

К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМАХ УСТОЙЧИВОСТИ И РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

А. М. Крышень

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск
kryshen@krc.karelia.ru

«Сообщество есть организация растений, имеющая своей функцией более полное, чем отдельным растением, использование производительных сил местообитания»

(В.Н. Сукачев, 1972, с. 21)

В основе предлагаемого к обсуждению вопроса лежит проблема отношения индивидуума и сообщества, которая до сих пор активно обсуждается в фитоценологии (см. например форумы в *Journal of Vegetation Science*: 2004. Vol. 15; 2006. Vol. 17; 2007. Vol. 18). Наиболее контрастно она проявляется в моделировании взаимоотношения растений; растительное сообщество соответственно определяется как система. В то же время любая система должна отвечать определенным критериям (Новосельцев, 2003). Принципиальными с точки зрения фитоценологии являются такие свойства системы, как целостность (в результате взаимодействия элементов системы образуется новое качество, отсутствующее у частей, и при этом каждая составная часть приобретает новое качество, отсутствующее у него вне данной системы) и неаддитивность (свойства системы невозможно свести к свойствам его частей и вывести лишь из них). Надо понимать, что применение современного математического аппарата и необходимость соотносить результаты различных исследований неизбежно ведут к формализации наблюдений и методов, а чрезмерная формализация исследований часто приводит к игнорированию указанных выше свойств целостности и неаддитивности и рассмотрению растительного сообщества как простого набора растений с определенными экологическими свойствами. Все это в свою очередь приводит к закономерному вопросу о месте фитоценологии в науке о растительности (Миркин и др., 2000; Ewald, 2003 и др.), так как теряется собственно объект фитоценологических исследований – сообщество.

Не останавливаясь на определении растительного сообщества (его давали многие исследователи, в том числе и с точки зрения системного подхода, – см., например: Норин, 1987; Василевич, 1983 и др.), перейду сразу к обсуждению механизмов устойчивости и развития растительного сообщества (в англоязычной литературе часто используется аналогичное по-

нятие – assembly rules). И здесь также встает вопрос: как понимать устойчивость растительного сообщества? Т.А. Работнов (1973) писал об устойчивости сообществ в случаях закономерных изменений их видового состава, количественного соотношения компонентов и продуктивности при сезонных, флюктуационных и демулационных изменениях. То есть, если происходящие после нарушения в сообществе процессы ведут к восстановлению исходной структуры сообщества, такое состояние следует считать устойчивым. С этим можно было бы согласиться, если бы при восстановлении коренного сообщества система не проходила через несколько стадий сукцессии (Т.А. Работнов, 1994, писал о трех стадиях восстановления елового леса после рубки), то есть имелся бы временной ряд сообществ различного типа. В этом случае говорить об устойчивости будет не совсем корректно и лучше применять термин «развитие» (Василевич, 1983), понимая под развитием качественные и необратимые изменения сообщества, в том числе изменение внутренних и внешних связей системы. Таким образом, вопрос заключается не только в том, как сообществу удается поддерживать свою целостность, но и в том, что и как определяет направление и скорость изменений его структуры. В научной литературе в этой связи говорится о многообразии взаимоотношений ценоэлементов (см., например: Работнов, 1996; Ипатов, Кирикова, 2000), значении конкуренции (Harper, 1977; Ипатов, Кирикова, 1997; Keddy et al., 2002; Grime, 2006 и др.) и организующей роли среды (Норин, 1991; Decocq, 2002; Korner, 2003; Grime, 2006 и др.). Указание на направление поиска ответа на поставленный выше вопрос есть уже в высказываниях основателя фитосоциологии И.К. Пачоского (1921, с. 18): «В основе растительного сообщества заложен принцип, имеющий в виду выгоду целого, а не составляющих его элементов» и В.Н. Сукачева, вынесенного мной в эпиграф. И если с этими положениями согласиться, то надо признавать то, что соединение видов для совместного существования и изменения сообщества во времени направлены на достижение его (сообщества) максимальной продуктивности в конкретных условиях. Приняв этот тезис (определяющую роль социального начала) за гипотезу, посмотрим, как процессы, происходящие в разнотипных фитоценозах, укладываются в общую для всех схему.

В фитоценологии применяются различные методы исследования структуры растительных сообществ. Наиболее распространены те из них, которые основаны на выполнении большого количества описаний и применении математических методов для анализа этих описаний. Достоинством этой группы методов является то, что объекты исследуются в своих естественных условиях и, что очень важно, большой объем работ переносится на камеральный период. В то же время такой под-

ход имеет очень серьезный недостаток – для применения математических методов необходимо формализовать наблюдения. Формализация это, по сути, упрощение, а в случае растительных сообществ – это, как правило, выделение элементов (растений) из системы и рассмотрение их в отрыве от сообщества. Безусловно, можно создавать модели развития сообщества, усложнять их, учитывая все большее и большее количество переменных, но при этом, чем сложнее модель, тем выше вероятность ее недостоверности из-за неверно заданных параметров, тем более что не всегда ясно, как учитывать характеристики среды. Очень хорошо сказал Дж. Джефферс (1981, с. 39) об увлечении моделированием сложных естественных систем: «Математическое моделирование настолько опьяняющее занятие, что «модельеру» очень легко отойти от реальности и увлечься применением математических языков к искусным абстрактным формам». Именно такие результаты мы все чаще и чаще наблюдаем в научных публикациях – за множеством сложных формул потерял биологический смысл исследуемого явления. Чаще всего встречается ошибка, когда в результате в общем-то корректного применения статистических методов наиболее часто встречающиеся события выдаются за общие закономерности.

Другая группа методов исследования растительных сообществ связана с постановкой эксперимента. Она хороша тем, что эксперимент может быть повторен другими исследователями и результаты экспериментов могут сравниваться и проверяться. Как правило, эксперимент ставится для ответа на конкретный вопрос, для подтверждения или опровержения гипотез, выработанных в том числе и с применением статистических методов. К сожалению, постановка эксперимента часто требует особых условий, далеких от реальных, или исследования проводятся с «вырванными» из сообщества растениями. И даже в этих случаях значимость экспериментальных данных в исследованиях структуры растительных сообществ трудно переоценить, так как зачастую только экспериментально можно проверить наличие и способы взаимосвязей растений друг с другом и со средой (см., например: Павлов и др. 1998).

Наибольшей ценностью, на мой взгляд, обладают долговременные наблюдения за сообществом. Основным недостатком таких исследований является их трудоемкость и длительность, но именно долговременные наблюдения могут дать ответ на вопрос о реальных процессах, происходящих в сообществах, и исключают ошибку, когда кратковременные случайные изменения выдаются за закономерные (Klotzli, 1995; Крышень, 2006 и др.).

Приведенное выше разделение методов на группы, конечно же, условно. Наиболее значимы результаты исследований, сочетающие инст-

рументальные и экспериментальные методы, долговременные наблюдения, моделирование и математическую обработку данных. Именно такой подход позволяет правильно интерпретировать результаты, исследовать закономерности развития сообщества и прогнозировать его развитие.

Нередко публикации по структуре растительных сообществ являются «побочным» продуктом подробного изучения узкого набора однотипных сообществ, направленного к тому же на решение прикладных задач. Необходимо понимать, что это должно накладывать ограничения на распространение выявленных закономерностей применительно к более широкому набору объектов. Представляемые в данной публикации результаты получены на основе многолетних исследований в совершенно разных по структуре и динамике растительных сообществах и на большом количестве объектов¹.

Первой группой таких объектов были лесные питомники, которые характеризуются периодическими разрушениями растительного сообщества, – несколько раз за сезон частичное или полное уничтожение надземной части напочвенного покрова с помощью ручных прополок и иногда с применением гербицидов, а один раз в 3–4 года полное механическое уничтожение растительного сообщества, сопровождающееся применением химикатов.

Второй – сообщества на ранних стадиях восстановления леса на концентрированных вырубках. Это уже совсем другие по динамике сообщества. Здесь идут естественные (без вмешательства человека) или регулируемые (посадка, агротехнические и лесоводственные уходы и т.п.) процессы восстановления сообщества после однократного полного или частичного его разрушения.

Третьей – спелые и коренные леса – сообщества, отличающиеся от названных выше естественной динамикой напочвенного покрова, определяемой в основном древесным ярусом. Здесь процессы протекают относительно медленно, а видимые изменения затрагивают, как правило, только часть сообщества, не меняя его в целом.

Лесные питомники. Цикл существования растительного сообщества полей лесных питомников выглядел следующим образом. Черный пар обрабатывался механически (боронование) и химически для уничтожения сорняков. В посевах первого года преобладали малолетние (одно-, двухлетние) сорняки, главным образом торица полевая, иногда крестовник обыкновенный. В посевах второго года происходила смена

¹ Краткость изложения и форма публикации не позволяет привести подробные данные по каждому объекту и исследованию, но все они опубликованы и ссылки на литературу приводятся.

доминантов, преобладали многолетние сорняки: пырей ползучий, хвощ полевой, щавелек и некоторые другие в зависимости от почвенных условий. В посевах третьего года обилие сорняков снижалось из-за усиливающего влияния самих семян, которые образовывали к этому времени плотные ряды, а к доминантам присоединялись полевика тонкая и иван-чай. На первый взгляд ситуация напоминала «классический» вариант зарастания залежей (Шенников, 1964), но периодически прерываемый. Приняв такую логику, изменения легко объяснить большей конкурентоспособностью многолетников, что подтверждается к тому же многочисленными публикациями (Crawley, May, 1987; Prach, Pysek, 1999 и др.), а преобладание малолетних трав в первый год – агротехническими приемами, призванными ослабить наиболее злостные сорняки, размножающиеся вегетативно.

Однако экспериментально было показано, что малолетние растения могут при определенных условиях успешно конкурировать с многолетними за пространство и сдерживать развитие последних. Применяя гербицид голл, который в очень низких дозах препятствовал росту только сорных растений семенного происхождения, мы получили практически полноценное по массе сообщество многолетников, перешагнув предполагаемую стадию сукцессии (рис. 1). Опыт, повторенный на различных полях, демонстрировал одни и те же закономерности, результаты отличались лишь составом многолетних растений. И все же это было бы всего лишь результатами эксперимента (а как отмечалось выше, эксперимент не всегда отражает реальные процессы), если бы не был описан питомник, где содоминировали торица и пырей на всех полях независимо от возраста посевов. Агротехника выращивания посадочного материала на этом питомнике отличалась тем, что контроль сорняков осуществлялся преимущественно ручными прополками, гербициды вносились только на паровые поля и в очень незначительных количествах. Внешне торица доминировала на всех полях лесного питомника независимо от возраста, но слабое присутствие пырея было обманчиво, его биомасса в разы превосходила биомассу всех остальных видов сообщества, но под землей (рис. 2). При этом масса живых семян в почве сравнима с массой надземной части фитоценоза, что еще раз подтверждает необходимость учета запаса семян в почве, на что неоднократно указывали многие исследователи (Марков, 2001; Diaz-Villa et al., 2003 и др.). Представленное сообщество лесного питомника, сочетающее высокую биомассу нескольких видов с большим запасом семян в почве, вполне можно обозначить как «идеальное» исходя из принципов устойчивости системы и ее продуктивности.

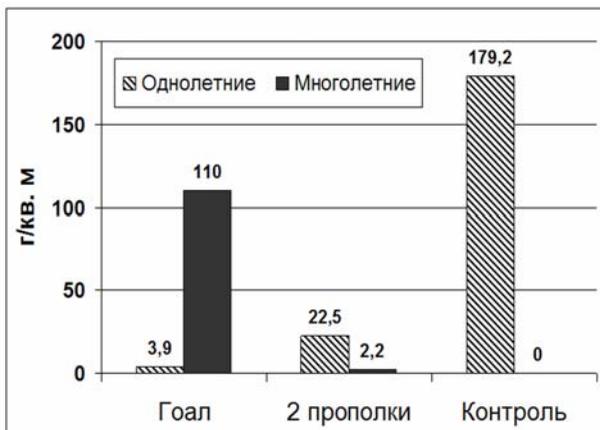


Рис. 1. Реакция многолетних видов сорных растений лесных питомников на довсходовое внесение гербицида гоал (0,5 кг/га), препятствующего развитию растений семенного происхождения.

По оси абсцисс – вариант опыта, по оси ординат – масса сорных растений в воздушно-сухом состоянии (г/м²)

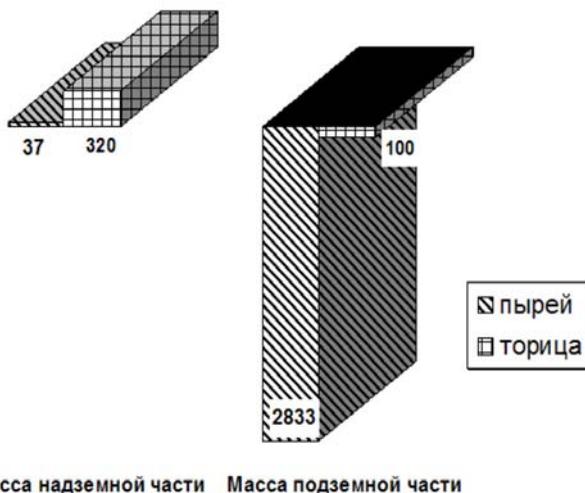


Рис. 2. Структура биомассы сорных растений «идеального» (минимум применения гербицидов, контроль сорняков – ручные прополки) лесного питомника.

Числа на диаграмме – биомасса (г/м²) в воздушно-сухом состоянии

Нормальное существование любой ценопопуляции предполагает ее способность все время себя воспроизводить. В периодически частично разрушаемых сообществах успех вида обеспечивается способностью быстро занимать освободившееся пространство. Фактически для этого есть два эффективных способа – высокая семенная продуктивность и вегетативная подвижность. У торицы полевой и пырея ползучего мы столкнулись с разными стратегиями переживания мощного и постоянного антропогенного воздействия. Но главное здесь не противостояние различных стратегий существования в условиях повторяющихся деструкций растительного покрова, а в способности ценопопуляций регулировать свое состояние, в том числе и в зависимости от состояния ценопопуляций других видов.

Просто высокая семенная продуктивность не может обеспечить эффективное поддержание численности ценопопуляции. Каким бы высоким ни было содержание семян в почве, если они прорастают одновременно, запас истощается мгновенно и однократная ручная прополка может фактически уничтожить ценопопуляцию. Как решается это проблема? Частично за счет двух приспособлений торицы: быстрая вегетация и прорастание семян только с определенной глубины. Таким образом сохраняется достаточный их запас, а при бороновании часть семян снова попадает в зону прорастания. Но боронование проводится только на паровых полях, а ручная прополка посевов – несколько раз за сезон и каждый раз после прополки восстанавливается покров из торицы. У мари белой (другого очень распространенного на полях питомников сорняка) образуются семена с различным периодом покоя, экспериментально было показано, что у семян торицы такая дифференциация отсутствует. Можно было бы предположить, что они реагируют на свет, который начинает интенсивно поступать после прополки, но экспериментально было показано, что у торицы на свет обратная реакция – на свету ее семена не прорастают вовсе. В то же время экспериментально было показано, что семена торицы отрицательно реагируют на слабые концентрации вытяжек из надземных частей сорняков (в том числе и самой торицы), и именно такое приспособление позволяет семенам абсолютно точно распознавать, занято место или свободно (Крышень, 1993, 1996). Подтверждением того, что реакция семян на выделения (смывы) из надземных частей растений – тонкий механизм распознавания занято место или свободно, являются следующие, также экспериментальные, наблюдения: 1) вытяжка из подземных частей влияла на прорастание семян только в значительно больших концентрациях; 2) после промывания водой обработанных семян их энергия прорастания была даже выше, чем на контроле (смоделирована ситуация ручной прополки); 3) наиболее сильная реакция семян была на вытяжки

из надземных частей растений видов, близких по биологии, в том числе из надземной части растений самой торицы. Но уникальным кажется то, что 4) семена торицы полевой положительно (!) реагируют на слабые концентрации вытяжки из семян и проростков сосны обыкновенной, что может объяснить ее преимущественное прорастание по посевным строчкам и одновременно с сосной и елью. Такая реакция торицы при внешнем сходстве ее всходов со всходами хвойных, мешая проведению ручных прополок, в сочетании с быстрой вегетацией и способностью ее семян дозревать на сорванных растениях обеспечивает доминирование вида на полях лесных питомников.

Второй, абсолютно иной, способ существования в условиях периодически разрушаемого сообщества демонстрирует пырей ползучий. Вегетативная подвижность и чрезмерно высокая именно вегетативная продуктивность обеспечивают этому виду успех в конкурентной борьбе с другими сорняками (Крышень, 1990, 1993). Экспериментально было выявлено, что из 34-см отрезка корневища за год выросло 18 м (!). При этом отрезки корневища пырея, имеющие всего одну почку, в большинстве своем прекрасно прорастают. Аккуратная раскопка корневищ показала, что они не отклоняются от препятствия в виде корней других растений, а успешно прорастают сквозь них. Таким образом, в отличие от тонкого механизма саморегуляции у ценопопуляции торицы полевой в случае с пыреем наблюдается достаточно грубый механизм, основанный на конкурентной силе. Но, что удивительно, столь мощный конкурент, как пырей, все же проигрывает торице и другим видам борьбу за надземное пространство. Можно было бы решить, что ценопопуляция пырея в принципе не может иметь высокую густоту, но на полях питомников достаточно часто встречаются участки с проективным покрытием пырея более 40–50%. Учитывая все эти данные, как, если не социальными моментами, можно объяснить то, что мощный конкурент уступает пространство другим видам, которые слабее его по всем параметрам?

Описанные выше абсолютно разные по своей природе приспособления обеспечивают воспроизводство и стабильное существование ценопопуляций отдельных видов, но эти примеры не раскрывают механизмов поддержания высокопродуктивного состояния всего фитоценоза. Всего на питомниках Карелии произрастают более 70 видов сорных растений, но доминируют на различных участках не более 15. Экспериментально и с помощью математических методов было показано, что их взаимоотношения непостоянны и исход конкурентной борьбы этих видов зависит от конкретных условий произрастания (Крышень, 1993, 1995). Фактически сложилась растительная система, в которой преимущество получает вид, способный максимально продуктивно использовать условия среды. Веду-

шим фактором структуры растительного сообщества на питомниках является агротехнический (антропоический) вклад его в варьирование структуры сообщества – около 25%. Значим также почвенный фактор – около 20%: в типичных условиях доминирует пырей, более влажные почвы дают преимущество хвощу полевому, кислые – щавельку и т.п. (Крышень, 1993, 1994). Таким образом, складывается многовидовое полидоминантное сообщество, продуктивность которого обеспечивается достаточно широким набором видов, различающихся по экологии и биологии и покрывающих широкий спектр разнообразных факторов. Поскольку факторы меняются резко и непредсказуемо, набор потенциальных доминантов достаточно высок, а их приспособления к подобным условиям существования разнообразны (от тонких – реакция на химические выделения растений, до очень грубых – мощной вегетативной подвижности и жизнеспособности мелких вегетативных частей растений). Пожалуй, общим для большинства сорных видов полей питомника является способность быстро реагировать на изменение условий существования.

Питомники – это пример существования сообщества в экстремальных условиях, где следовало бы ожидать хаотичной смены видов, но за годы существования в условиях периодических деструкций сложился определенный набор видов и определенные взаимосвязи их друг с другом и со средой, обеспечивающие продуктивность сообщества и самовоспроизводство всех ценопопуляций. Деятельность человека всегда направлена на сокращение массы сорных растений в пользу культивируемых, но до появления высокоэффективных гербицидов широкого диапазона действия сообщество сорных растений перестраивалось и приспособлялось к хозяйственным мероприятиям. На мой взгляд, основным таким приспособлением является сосуществование совершенно разных по биологии трав, с совершенно разными приспособительными реакциями на внешние воздействия.

Другим принципиально отличающимся от питомника растительным сообществом является вырубка. Вырубка – это стадия восстановления лесного сообщества, продолжающаяся от момента рубки древостоя до смыкания крон древесных растений. Основное отличие заключается в том, что здесь нет периодических разрушений сообщества, а идет его восстановление – направленное изменение. На вырубках совершенно другой набор видов, и, несмотря на то, что некоторые из характерных обитателей питомника заносятся сюда и могут даже некоторое время иметь высокое обилие, они никогда не будут доминировать и присутствие их кратковременное. Даже пырей ползучий, имеющий принципиально такие же приспособления (вегетативную подвижность), как типичные доминанты вырубков вейники лесной и наземный, а также луговик извилистый, не мо-

жет с ними конкурировать за пространство вырубки. Пожалуй, только полевица тонкая и иван-чай типичны для вырубок и в то же время являются доминантами санитарных полос и краев полей питомников преимущественно с трехлетними посевами, то есть участков питомников, расположенных за пределами наиболее активной хозяйственной деятельности.

Восстановление лесной растительности на вырубках часто приводят как пример того или иного типа сукцессии. Так, А.П. Шенников (1964) относит его к эндоэкогенетическим сменам, то есть изменения структуры сообщества обусловлены изменениями местообитания, которые в свою очередь вызваны жизнедеятельностью сообщества. Как возможная указывается причина смены одного фитоценоза другим из-за изменения среды доминантами таким образом, что она становится неблагоприятной для них самих (Раменский, 1971). Такой вариант развития сообщества, когда ценопопуляция меняет среду в сторону неприемлемого для себя состояния, можно представить только в одном случае – при истощении местообитания, но на вырубках все происходит с точностью до наоборот – идет восстановление почвы, накапливается органика. Поэтому логичнее кажется другой механизм – изменение среды предыдущими видами таким образом, что она становится благоприятной или по крайней мере доступной для видов последующих стадий (модель способствования по: J. Connell и R. Slatyer, 1977), которые являются в свою очередь более сильными конкурентами. Такой вариант вполне логичен, например, в жарком климате, когда кустарничковая растительность предохраняет всходы древесных растений (наиболее уязвимая жизненная стадия) от перегрева и иссушения (Gomez-Aragicio et al., 2005). Однако на этапе формирования сомкнутых молодняков все виды, участвующие в формировании сообщества вейниковой вырубке, произрастают на ней или в непосредственной к ней близости в сходных условиях экотопа. Кроме того, доминанты, определяющие изменения структуры изучаемых сообществ, обладают широкой экологической амплитудой, и изменения условий произрастания, произведенные одним из видов, не могут быть решающими для внедрения в сообщество другого. То есть предложенный механизм изменения структуры сообщества не объясняет, как соседствующие виды с широкой, в значительной степени перекрывающейся экологической амплитудой сменяют друг друга в процессе развития сообщества на вырубке, тем более что происходит не вытеснение, а, скорее, взаимное дополнение видов, и к тому же изменения на различных вырубках или в разные периоды на одной и той же вырубке разнонаправлены. Б.М. Миркин с коллегами (2000) рассматривает сукцессию на вырубке как пример простой автогенной развивающейся по модели толерантности (все участвующие в формировании сообщества виды имеют равные возможности, но

остаются и постепенно занимают ведущее положение те, которые наиболее устойчивы к изменениям среды), то есть среда выступает неким фильтром. Эта модель на первый взгляд кажется адекватно описывающей динамику растительного сообщества на ранних стадиях восстановления растительности, и применение статистических методов даст именно такую картину (см., например: Jones, del Moral, 2005), но долговременные наблюдения на постоянных опытных участках показали, что и эта модель далека от реальности, о чем речь пойдет дальше. Есть еще модель торможения (виды тормозят развитие других до тех пор, пока сами не ослабнут), которая на первый взгляд также может быть применена для описания изменений, происходящих на вырубке, так как имеется достаточно четкий цикл развития доминирующих злаков. То, что все модели эндогенной сукцессии, предложенные J. Connell и R. Slatyer (1977), могут быть применены при описании процессов, происходящих на вырубке, неудивительно – они являются хорошей иллюстрацией попыток переноса закономерностей взаимодействия отдельных видов на все сообщество. Т.А. Работнов (1983) и В.И. Василевич (1983) сукцессию на вырубке приводят в качестве примера экзогенной сукцессии. Такой подход основан на том, что начало процессам положено мощным внешним воздействием и его последствия ощущаются достаточно длительное время. В.Н. Сукачев (1972), также рассматривая вырубку в качестве примера экзогенной сукцессии, отмечал, что здесь присутствует и сингенез, и эндогенез, и заключает, что все эти три процесса, «действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразят и усложняют сукцессию биогеоценозов» (с. 374).

Проиллюстрировать процессы развития сообщества на вырубках можно девятилетними наблюдениями за формированием растительного покрова на изначально очень контрастных постоянных пробных площадях (ППП), одна из которых заложена на месте сжигания порубочных остатков, где закономерно наблюдалось значительное участие иван-чая. Постепенно в сообщество на этой ППП внедрялись полевица тонкая и вейник лесной, последний к 9 году имел уже большее проективное покрытие, чем иван-чай. На вплотную примыкающей к этой ППП изначально сформировалось типичное для района исследования злаковое сообщество с доминированием полевицы и вейника, постепенно происходит заселение участка иван-чаем. На обеих площадках в течение 9 лет развитие шло таким образом, что происходило выравнивание долей преобладающих видов, в том числе и за счет проникновения и разрастания видов из соседних участков (напомню, что приведен пример наиболее контрастных изначально ППП, в других случаях выравнивание происходило еще быстрее). За это время коренным образом отличавшиеся по составу и строению ППП приобрели сходный облик (рис. 3).

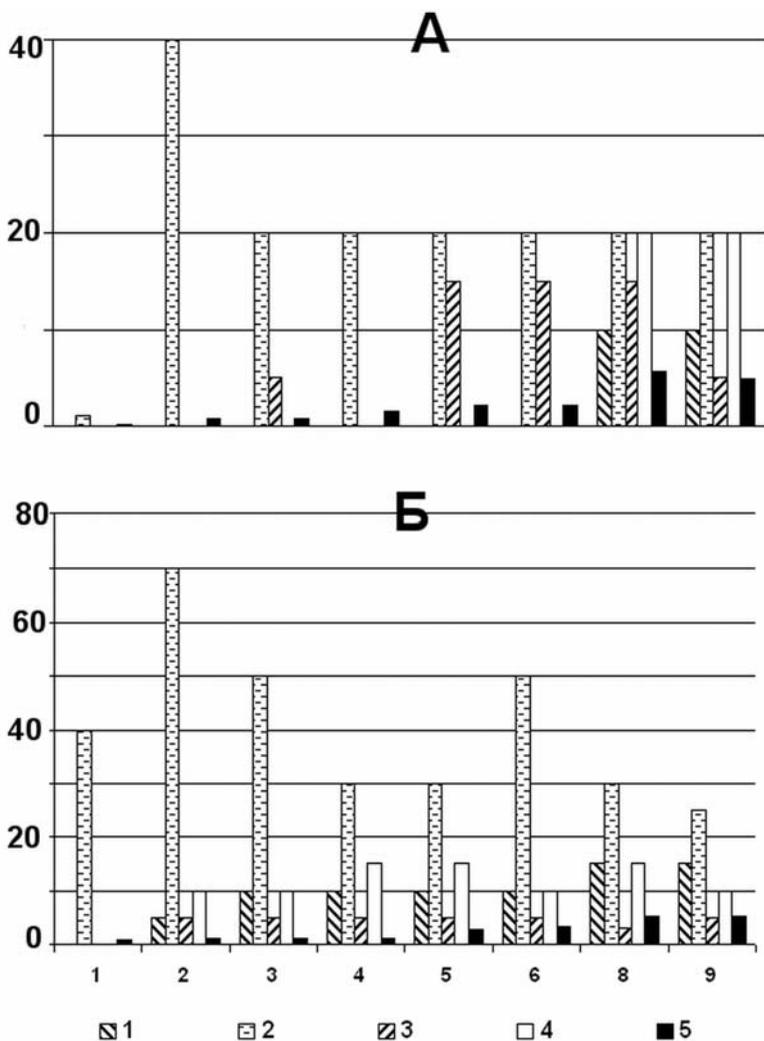


Рис. 3. Изменение проективного покрытия доминантов и групп видов на примыкающих вплотную друг к другу ППП:

А – ППП расположена на месте сжигания порубочных остатков; Б – растительный покров на ППП развивался без воздействия огня. По оси абсцисс – возраст вырубki, лет; по оси ординат проективное покрытие в %.

Виды: 1 – полевица тонкая; 2 – вейник лесной; 3 – иван-чай; 4 – древесные; 5 – другие

Приведенная иллюстрация процессов противоречит общепринятым теориям об абсолютном преобладании злаков на вырубке, а также некоторым гипотезам, выдвинутым нами в процессе исследований. Так, по результатам факторного анализа и некоторых других статистических исследований достоверным было конкурентное вытеснение злаков иван-чаем. И это как раз тот случай, когда наиболее часто встречающиеся случаи выдавались за закономерные. На самом деле независимо от первоначальных условий и соотношения видов на вырубках формируются сообщества, как правило, с 2–3 наиболее продуктивными в конкретных условиях доминирующими видами. С механистической точки зрения, представляющей фитоценоз как простую систему взаимодействующих объектов, подобные процессы не поддаются объяснению. Но если допустить, что в результате объединения и совместной жизнедеятельности растений происходит образование нового качества – сообщества (добавить социальный аспект), то целесообразность наличия нескольких высокопродуктивных с широкой экологической амплитудой доминантов становится очевидной (Раменский, 1971). Поскольку формирование и развитие сообщества проходит под одновременным влиянием множества факторов, именно такая его организация способствует максимальной реализации ресурсов изменяющейся среды, так как имеет более широкие пределы высокопродуктивного существования.

Еще один немаловажный результат исследований на вырубках хотелось бы отметить особо. Комплексное применение различных методов достаточно четко продемонстрировало усиление с возрастом роли внутреннего (ценотического, социального) фактора в развитии сообщества. Этот фактор становится ведущим с момента образования древесного яруса (Крышень, 2006).

В фитоценологической литературе достаточно широко распространено мнение о жестко (генетически) детерминированной конкурентоспособности видов (Кан Ихи, 1964; Gurevitch, Taub, 1996; Keddy et al., 2002 и др.). Наши исследования как на вырубках (Крышень, 2006), так и в питомниках (Крышень, 1993) показали, что результат взаимоотношений видов с относительно высоким обилием зависит от конкретных условий местообитания (Callaway, 1998; Hooper, 1998; Runk et al., 2004; Gaucherand et al., 2006 и др.). И действительно, если конкурентоспособность видов жестко детерминирована, то развитие сообщества неизбежно должно приводить к одновидовым или по крайней мере маловидовым сообществам с единственным доминантом. Но разве может быть устойчивым такое сообщество, если оно существует в изменчивых условиях? Как только внешние условия достигают критического для этого вида уровня, его обилие резко снижается, и вся система резко снижает по крайней мере на

какое-то время продуктивность. Поэтому гораздо надежнее с точки зрения продуктивности и устойчивости (развития) системы сосуществование нескольких высокопродуктивных видов, расширяющих экологическую амплитуду устойчивости сообщества и позволяющих более полно использовать ресурсы местообитания. Именно так устраивается фитоценотическая система на вырубках и в питомнике, отличие лишь в контрастности свойств доминирующих видов, что в свою очередь логично объясняется резкостью изменения условий среды. И если на питомниках изменения внешних условий столь часты и сильны, что задействуются разнообразные регуляторные механизмы сообщества, то на вырубках после катастрофического разрушения идет достаточно быстрая настройка системы под условия местообитания, а затем и его (местообитания) изменения в сторону повышения продуктивности. В первые годы видовой состав на отдельных участках вырубок из года в год меняется значительно (Крышень, 2006), иллюстрируя феномен «карусели» (van der Maarel, Sykes, 1997; Маслов, 2001; Otsus, Zobel, 2002 и др.). В это же время взаимоотношения доминантов растительного сообщества не постоянны, и исход борьбы за пространство, которое представляется как интегральный ресурс (Работнов, 1992; Schwinning S., Weiner J. 1998), зависит от конкретных условий. Но внешне хаотичные «движения» сообщества на различных участках вырубки достаточно быстро выравнивают ситуацию, формируя олигодоминантное сообщество из видов близкой экологии. На севере на вырубках сообщество формируется из нескольких доминирующих видов таежных кустарничков, в средней тайге доминируют злаки и иван-чай, в южной к ним присоединяются виды крупнотравья. M. Werger с соавторами (2002) продемонстрировал, как на ранних стадиях сукцессии формируются сообщества, способные максимально использовать свет, сочетая растения различной высоты и морфологии. Какое-то время в напочвенном покрове вырубок содоминируют древесные виды, затем они выходят из пространства травянистых растений и формируют древесный ярус, который начинает играть ведущую роль в ряду всех факторов, определяющих структуру травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. То есть формирование древесного яруса коренным образом меняет ситуацию, наступает следующий этап развития лесного сообщества. Меняются и механизмы устойчивости и развития сообщества. В таежной зоне движение к климаксу ведет к внешне упрощенному строению сообщества. Зрительный эффект упрощенности образуется за счет снижения видового разнообразия. В северных широтах при недостатке солнечной энергии система уже не может обеспечить свою устойчивость простым, но затратным способом – увеличением видового разнообразия (Одум, 1975). Здесь гораздо эффективнее обеспечить устойчивость эди-

фикаторных, наиболее продуктивных в конкретных условиях ценопопуляций. Внутренняя структура каждой ценопопуляции усложняется за счет возрастной дифференциации, а структура сообщества в целом – за счет мозаичности (Watt, 1947; Носова, 1987; Clark et al., 2003; Piovesan et al., 2005; Kembel, Dale, 2006; Larson, Franklin, 2006 и др.) и образования многочисленных устойчивых связей между организмами внутри биоценоза. Общеизвестным механизмом устойчивости климаксовых лесных сообществ является оконная динамика. Следует, однако, признать комплексность условий окон и множественность факторов, обеспечивающих воспроизводство главных древесных пород, а следовательно, и состав, и структуру напочвенного покрова (Ипатов, Кирикова, 1981; Георгиевский, 1995; Battles, Fahey, 1995; Kneeshaw, Bergeron, 1998; Vandenberghe et al., 2006 и др.), а соответственно и сложность, и многообразие вариантов такого механизма. Состав доминантов (наиболее продуктивных видов) так же, как и в случае питомников и вырубок, определяется богатством и влажностью почвы, только масштаб выделов другой – соразмерный доминантам.

Таким образом, рассмотрев структуру трех принципиально отличающихся по динамике типов растительных сообществ, мы обнаруживаем различные пути поддержания их устойчивости или развития, определяемые уровнем и частотой фитосоциальных стрессов². В питомниках и на рубках, несмотря на внешне хаотичное изменение в короткие промежутки времени, сообщество все же приходит к определенному состоянию, которое характеризуется доминированием нескольких наиболее продуктивных в данных условиях и на данном этапе развития видов. Во всех случаях различными методами было продемонстрировано отсутствие жестко детерминированного результата конкурентных взаимодействий доминирующих видов и разнообразие жизненных стратегий³ доминантов. В условиях нестабильной среды, когда внешние факторы доминируют в структуре системы, устойчивые конкурентные цепочки создавали бы жесткий, но «хрупкий каркас» сообщества. Любое внешнее воздействие, достаточно сильное, чтобы снизить численность и продуктивность одного доминанта, неминуемо должно привести к длительному

² Фитосоциальный стресс – состояние системы, характеризующееся многообразными и сложными взаимодействиями элементов растительного сообщества, направленными на уравнивание происходящих в нем процессов, – определение, аналогичное таковому в биологических и общественных науках. По Korner (2003), «стресс» – критический уровень лимитирующего фактора. Понятие заимствовано из технических наук, что, на мой взгляд, в фитоценологии нелогично.

³ Стратегия жизни – совокупность приспособлений, свойств, черт, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующем ценозе (Работнов, 1975).

кризису системы. Но если система состоит из видов, не исключających, а дополняющих друг друга, то изменение внешних условий приводит к тонкой и быстрой ее настройке путем изменения обилия доминантов – таким образом расширяются границы (временные и пространственные) высокопродуктивного состояния системы – растительного сообщества. При формировании древесного яруса внутренние факторы структуры сообщества начинают доминировать и включаются другие механизмы развития сообщества. В таежной зоне система стремится обеспечить свою устойчивость за счет устойчивости ценопопуляции древесного эдификатора, который в свою очередь определяет строение нижних ярусов. В основе устойчивости климаксовых лесных сообществ лежит внутривидовая изменчивость эдификатора и оконная динамика (пространственная и «временная» неоднородность).

Особо необходимо отметить, что нельзя исследовать структуру сообщества в отрыве от его положения в пространстве и во времени. Несмотря на наличие некоторых общих закономерностей в развитии сообществ, пространственно-временные координаты в значительной степени определяют видовой состав, а также масштаб и продолжительность изменений структуры.

Работы выполнялись при поддержке РФФИ (02-04-48467, 06-04-48599).

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.
- Георгиевский А.Г.* Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 4. С. 8–19.
- Джеффферс Д.* Введение в системный анализ: применение в экологии. М., 1981. 252 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология. СПб, 1997. 316 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39–45.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Классификация отношений между растениями в сообществах // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 92–100.
- Кан Ихси С.* Конкуренентоспособность растений, ее наследуемость и некоторые связанные с ней проблемы // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 309–331.
- Крышень А.М.* Сорные растения лесных питомников Карелии и борьба с ними. Петрозаводск, 1990. 46 с.
- Крышень А.М.* Сорная растительность лесных питомников Карелии (взаимоотношения сорных растений и их влияние на сеянцы *Pinus sylvestris* L.). Дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1993. 200 с.

Крышень А.М. Изучение структуры растительного покрова лесного питомника. Ч. 1. Влияние агротехники, почвенных и погодных условий // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1994. Вып. 2. С. 40–48.

Крышень А.М. Изучение структуры фитоценоза лесного питомника. Ч. 2. Использование дисперсионного и корреляционного анализа для изучения взаимоотношений сорных растений // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1995. Вып. 1. С. 97–99.

Крышень А.М. Фитоценологические особенности *Spergula arvensis* (Caryophyllaceae) // Ботан. журн. 1996. № 10. С. 45–52.

Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М., 2006. 264 с.

Марков М.В. Особенности взаимодействия активной и пассивной частей популяций у некоторых жизненных форм цветковых растений // Экология. 2001. № 5. С. 331–338.

Маслов А.А. Пространственно-временная динамика популяций растений: новый подход к изучению механизмов сукцессии // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методология, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск, 2001. С. 129–130.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М., 2000. 264 с.

Новосельцев В.И. Системный анализ: современные концепции (второе издание, исправленное и дополненное). Воронеж, 2003. 360 с.

Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 9. С. 1161–1174.

Норин Б.Н. Структурно-функциональная организация фитоценозов // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 526–536.

Носова Л.М. О горизонтальной структуре сосновых культур на дерново подзолистых почвах // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. М., 1987. С. 5–25.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Павлов В.Н., Ониченко О.И., Аксенова В.Г. и др. Роль конкуренции в организации альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа: экспериментальный подход // Журн. общей биологии. 1998. Т. 95. № 5. С. 453–476.

Пачоский И.К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921. 346 с.

Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, № 2. С. 5–17.

Работнов Т.А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, Вып. 4. С. 67–76.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Работнов Т.А. Является ли объем физической среды ресурсом для растения? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 81–82.

Работнов Т.А. Еловый лес как трехстадийная сукцессионная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 2. С. 53–60.

Работнов Т.А. Влияние одних растений на другие при совместном произрастании в фитоценозах // Журн. общей биологии. 1996. Т. 57, № 3. С. 376–380.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 334 с.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Л., 1972. Т. 1. 418 с.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Battles J.J., Fahey T. Spatial patterning in the canopy gap regime of a subalpine *Abies-Picea* forest in the northeastern United States // *J. of Vegetation Science*. 1995. Vol. 6. P. 807–814.

Callaway R.M. Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA // *Oikos*. 1998. Vol. 82. № 3. P. 561–573.

Clark D.F., Antos J.A., Bradfield G.E. Succession in sub-boreal forests of West-Central British Columbia // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 5. P. 721–732.

Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *American Naturalist*. 1977. Vol. 111. № 982. P. 1119–1144.

Crawley M.J., May R.M. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials // *J. of Theor. Biol.*, 1987. Vol. 125. № 4. P. 475–489.

Decocq G. Patterns of plant species and community diversity at different organization levels in a forested riparian landscape // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 1. P. 91–106.

Diaz-Villa M.D., Maranon T., Arroyo J., Garrido B. Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 5. P. 701–709.

Ewald J. A critique for phytosociology // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 2. P. 291–296.

Gaucherand S., Liancourt P., Lavorel S. Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 455–464.

Grime J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 2. P. 255–260.

Gurevitch J., Taub D. Competition and genetic background in a rapid-cycling cultivar of *Brassica rapa* (Brassicaceae) // *American Journal of Botany*. 1996. Vol. 83. № 7. P. 932–938.

Gymez-Aparicio L., Gymez J.M., Zamora R., Boettinger J. L. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems // *J. of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. P. 191–198.

Harper J. L. Population Biology of Plants. London; New York; San Francisco, 1977. 892 p.

Hooper D.U. The role of complementary and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // *Ecology*. 1998. P. 704–719.

Jones C.C., del Moral R. Effects of microsite conditions on seedling establishment on the foreland of Coleman Glacier, Washington // *J. of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. P. 293–300.

Keddy P., Nielsen K., Weiher E., Lawson R. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 1. P. 5–16.

Kembel S. W., Dale M. R. T. Within-stand spatial structure and relation of boreal canopy and understorey vegetation // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 6. P. 783–790.

Klotzli F. Projected and chaotic changes in forest and grassland plant communities. Preliminary notes and theses // *Ann. Bot.* 1995. Vol. 53. P. 225–231.

Kneeshaw D., Bergeron Y. Early response of *Abies balsamea* seedlings to artificially created openings // *J. of Vegetation Science*. 1998. Vol. 9. № 4. P. 543–550.

Korner C. Limitation and stress – always or never? // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 2. P. 141–143.

Larson J.A., Franklin F.J. Structural segregation and scales of spatial dependency in *Abies amabilis* forests // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 489–498.

Otsus M., Zobel M. Small-scale turnover in a calcareous grassland, its pattern and components // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 2. P. 199–206.

Piovesan G., Di Filippo A., Alessandrini A. et al. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines // *J. of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. № 1. P. 13–28.

Prach K., Pysek P. How do species dominating in succession differ from other? // *J. of Vegetation Science*. 1999. Vol. 10. № 3. P. 383–392.

Runk K. et al. Do different competitive abilities of three fern species explain their different regional abundances? // *J. of Vegetation Science*. 2004. Vol. 15. № 3. P. 351–356.

Schwinning S., Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // *Oecologia*. 1998. Vol. 113. № 4. P. 447–455.

Vandenbergh C., Frelechoux F., Gadallah F., Buttler A. Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 481–488.

Van der Maarel E., Sykes M.T. Rates of small-scale species mobility in alvar limestone grassland // *J. of Vegetation Science*. 1997. Vol. 8. P. 199–208.

Watt A.S. Pattern and process in the plant community // *The J. of Ecology*. 1947. Vol. 35. № 1. P. 1–22.

Wenger M.J. A., Hirose T., During H.J. et al. Light partitioning among species and species replacement in early successional grasslands // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 5. P. 615–626.