое увеличение освещенности и проникновения осадков на поверхность почвы, что вызывает активное вегетативное разрастание кустарников и травянистых растений. На участках с очень сильной интенсивностью горения происходит полное уничтожение растительного покрова и подстилки, что вызывает повышенную инсолацию, изменение температурного режима и влажности почвы. На таких участках в первые 2–3 года после пожара почти полностью отсутствуют растения. О характере и степени нарушения биогеоценозов, находящихся в разных условиях среды, может дать общее представление картосхемы границ микробиотопов с различной степенью выгорания (рис. 4).

Наибольшее разнообразие микробиотопов с разной степенью выгорания отмечалось после устойчивого низового пожара в гигромезофитном местообитании с богатыми мезотрофными почвами (рис. 4, а). В мезофитном местообитании после устойчивого низового пожара в меньшей степени представлены микробиотопы со слабой степенью нарушения растительности и подстилки (рис. 4, б). В ксеромезофитном местообитании после устойчивого низового пожара фактически не были выражены микробиотопы со слабой степенью выгорания (рис. 4, в). В мезоксерофитном местообитании с бедными почвами после верхового пожара представлены микробиотопы только с сильной и очень сильной степенью выгорания (рис. 4, г).

Воздействие огня наиболее сильно проявляется в местообитаниях с явно выраженным дефицитом влаги в почве, которые характерны для экологического комплекса тепло-сухих дубово-кедровых лесов. Интенсивное горение здесь обычно распространяется по всему напочвенному покрову, способствуя

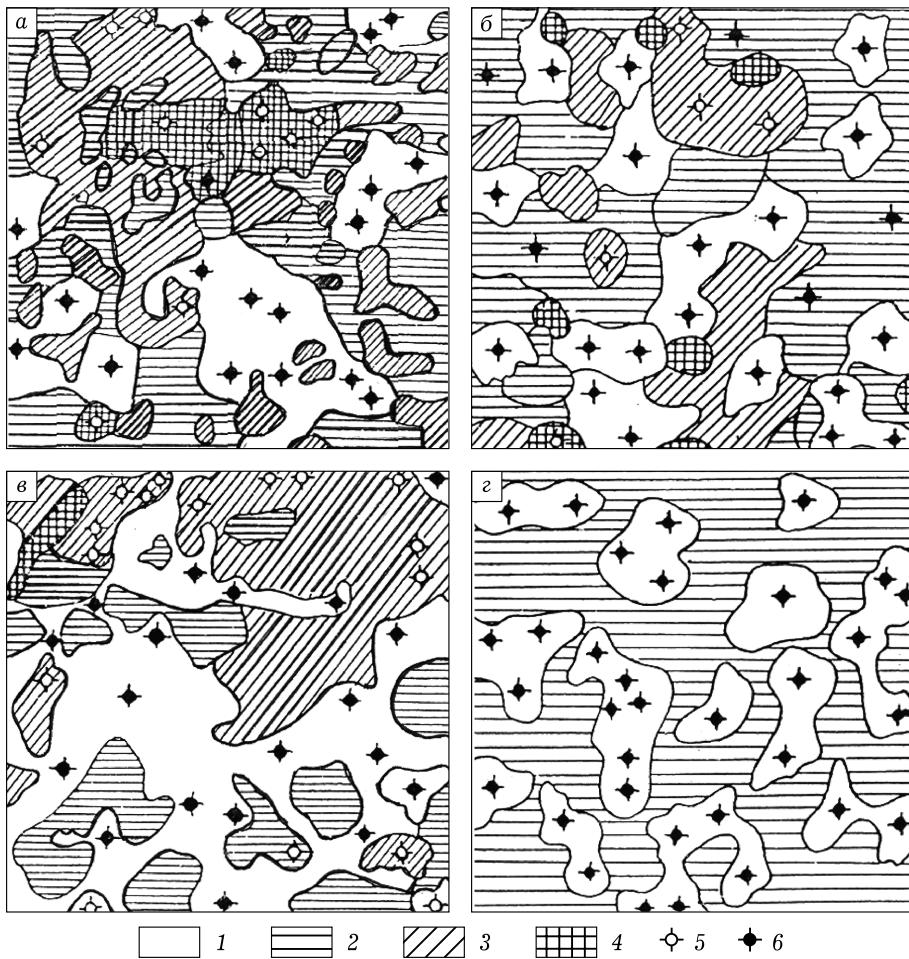


Рис. 4. Схема размещения микробиотопов с различной степенью выгорания растений и подстилки на 2-летних гарях

Тип сукцессионных рядов: а – гигромезофитный темнохвойно-кедровый (ПП 37-1983), б – мезофитный темнохвойно-широколиственно-кедровый лианово-разнокустарниковый (ПП 6-1975); в – ксеромезофитный дубово-кедровый лимонниково-лещинный (ПП 36-1983), г – мезоксерофитный дубово-кедровый рододендроновый (ПП 42-1984) лес. Степень выгорания: 1 – очень сильная, 2 – сильная, 3 – умеренная, 4 – слабая; 5, 6 – деревья: 5 – сохранившиеся, 6 – обгоревшие

формированию сообществ с однородным растительным покровом и простой морфоструктурой. При этом чаще всего формируются насаждения либо с развитым древостоем и слаборазвитыми нижними ярусами, либо с разреженным древостоем и хорошо развитым кустарниковым или травяным покровом. В качестве примера могут служить мезоксерофитные дубово-кедровые рододендроновые и бруслично-рододендроновые леса, развивающиеся на сухих слаборазвитых и бедных почвах. В более благоприятных местообитаниях, характерных для экологических комплексов умеренно теплого-свежих широколиственно-кедровых и прохладно-влажноватых

широколиственно-темнохвойно-кедровых лесов, формируются сообщества со сложной морфоструктурой, менее выраженным преобладанием главной породы в древостое, а также с большим разнообразием возможных вариантов лесовосстановительных смен. При этом лесные сообщества отличаются хорошо развитыми древесным, кустарниковым и кустарничково-травяным ярусами. В лесных сообществах экологического комплекса холодно-влажных кедрово-темнохвойных лесов, произрастающих в наиболее прохладных местообитаниях, обычно четко выражены два яруса. При этом в сообществах с хорошо развитым древостоем активно развивается

либо травяной покров, либо кустарниковый ярус.

Изменения в составе и структуре сообществ в процессе лесовосстановительных сукцессий происходят не одновременно во всем сообществе, а с разной скоростью в различных его частях (элементах мозаики). Для изучения элементов мозаики сообществ были предложены различные наименования: синузии [Gams, 1918], микрогруппировки [Раменский, 1938], микроценозы [Лавренко, 1959] и т. д. Синузии мы рассматриваем как внутриярусные сочетания растений одного или немногих видов одной биоморфы, а микроценозы как элементы пространственного расчленения фитоценозов, включая все ярусы. За их эквивалент на биогеоценотическом уровне приняты парцеллы [Дылис и др., 1964]. Динамика элементов мозаики сообществ посвящены многочисленные публикации, в которых сукцессии их названы как "миниатюрные сукцессии ("serule")" [Clements, 1936; Daubenmire, 1968; и др.], мозаичные сукцессии или микросукцессии [Whittaker, Levin, 1977; и др.] и др. Обстоятельный анализ причин формирования элементов мозаики сообществ и способы их классификации содержатся в ряде работ [Раменский, 1937; Корчагин, 1976; Комарова, 1992; и др.], что позволяет не останавливаться на их анализе.

В ходе послепожарных сукцессий механизмы перестройки синузиальной структуры сообществ связаны преимущественно с тремя процессами: 1) выпадением отдельных синузий; 2) совмещением нескольких синузий; 3) образованием новых синузий в результате выпадения одних и внедрения других видов растений. Перестройки в синузиальной структуре в одном ярусе приводят к соответствующим преобразованиям в структуре микроценозов. Процесс выпадения синузий активно осуществляется после завершения жизненно-го цикла у широко распространенных инициальных видов кустарников и травянистых растений. Интенсивное выпадение синузий с господством светолюбивых кустарников и травянистых растений происходит после смыкания крон у быстрорастущих серийных древесных видов (берез, осины, ивы и др.). Формирование в ходе сукцессий относительно однородного полога древостоя приводит к совмещению нескольких синузий и формированию новых. При этом образование отно-

сительно устойчивых сочетаний синузий связано с эдафически однородными условиями микрорельефа. Одновременно с совмещением синузий происходит и дифференциация их на основе более упорядоченного размещения растений разных видов по определенным экологическим нишам.

Изучение сукцессий на популяционном уровне. Популяции как системы особей определенного вида можно рассматривать в рамках отдельных географических районов, ландшафтов, фитоценозов и т. д., характеризующихся своими особыми способами связи и отношений как между особями, так и их средой [Пантелеев, 1966; Наумов, 1967; и др.]. Анализ популяций в аспекте послепожарных сукцессий связан главным образом с рамками фитоценозов. Этому уровню соответствуют понятия "ценотическая популяция" или "ценопопуляция" [Лавренко, 1959; Корчагин, 1964], широко используемые в фитоценологии. Основные преобразования и перестройки в ходе сукцессий вначале происходят внутри ценопопуляций, а затем распространяются на все сообщество. Это привело многих авторов [Botkin, 1981; Смирнова и др., 1993; Смирнова, 1998; и др.] к представлению о сукцессиях как о сменах господствующих ценопопуляций с разной продолжительностью жизни. Скорость преобразовательных процессов определяется главным образом длительностью жизни отдельных поколений и особенно господствующих и массовых ценопопуляций. Максимальные темпы перестройки сообществ в ходе послепожарных сукцессий происходят на первых стадиях, когда доминируют растения с короткой длительностью жизни. Определенная направленность последующих стадий сукцессий связана с увеличением продолжительности жизни растений господствующих видов.

Общее представление о способности к воспроизведению потомства и перспективах на последующее развитие может дать возрастная структура ценопопуляций. В прегенеративном периоде рядом авторов [Работнов 1950; Уранов, 1967; Смирнова и др., 1976] были выделены четыре онтогенетических состояния растений: проростки (р), ювенильные (ј), имматурные (im) и виргинильные (v); в генеративном периоде – молодые (g_1), средневозрастные (g_2), старые (g_3) генеративные; в постгенеративном периоде – субсенильные (ss) и сениль-

ные (s). Кроме того, Т. А. Работнов [1978] выделил квазисенильное состояние (qs), характерное для молодых растений, пребывающих в угнетенном состоянии в фитоценотически неблагоприятных условиях и способных в дальнейшем переходить в генеративное состояние.

Общий характер возрастной структуры ценопопуляций отражают их возрастные спектры или процентное соотношение особей разного онтогенетического состояния. Возрастные спектры ценопопуляций у всех инициальных видов (*Chelidonium asiaticum*, *Aralia elata* (Miq.) Seem. и др.) характеризуются быстрым переходом от левостороннего типа с преобладанием молодых прегенеративных особей к правостороннему типу с преобладанием старых постгенеративных растений уже на первых этапах сукцессий. Так, генеративная зрелость с преобладанием средневозрастных генеративных растений наблюдается у ценопопуляций *Chelidonium asiaticum* на второй год, у *Chamerion angustifolium* (L.) Holub. и *Sambucus racemosa*. – на четвертый, у *Aralia elata* – на пятый, у *Rubus komarovii* Nakai – на девятый год после пожара в мезофитных и гигромезофитных местообитаниях. К 10–15 годам после пожара большинство инициальных видов исчезает из состава растительных сообществ.

Ценопопуляции серийных видов (*Eleutherococcus senticosus*, *Philadelphus tenuifolius*, *Actinidia kolomikta* Maxim. и др.) также характеризуются быстрым и односторонним изменением возрастных спектров в ходе сукцессий. Максимальное число средневозрастных генеративных растений в ценопопуляциях серийных видов кустарников и деревянистых лиан характерно для 10–20-летних послепожарных осиново-березовых молодняков. Под пологом 60–70-летних осиново-березовых древостоев возрастные спектры их ценопопуляции обычно правосторонние с максимумами на постгенеративных (ss, s) и квазисенильных (qs) особях. Подобная возрастная структура сохраняется и на более поздних этапах послепожарных сукцессий.

Ценопопуляции климаксовых видов, в отличие от инициальных и серийных видов, развиваются значительно медленнее на первых стадиях онтогенеза и способны переносить умеренное затенение. Это позволяет им пережить неблагоприятные для них условия

произрастания, связанные с буйным развитием быстрорастущих инициальных и серийных видов, на ранних стадиях онтогенеза. После смыкания полога из серийных пород они начинают активно расти и до распада временного древостоя обычно развиваются в подчиненном пологе. При выходе в основной полог у климаксовых древесных видов обычно образуется обильный самосев нового поколения. Так, возрастные спектры у ценопопуляций сосны корейской после устойчивых низовых пожаров в течение 100–140 лет обычно неполночленные, левосторонние, с максимумами на ювенильных и имматурных особях. На последующих стадиях сукцессий возрастные спектры у этого вида обычно полносоставные, но также с преобладанием молодых прегенеративных особей. Полный онтогенез первого поколения сосны корейской завершается в возрасте 250–300 лет и редко более, у ели аянской – в 200–230 лет, у пихты белокорой в возрасте 120–140 лет.

Среди представителей подчиненных ярусов к климаксовым видам, обладающим способностью к длительному и устойчивому самоизменению, относится ряд кустарников (*Corylus mandshurica*, *Euonymus pauciflora* Maxim. и др.) и травянистых растений (*Carex xiphium* Kom., *C. ussuriensis* Kom., *Leptorium mohra amurensis* (Christ) Tzvel. и др.).

Особую группу представляют всходящие семена разных видов растений, находящиеся в подстилке и почве в латентном онтогенетическом состоянии.

Изменение состава и численности всходящих семян в ходе сукцессий. Свойство семян сохранять жизнеспособность в почве в течение длительного времени выработалось в процессе эволюции у инициальных и серийных видов растений, которое служит приспособлением для сохранения устойчивости их популяций во времени при циклической смене условий произрастания [Работнов, 1978]. Длительный покой семян обеспечивает растениям возможность пережить неблагоприятные условия среды на эмбриональной стадии развития особей как наиболее устойчивой к внешним воздействиям [Попцов 1968; Wellstein et al., 2007; и др.].

В результате более 20-летних исследований ПБС в ходе послепожарных сукцессий в широколистственно-кедровых и кедрово-темно-

хвойных лесах Южного Сихотэ-Алиня нами были установлены основные изменения в видовом составе, численности и вертикальном распределении всхожих семян в подстилке и почве, начиная с однолетних гарей до коренных лесов [Комарова, 1986, 2011; Комарова и др., 2021]. Численность всхожих семян в ПБС свежих широколиственно-кедровых лесов варьирует в пределах 0,95–7,30 тыс. семян, а во влажных кедрово-темнохвойных лесах – от 0,86 до 6,57 тыс. семян на 1 м². Видовой состав всхожих семян на разных этапах послепожарных сукцессий в широколиственно-кедровых лесах изменяется от 34 до 47 видов, а в кедрово-темнохвойных лесах – от 20 до 37 видов.

В ПБС биогеоценозов, находящихся на разных стадиях сукцессий и в разных типах сукцессионных рядов, характерны свои “верные” [Петров, 1989; Иванова, 2004] или постоянные (“persistent”) виды. Согласно исследованием ряда авторов [Wellstein et al., 2007; Комарова и др., 2021; и др.] к постоянным доминантам ПБС относятся преимущественно однолетние и малолетние растения. В ПБС биогеоценозов широколиственно-кедровых лесов обычно преобладают всхожие семена чистотела азиатского (*Chelidonium asiaticum*). В ПБС 9-летнего послепожарного осиново-березового молодняка, образовавшегося на месте свежего кедрово-широколиственного лианово-разнокустарникового леса (ПП 6–1975), около 54 % от всего числа всхожих семян составляли семена двух инициальных видов – 4-летнего вида (*Chelidonium asiaticum*) и однолетника (*Erigeron canadensis* L.). В ПБС 9-летнего осиново-березового молодняка, возникшего после пожара на месте кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового леса (ПП 11–1975, секция 4), основная доля семян (86 %) принадлежала инициальному двухлетнему виду – кипрею даурскому (*Epilobium davuricum* Fisch.).

Общая численность всхожих семян в ходе послепожарных сукцессий обычно уменьшается, а зона их максимальной концентрации постепенно смещается в более глубокие слои гумусового горизонта почвы. Постепенное заглубление семян связано с ежегодным накоплением на поверхности почвы большого количества отмершего органического материала, который постепенно гумифицируется и минерализуется с помощью почвенной фау-

ны и микрофлоры, включающихя в процесс почвообразования.

Изменение численности и характера распределения всхожих семян по вертикальному профилю подстилки и почвы в ходе послепожарных сукцессий в широколиственно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах иллюстрируют показатели рис. 5.

На однолетних гарях численность и вертикальное распределение семян обусловлены главным образом характером размещения их в допожарных биогеоценозах и степенью выгорания подстилки и гумуса. Всхожие семена, находящиеся в слое прорастания (0–2 см) на участках с сильной степенью выгорания, согласно Т. А. Работнову [1983], составляют активный запас семян. На участках со слабой степенью выгорания всхожие семена, лежащие на глубине, недоступной для прорастания, составляют потенциальный запас семян. Наибольшие показатели численности и видового разнообразия всхожих семян отмечены в ПБС 9-летних послепожарных осиново-березовых молодняков. При этом максимальная концентрация семян была сосредоточена в переходном слое подстилки и верхней части почвы (03 + АУ). Сформировавшаяся после пожара грубогумусная подстилка, очевидно, способствовала накоплению и консервации в верхнем слое почвы семян, активно плодоносивших в первые годы после пожара.

В коренных широколиственно-кедровых лесах в возрасте 200–220 лет численность всхожих семян составляла в среднем 2,0–2,5 тыс. экз./м², а их состав включал 30–33 вида. В кедрово-темнохвойных лесах около 200-летнего возраста общее число всхожих семян составляло в среднем 0,86–0,95 тыс. экз./м², а их состав включал 20–25 видов. При этом в ПБС всех коренных лесов около 20–25 % от общего числа составляли всхожие семена берез (*Betula platyphylla* и *B. costata*). Их легкие семена обычно распространяются ветром на значительные расстояния, практически ежегодно они поступают в почвенные банки всех типов сукцессионных рядов. Кроме того, семена берез могут сохранять жизнеспособность в почве в течение нескольких десятков лет [Комарова, 1986, 1992], но зона их максимальной концентрации обычно находится в подстилке и верхних слоях гумусового горизонта почвы.

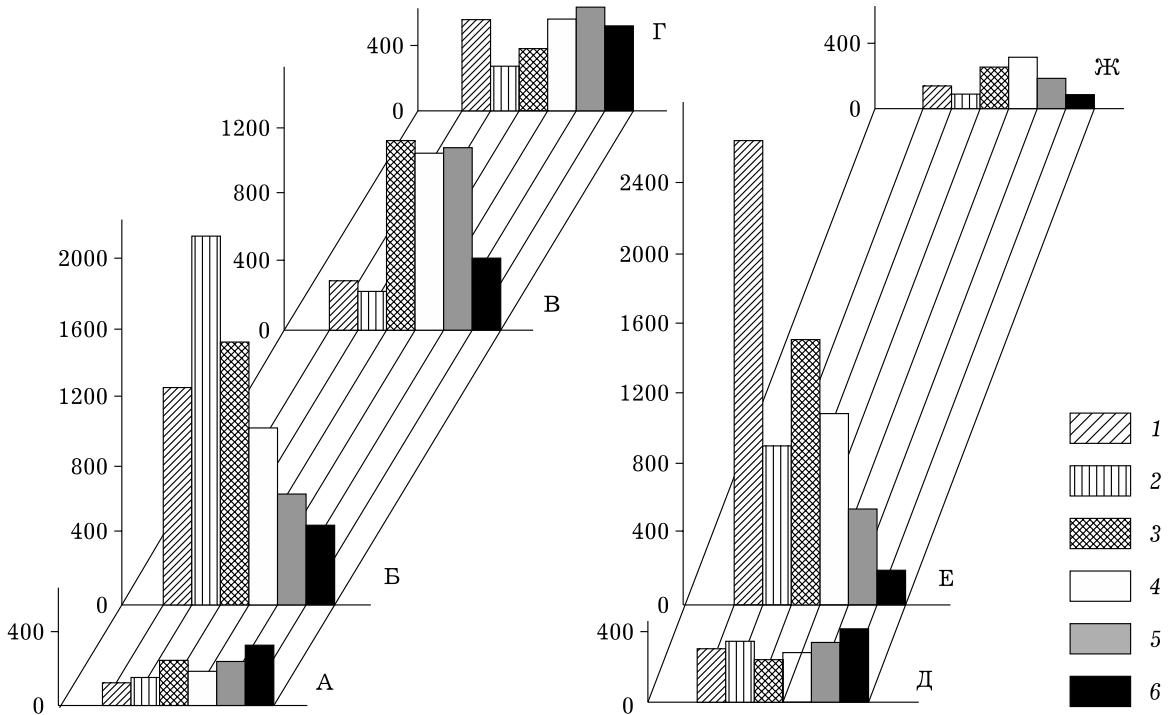


Рис. 5. Изменение численности всхожих семян (экз./м²) в подгоризонтах подстилки (01, 02, 03) и 2-санитметровых слоев гумусового горизонта почвы (AY) на разных этапах сукцессий в свежих широколиственно-кедровых (I) и влажных кедрово-темнохвойных (II) лесах: А – однолетняя гарь; Б – 9-летний осиново-березовый молодняк; В – 45-летний осиново-березовый лес; Г – 220-летний широколиствен-но-кедровый лес; Д – однолетняя гарь кедрово-темнохвойного леса; Е – 9-летний осиново-березовый молодняк; Ж – 200-летний кедрово-темнохвойный лес.

1 – 01 + 02; 2 – 03 + AY; 3 – AY 0-2; 4 – AY 2-4; 5 – AY 4-6; 6 – AY 6-8

В целом, лесные пожары можно рассматривать как своеобразный “сигнал” для массового прорастания покоящихся в почве семян и активной вспышки семенного возобновления. Весь сложный комплекс прямых и косвенных воздействий огня – уничтожение мощного слоя подстилки и перемещение покоящихся семян ближе к поверхности почвы, повышение на обнаженной поверхности почвы освещенности и влажности, увеличение концентрации кислорода, обогащение почвы элементами минерального питания, устранение действия фитотоксикантов, ослабление корневой конкуренции и ряд других благоприятных факторов – способствует прерыванию покоя и активному прорастанию всхожих семян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате многолетних исследований послепожарных сукцессий в широколиственно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах среднегорного пояса Южного и Среднего Си-

хотэ-Алиня были установлены основные сукцессионные преобразования на биогеоценотическом (экосистемном), фитоценотическом, микроценотическом и популяционном структурных уровнях. При этом за методологическую основу были взяты основные положения системного подхода и тесно связанной с ним концепции структурных уровней как учений о развитии сложных иерархических образований, построенных на принципе соподчинения подсистем и их элементов различного уровня сложности. Специфика развития систем на каждом структурном уровне проявляется в природе их составных элементов, в характере их взаимосвязей и способах взаимодействия со средой. В исследуемом районе были выделены классы формаций: 1 – “Леса с участием сосны корейской”, 2 – “климатических комплексов” (типичные кедровники или широколиственно-кедровые леса и северные кедровники с темнохвойными породами), отражающие смену лесорастительных условий и растительных сообществ в результате изменения

климатических условий. В пределах “климатических комплексов” выделены “формации”, отражающие принадлежность главных лесообразующих пород завершающих стадий лесовосстановительных смен и коренных сообществ. Внутри формаций выделены четыре “экологических комплекса” на основе близости биогеоценозов и их лесорастительных условий по режимам основных прямодействующих экологических факторов. Кроме того, выделены 12 типов сукцессионных рядов и сетей, а в пределах их – варианты, отражающие переход от прямолинейных сукцессионных рядов в сукцессионные сети.

В исследованиях на биогеоценотическом уровне совместное использование индикаторных видов, блоков диагностических видов и региональных экологических шкал позволило получить не только информацию об условиях местообитания биогеоценозов на разных этапах послепожарных сукцессий, но и более обоснованно разграничить основные классификационные единицы.

Основное внимание на фитоценотическом уровне изучения сукцессий было удалено вопросам видового и ценотипического состава сообществ, динамики численности и продуктивности растений разных видов. На популяционном уровне установлены онтогенетические состояния растений разных видов и возрастная структура ценопопуляций разных биоморф. Для предложенных нами ценотипов инициальных, серийных и климаксовых видов составлены онтогенетические спектры, или процентное соотношение особей разного онтогенетического состояния на разных этапах послепожарных сукцессий. Отдельно рассмотрены всхожие семена, находящиеся в подстилке и почве в латентном онтогенетическом состоянии ценопопуляций. Прослежены изменения в видовом составе, численности и вертикальном распределении всхожих семян в подстилке и почве на разных стадиях сукцессий.

Таким образом, каждый структурный уровень отличается природой составных элементов, способом их внутренних связей и взаимодействием со средой. Это требует для каждого структурного уровня своих особых методов исследования и анализа. Выбор какого-либо одного структурного уровня в изучении сукцессий не может быть достаточным для всестороннего анализа всех

элементарных процессов, действующих сил и механизмов смен.

Благодарности

В ходе полевых исследований активное участие в сборе и обработке собранных материалов принимали студенты Московского, Ленинградского, Владивостокского и Казанского университетов, за что автор им искренне благодарен.

Вклад автора

Автор принимала непосредственное участие в сборе, обработке материалов и подготовке данной рукописи к печати.

Финансирование

В течение длительного периода исследований была неоднократная финансовая поддержка грантами Российской фонда фундаментальных исследований. Одним из последних грантов, где автор являлся руководителем, был следующий: n – 11-04-00485а от 2011–2013 на тему “Индикация природных процессов в лесах юга российского Дальнего Востока в связи с изменением климата”.

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 275 с.
- Блауберг И. В., Садовский В. Н., Юдин Э. Г. Системный подход в современной науке // Проблемы методологии системного исследования. М.: Мысль, 1970. С.7–48.
- Васильевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 232 с.
- Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 4. С. 65–72.
- Елисеева И. И., Рукавишников В. О. Группировка, корреляция, распознавание образов. М.: Статистика, 1977. 144 с.
- Заварзин Г. А. Смена парадигмы в биологии // Вест. РАН. 1995. Т. 65, № 1. С. 8–23.
- Злобин Ю. А. Семенное размножение хвойных древесных пород как биогеоценотический процесс // Учен. зап. Ульян. гос. пед. ин-та. 1968. Т. 23, вып. 3. С. 193–205.
- Иванова Т. В. Методические аспекты изучения видового разнообразия почвенного банка семян // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяц. сем. Ч. 1. Сыктывкар, 2004. С. 90–92.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с.

- Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
- Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. 224 с.
- Комарова Т. А. Сукцессии и актуальные вопросы их изучения // Общество. Среда. Развитие (Terra Humana). 2011. № 1. С. 233–237.
- Комарова Т. А., Гумарова Р. Р. Синтаксономия лесной растительности с участием сосны корейской в среднегорном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 52. С. 9–97.
- Комарова Т. А., Ловелиус Н. В., Жильцов А. С. Индикация природных процессов в лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука, 2009. 200 с.
- Комарова Т. А., Прохоренко Н. Б., Глушко С. Г., Терехина Н. В. Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня с участием *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. СПб., 2017. 402 с.
- Комарова Т. А., Терехина Н. В., Орехова Т. П. Покой жизнеспособных семян в почве и их прорастание после пожаров в широколиственно-кедровых лесах южного Сихотэ-Алиня // Ботан. журн. 2021. Т. 106 (3). С. 255–271.
- Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на Европейском Севере // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1954. Вып. 9. С. 75–149.
- Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 63–125.
- Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 313 с.
- Кремянский В. И. Структурные уровни живой материи. М.: Наука, 1969. 295 с.
- Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 13–75.
- Ляпунов А. А. Проблемы методологии системного исследования. М.: Мысль, 1970. С. 184–226.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гослесттехиздат, 1948. 126 с.
- Мелехов И. С. Вопросы динамической типологии леса // Сб. работ МЛТИ. Пушкино, 1968. Вып. 23. С. 204–220.
- Мищков Ф. Ф., Стародумов А. М. Послепожарные восстановительные смены в кедровниках // Лесное хозяйство в горных лесах Дальнего Востока. Хабаровск, 1982. С. 27–34.
- Мордкович В. Г. Очерк сукцессионных проблем // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1988. № 6 (1). С. 13–24.
- Мордкович В. Г., Любечанский И. И., Березина О. Г. Проблема лесных пожаров и пирогенных сукцессий почвенных членистоногих в Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 2. С. 169–181.
- Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 46, вып. 10. 1967. С. 1470–1485.
- Норин Б. Н. Структура растительных сообществ Восточно-Европейской лесотундры. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 200 с.
- Пантелеев П. А. О системе популяций вида у грызунов // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27, № 2. С. 313–323.
- Петров В. В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 176 с.
- Попцов А. В. К вопросу о роли и значении покоя семян в семенном размножении растений // Уч. зап. Ульяновск. гос. пед. ин-та. 1968. Т. 23, вып. 3. С. 134–142.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
- Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. С. 3–17.
- Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение: На основании геоботанических исследований в Воронежской губернии // Вестн. опытн. дела. Воронеж, 1924. Январь – декабрь. С. 37–73.
- Раменский Л. Г. Инвентаризация естественных сенокосов и пастбищ СССР и методические основы природно-производственной типологии земель // Тр. ВАСХНИЛ. 1937. Т. 31, № 2. С. 11–36.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока / Т. А. Комарова, Е. В. Тимошенкова, Н. Б. Прохоренко, Л. Я. Ашепкова и др. Владивосток: Дальнаука, 2003. 277 с.
- Семкин Б. И., Комарова Т. А. Методика использования мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ Южного Сихотэ-Алиня). Препринт. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. 56 с.
- Сетров М. Н. Основы функциональной теории организации. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. С. 295–305.
- Смирнова О. В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118, вып. 2. С. 148–165.
- Смирнова О. В., Загольнова Л. Б., Попадюк Р. В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54, № 4. С. 438–448.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 14–43.
- Сукачев В. Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 458–486.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 143 с.
- Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.
- Федорчук В. Н., Дыренков С. А., Чертов О. Г., Мельницкая Г. Б., Рябинин Б. Н. Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка // Экология. 1974. № 6. С. 49–56.
- Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология М., 2004. 416 с.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 2. С. 104–134.

- Шербаков В. П. Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66 (3). С 195–211.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. O. R. Ecology: Individuals, Populations and Communities. 3rd ed. Oxford, etc.: Blackwell Sci. Ltd., 1996. 1068 p.
- Botkin D. B. Causality and succession // Forest succession. Concepts and applications. N. Y.: Springer-Verlag, 1981. P. 36–55.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. 3 Aufl. N. Y.: Wien, 1964. 865 S.
- Clements F. E. Plant succession: An analysis of the development of vegetation // Carnegie Inst. Wash. D.C. 1916. Vol. 242. 512 p.
- Clements F. E. Plant succession and indicators. N. Y.: Wilson; 1928. 452 p.
- Daubenmire R. Plant communities: a textbook of plant synecology. N. Y.; London: Harper and Row, 1968. 300 p.
- Egler F. E. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development // Vegetatio. 1954. Vol. 4. P. 412–417.
- Ellenberg H. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde // Einfuhr. Phytol. Stuttgart. 1956. Bd. 4, N 1. S. 3–136.
- Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung // Vier-teljahrsschr. Naturforsch. Gesellsch. Zurich. 1918. Bd. 63. S. 293–493.
- Gleason H. A. Further views on the succession concept // Ecology. 1927. Vol. 8. P. 299–326.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester; N. Y.: Willey, 1979. 222 p.
- Horn H. S. Forest succession // Sci. Am. 1975. Vol. 232, N 5. P. 90–98.
- Kopp D., Hurtnig H. Zur Weiterentwicklung der Standortsgleiderung im Nord-deutschen Tiefland // Archiv f. Forstwesen. B. 1960. Bd. 9, N 5. S. 387–486.
- MacArthur R. H., Connell J. The Biology of populations. N. Y.: John Wiley and Sons, 1966. 200 p.
- McIntosh R. P. Succession and ecological theory // Forest succession. Concepts and Appl. N. Y. et al., 1981. P. 10–23.
- Odum E. P. The strategy of ecosystem development // Science. 1969. Vol. 164. P. 262–270.
- Odum E. P. Fundamentals of Ecology, 3rd ed. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, 1971. 574 p.
- Richardson J. L. Dimensions of Ecology. Baltimore: Williams and Wilkins Comp., 1977. 412 p.
- Saxena A. K., Singht J. S. A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya // Vegetatio. 1982. Vol. 50, N 1. P. 3–22.
- Watt S. A. Pattern and process in the plant community // J. Ecol. Vol. 35, N 1. 1947. P. 1–22.
- Wellstein C., Otte A., Waldhardt R. Seed bank diversity in mesic grasslands in relation to vegetation type, management and site conditions // J. Veg. Sci. Vol. 18. 2007. P. 153–162.
- Westhoff V., Maarel van der E. The Braun-Blanquet approach // Handbook of Vegetation Sciens. P. V. Ordination and classification of plant communities. 1973. P. 213–251.
- Whittaker R. H., Levin S. A. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. Vol. 12, N 2. 1977. P. 117–139.

Study of successions at different structural levels (using the example of post-fire successions in the forests of Sikhote-Alin)

T. A. KOMAROVA

*Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences
159/1, 100-letiya Vladivostoka ave., Vladivostok, 690022, Russia
E-mail: mata41@mail.ru*

Based on the well-known provisions of the general theory of systems, some key issues of successional transformations at the biogeocenotic (ecosystem), phytocenotic, microcenotic and population structural levels are considered on the example of post-fire successions in broad-leaved Korean Pine and dark coniferous Korean Pine forests of Sikhote-Alin. In research at the biogeocenotic level, long-term regime observations of individual environmental factors were used, as well as indicative methods based on the analysis of gradients of leading environmental factors by groups of indicator species, blocks of diagnostic species according to the Brown-Blanke ecological and floristic approach and regional ecological scales. The main attention at the phytocenotic level of the study of successions was paid to the issues of spatial structure, species and cenotypic composition of communities, dynamics of the number and productivity of communities. At the microcenotic level, the issues of transformation of the main elements of the mosaic of phytocenoses (synusions and microcenoses) and their equivalents in biogeocenoses (parcels) are considered. Ontogenetic states and the age structure of cenopopulations were established at the population level.

Key words: post-fire successions, structural levels, biogeocenoses, phytocenoses, cenopopulations.