

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ПРОБЛЕМА СУКЦЕССИЙ И КЛИМАКСА

О.В. Смирнова\*, Н.А. Торопова\*\*

\*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва  
ovs@cepl.rssi.ru

\*\*Международный независимый эколого-политологический университет  
Каф. биоэкологии, Москва  
ov.smirnova@mtu-net.ru

До недавнего времени попытки сохранить исчезающие остатки природных сообществ, с одной стороны, и необходимость удовлетворять растущие потребности в ресурсах, с другой – рассматривались как альтернативные подходы в общении с природой. В настоящее время достаточно четко видна тенденция их сближения. В результате возникают представления о необходимости максимального использования природных закономерностей в воспроизводстве ресурсов, следствием чего может быть решение задач поддержания максимально возможного уровня биологического разнообразия (Colle, Landers, 1996; Everett, Lehmkuhl, 1996). Основой для создания новых подходов могут стать формирующиеся в настоящее время представления о популяционной организации растительного и биоценотического покрова в целом применительно к биомам разных типов.

Цель статьи – на основе анализа литературы показать возможности использования интегральных представлений популяционной биологии для разработки непротиворечивой концепции сукцессий и климакса.

### Интегральные представления популяционной биологии

Формирование представлений о структуре и динамике фитоценозов, а затем и биогеоценозов является приоритетным для отечественной науки (Морозов, 1930; Сукачев, 1945, 1955; Дылис, 1978). Одновременно с развитием фитоценологии в ее недрах появился раздел демографии растений, где была сформулирована задача исследования фитоценоза как системы взаимодействующих популяций (Работнов, 1950, 1964; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988). Отличительной особенностью отечественной демографии является сочетание глубокого исследования морфологии, биологии и экологии большинства компонентов фитоценозов с разработкой универсальных методов оценки онтогенетической и пространственной структуры популяций и с построением иерархий популяционных единиц (Gatzuk et al., 1980; Shorina, Smirnova, 1985; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994).

В популяционной литературе существуют разные подходы при формировании понятия элементарной единицы. Эколого-ландшафтный подход основан на неоднородности ландшафта и специфике экологических требований вида. В его рамках выделяют экологические, ценотические и ландшафтные популяции (Наумов, 1955; Корчагин, 1964; Работнов, 1964; Подгорный, 1988). Генетико-фенетический подход базируется на процессах переноса генетического материала и наличии изоляционных барьеров для обмена (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985). Исследователи выделяют панмиктическую, локальную и менделевскую популяции. Демографический подход исходит из представлений о процессах воспроизводства видового населения или формирования устойчивых потоков поколений (Смирнова и др., 1993; Смирнова, 1998). Этот подход весьма плодотворен для решения общих проблем фитоценологии и биогеоценологии.

Демографический подход сначала был предложен при изучении популяций животных (Жизнеспособность популяций, 1989), а затем – растений (Смирнова и др., 1993). В популяционной биологии растений обоснована возможность выделения элементарной популяции или элементарной демографической единицы. Она охарактеризована: 1) временем жизни одного поколения (длительностью онтогенеза особи); 2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений; 3) специфической (экологической по: Ю.Одум, 1975) плотностью (числом или массой особей в чистой заросли, приходящихся на единицу площади или объема); 4) специфическим размещением в пространстве: популяционный узор или популяционная мозаика (Whittaker, 1953; Whittaker, Lewin, 1977). Как показывает анализ литературы, эти показатели видоспецифичны и применимы к элементарным популяциям растений и животных, причем количественные значения названных свойств в обеих группах отличаются на порядки (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004). Это огромное разнообразие количественных значений перечисленных свойств приводит к тому, что элементарные популяции разных видов образуют континуальный, т.е. непрерывный в пространстве и времени живой покров.

Непрерывное условие устойчивого существования элементарных популяций – постоянные потоки поколений. На конкретных участках поверхности Земли эти потоки поколений разных видов, образующих трофическую структуру биогеоценоза, то более, то менее жестко организуются популяционной жизнью эдификаторов (автотрофов или гетеротрофов) и/или режимом экотопа. Если популяционная жизнь одного или нескольких видов-эдификаторов (растений и/или животных) определяет возможность существования

подчиненных видов разных трофических групп на конкретной территории, эту совокупность популяционных единиц можно рассматривать как элементарную единицу биогеоценотического покрова, т.е. биогеоценоз. Следовательно, популяционная жизнь эдификатора может быть основным системообразующим фактором в биогеоценозах. Если же эдификаторы отсутствуют, а популяционная жизнь остальных видов регулируется режимом экотопа, то их совокупность целесообразно рассматривать как экотопически обусловленную группировку. Несомненно, между этими вариантами организации популяционной жизни биоты существуют постепенные переходы, поэтому решение об их разграничении принимается на основе консенсуса (Миркин, Наумова, 1998).

В допопуляционный период развития фитоценологии (Braun-Blanquet, Ravillard, 1925; Сукачев, 1975) были разработаны представления о видах-эдификаторах (строителях сообществ) и ассектаторах (подчиненных видах). В экологии и популяционной биологии им соответствуют представления о видах *R*- или *K*-стратегий (Пианка, 1981); о видах *S*-стратегий или о виолентах (Раменский, 1925; Работнов, 1975; Grime, 1979; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989), а также широко распространяющееся в разных областях биологии представление о ключевых (key species) видах (Owen-Smith, 1987, 1989; The mosaic-cycle..., 1991).

Исследования взаимоотношений мощных средообразователей (эдификаторов, *K*- или *S*-стратегов, виолентов, ключевых видов) с подчиненными видами показали наличие между ними облигатных и/или факультативных связей. В процессе популяционной жизни мощные средообразователи создают биотически гетерогенную среду, необходимую для устойчивого существования подчиненных видов. Несомненно, что углубленные исследования средообразующей деятельности всех членов биоты экосистем позволят построить ряды видов по уменьшению интенсивности средообразующей деятельности в каждой трофической группе. Поэтому членение на более и менее мощных средообразователей в любом случае будет условным и должно быть специально обосновано, как и членение любого континуума (Миркин, Наумова, 1998). Однако даже на современном уровне знаний понятно, что представление о ключевых видах (как и представление об эдификаторах, сформированное в начале XX века) весьма результативно для выяснения механизмов формирования и развития экосистем. Подтверждением этому служат такие широко распространившиеся в экологии концепции, как «gap mosaic concept» и «mosaic cycle concept» (The ecology..., 1985; The mosaic-cycle concept..., 1991; Kuuluvainen, 1994; McCarthy, 2001), основанные на представлениях о средообразующей роли тех видов растений и животных, которые можно охарактеризовать как эдификаторы или ключевые виды.

На основе опыта исследований лесных сообществ (Смирнова, 1998, 2004; Восточноевропейские леса..., 2004) мы разработали следующую краткую характеристику ключевых видов.

1. К ключевым видам относятся виды разных трофических групп и разного систематического положения, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики и включают в циклы оборота поколений большую (по сравнению с другими видами того же трофического уровня) порцию энергии и вещества. В процессе жизнедеятельности эти виды производят наиболее значительные преобразования биотической и абиотической среды, ведущие к изменению гидрологического, температурного, светового режимов, микро-, мезорельефа, состава и строения почвенного покрова. Это определяет возможность совместного существования в одной экосистеме экологически и биологически разных видов и в конечном итоге – высокий уровень биоразнообразия и продуктивности.

2. Результат популяционной жизни ключевых видов – создание гетерогенной среды. На локальном уровне это определяет возможность совместного обитания элементарных популяций подчиненных видов, отличающихся по экологическим потребностям. На региональном уровне преобразование среды, производимое наиболее крупными ключевыми видами, по масштабам и характеру изменений сопоставимо с мезоклиматическими изменениями.

3. Ключевые виды, как правило, характеризуются большими диапазонами экологической толерантности и имеют обширные ареалы.

4. Средопреобразующий эффект ключевых видов в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик и в зависимости от этого проявляется на разных уровнях – от локального до регионального. Размеры и время существования популяционных мозаик разных видов-эдификаторов различаются на порядки.

5. По особенностям воздействия на среду ключевые виды можно объединить в небольшое число функциональных групп. В настоящее время описаны функциональные группы ключевых видов детритных и пастбищных экосистем водораздельных ландшафтов, а также экосистем пойменных ландшафтов (Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004).

Представление о ключевых видах позволяет рассматривать живой покров как множество условно выделяемых единиц – биоценозов, представляющих собой совокупность совмещенных разноразмерных популяционных мозаик разных видов, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средопреобразователей (ключевых видов). Континуальность биоценотического покрова связана с разноразмерностью популяционных мозаик, а его относительная дискретность, т.е. возможность выделить эле-

менты (биоценозов), обусловлена тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики средообразователей.

### **Формирование представлений о сукцессиях и климаксе с популяционных позиций**

Изложенные представления популяционной биологии позволяют по-новому трактовать такие понятия, как «сукцессии» и «климакс». Приступая к использованию этих понятий, необходимо решить, к какому именно объекту целесообразно их применять?

Учение о сукцессиях и климаксе возникло около 100 лет назад и было разработано применительно к растительным сообществам (Clements, 1936). Это вполне объяснимо, поскольку представление об экосистемах (Tansley, 1935) во времена Ф. Клемента только начало формироваться, а широкое распространение получило в середине XX века в связи со всеобщим признанием общей теории систем и большими успехами количественной экологии (Одум, 1975). И именно с середины XX века стало совершенно ясно, что с вещественно-энергетических позиций применение понятия «сукцессия» к отдельному компоненту экосистемы не имеет смысла, поскольку преобразование энергии протекает в пищевых цепях и образуемых ими пищевых сетях, которые составляют популяции видов, относящихся к разным трофическим уровням. В связи с этим познание механизмов сукцессий невозможно без согласованного изучения взаимоотношений популяций видов разных трофических уровней как с вещественно-энергетических, так и структурно-динамических позиций, поскольку вещественно-энергетические процессы реализуются в потоках поколений популяций видов, формирующих биоту экосистемы.

Осознание биоты экосистемы как структурно-динамического единства стало возможным только с позиций популяционной биологии (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Harper, 1977; The population structure..., 1985; Смирнова, и др., 1993; Смирнова, 1998; 2004; Восточноевропейские леса., 2004), когда весь живой покров Земли стали рассматривать как множество сосуществующих и взаимодействующих популяций. Одновременно стала очевидной нецелесообразность противопоставления понятий «экосистема» и «биогеоценоз», поскольку они с разных сторон характеризуют один и тот же объект. В настоящее время целесообразно использовать их как синонимы (что и делают многие авторы, определяя биогеоценоз как экосистему в рамках фитоценоза).

Следует обратить особое внимание на следующие моменты: популяционная концепция позволяет однозначно определить понятие «экосисте-

ма», предложить критерии отличия климаксовой и сукцессивных экосистем и определить минимальный размер пространства, в котором может устойчиво существовать климаксовая экосистема.

С позиций популяционной биологии можно следующим образом определить основные положения экосистемной концепции сукцессий и климакса.

1. *Экосистема (биогеоценоз)* есть множество популяций видов разных трофических групп (составляющих биоту экосистемы) в процессе взаимодействия между собой и преобразования абиотических компонентов среды в конкретном местообитании.

2. *Сукцессия* – процесс формирования (первичная сукцессия) или восстановления (вторичная сукцессия) потоков поколений в популяциях всех видов биоты экосистемы, направленный на достижение ими полной реализации потенций в конкретном местообитании.

3. *Климакс* – процесс поддержания устойчивых потоков поколений в популяциях всех видов биоты, экологические потребности которых полностью реализуются при достижении экосистемой динамически равновесного состояния в конкретном местообитании.

4. *Собственное время сукцессии* – это время от начала развития экосистемы до перехода ее в климаксовое состояние. Собственное время сукцессии можно определить лишь при условии ее беспрепятственного осуществления, т.е. при спонтанном развитии экосистемы. Такой тип развития экосистемы получил название *автогенной сукцессии*.

5. *Собственное пространство экосистемы (биогеоценоза)* формируется в ходе автогенной сукцессии и полностью проявляется в климаксовом состоянии. Собственное пространство экосистемы есть результат формирования и взаимодействия элементарных популяций ключевых и подчиненных видов, образующих экосистему в ходе автогенной сукцессии от начального состояния до достижения климаксового состояния.

6. *Движущая сила автогенной сукцессии* – средопреобразующая деятельность популяций ключевых видов, в результате которой формируется биотически обусловленная гетерогенная внутренняя среда, что приводит к постоянному увеличению экологической емкости экосистемы и, как следствие, к возрастанию экологического и таксономического разнообразия.

Далее приведены некоторые пояснения перечисленных положений.

Следует отметить, что до настоящего времени популяционный подход не получил должного распространения ни в синэкологии, ни в биогеоценологии. Проанализировав около 100 определений понятия «экосистема», мы ни в одном из них не обнаружили понятия «популяция». Следовательно, эти определения не ориентируют исследователей использовать понятия популяционной биологии для выяснения механизмов формирования

и развития биоты экосистемы. Тем самым они нарушают один из основных принципов системной парадигмы – принцип последовательности уровней организации. Из этого принципа следует, что для познания механизмов структурно-функциональной организации любой биосистемы необходимо исследование, по крайней мере, биосистем двух соседних уровней организации: той, которая входит в анализируемую биосистему как элемент, и той, для которой анализируемая биосистема является элементом. Отсутствие популяционного мышления не позволяет исследователям использовать один из наиболее четких признаков различия климаксовых и сукцессивных экосистем – наличие или отсутствие устойчивых потоков поколений в популяциях всех потенциальных членов биоты (в первую очередь ключевых видов).

Выявив на конкретной территории набор ключевых видов и размеры элементарной популяции наиболее мощного (мощных) их них, а также определив, что в состав экосистемы входят все ее потенциальные обитатели, можно рассчитать минимальный размер пространства, в котором способна устойчиво существовать климаксовая экосистема. Следует подчеркнуть, что даже условные реконструкции климаксовых лесных экосистем, проведенные на основе определения размеров элементарных популяционных единиц не только растений, но и животных (Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса., 2004), принципиально меняют представления о минимальных размерах таких экосистем, сформировавшихся ранее в рамках парадигмы организмизма.

С позиций популяционной биологии ключевых видов границы между климаксовыми системами можно условно провести на основе смены состава ключевых видов в пределах одной функциональной группы. Следовательно, все то пространство, которое занимает климаксовая экосистема с одним и тем же набором ключевых видов, и представляет ее *собственное пространство*. Эти два понятия: минимальное пространство выявления климаксовой экосистемы и собственное пространство климаксовой экосистемы принципиально важны для решения таких задач, как реконструкция восстановленного и потенциального биогеоценотического покрова той или иной территории (Смирнова, 2004). Понятие «экосистема» целесообразно сопровождать определением: климаксовая или сукцессивная, поскольку в начале формирования экосистемы все основные параметры (размеры, состав, структура, темпы развития) определяются в первую очередь средой, а в конце – биотой.

Анализируя представления о сукцессиях с популяционных позиций, следует отметить, что в современной литературе термин «сукцессия» используется для объяснения принципиально различных процессов развития систем:

1. Эндогенного развития, обусловленного формированием устойчивых потоков поколений в популяциях всех членов биоты после однократного, полного или частичного уничтожения экосистемы: *автогенная первичная или автогенная вторичная сукцессии*.

2. Экзогенно-эндогенного развития, обусловленного периодическим прерыванием потоков поколений (всех или части членов биоты) внешними воздействиями – *аллогенная сукцессия или аллогенное развитие*. Если внешние воздействия прекращаются, то развитие экосистемы становится эндогенным.

3. Экзогенного развития, обусловленного постоянным экзогенным воздействием на потоки поколений всех членов биоты. Этот тип развития свойствен системам, принципиально различным с позиций представлений о потенциалах и позициях. Первый тип развития – *дигрессии*, характерен для экосистем, у которых четко различаются потенциалы и позиции; при этом условия среды не препятствуют реализации потенциалов, если прекращаются внешние воздействия обычно антропогенного характера. Второй тип развития (в настоящее время он не имеет названия) характерен для систем, у которых эмергентные свойства практически не проявляются. Такие системы или постоянно находятся в экологически пессимальных условиях (полярные пустыни), или испытывают периодические воздействия, полностью определяющие состав и структуру биоты (прирусловые отмели с ежегодно перемываемым субстратом). В фитоценологии такие образования в отличие от фитоценозов (сообществ) называют экотопическими группировками, агрегациями или агломерациями, подчеркивая отсутствие или очень слабые взаимодействия между их обитателями (Корчагин, 1964).

Разграничение собственно экосистем и экотопически обусловленных группировок мы считаем целесообразным, поскольку к последним принципиально не приложимы представления о сукцессиях и климаксе.

В современном биогеоценологическом покрове, существенным образом преобразованном человеком, наибольшие площади занимают экосистемы, находящиеся в состоянии аллогенного развития и дигрессии. Однако для познания природных закономерностей динамических процессов и составления прогнозов развития экосистем в качестве эталонных целесообразно рассматривать в природе (или реконструировать) автогенные сукцессии и сравнивать с ними разнообразные варианты аллогенного развития и дигрессий.

### **Популяционная организация климаксных детритных экосистем (биогеоценозов)**

Обобщение материалов показывает, что в ненарушенных (доагрикультурных, климаксовых) лесах гетерогенность среды создается в результате



популяционной жизни растений, животных и грибов (Растительные животные..., 1986; Млекопитающие..., 1985; Broschart, Jonston, Naiman 1989; Jonston, Naiman, 1990; Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004).

Фитогенная мозаичность в доагрикультурных лесах – следствие популяционной жизни ключевых видов деревьев. В ненарушенных лесах популяционная жизнь древесных эдификаторов создает мозаику светового, водного и почвенного режимов (Watt, 1925; Falinski, 1978; Forest Succession..., 1981; Denslow, 1987; Коротков, 1991).

Эта мозаика является следствием процессов:

1) образования прорывов в пологе леса («окон» – в русской и «gaps» – в английской терминологии) вследствие старения и естественной смерти одного – нескольких рядом растущих деревьев;

2) образования ветровально-почвенных комплексов (ВПК – в русской литературе и «tree fall» – в английской) возникающих, когда смерть дерева сопровождается пертурбацией почвенного профиля и создается специфический «вывальный» микрорельеф, включающий бугры, западины, валеж (Скворцова и др., 1983).

Гетерогенность среды, созданной в результате потоков поколений в популяциях ключевых видов деревьев, обуславливает присутствие в ненарушенных лесах максимально возможного набора подчиненных видов растений, животных, грибов и представителей других царств.

Зоогенная мозаичность в доагрикультурных лесах – следствие популяционной жизни ключевых видов животных. В ненарушенных евразийских и североамериканских лесах – это три группы ключевых видов: крупные стадные копытные – фитофаги (зубры, туры, тарпаны, лесные бизоны и др.), листо- и хвоегрызущие насекомые и бобры.

Зоогенная мозаика в доагрикультурных лесах возникала:

1) из-за локального уничтожения крупными копытными подроста и молодых деревьев, кустарников, лесных трав, уплотнения и унавоживания почв и возникновения полян с лугово-опушечной и лугово-степной флорой;

2) из-за локального уничтожения листо- и хвоегрызущими насекомыми листьев и хвои в кронах взрослых деревьев, увеличения интенсивности солнечной радиации на поверхности почвы, повышения температуры воздуха и почвы на несколько градусов, обогащения почвы азотом и другими минеральными веществами из экскрементов, возрастания численности светолюбивых и нитрофильных видов трав;

3) из-за строительства бобрами на ручьях и мелких речках плотин и каналов, формирования прудов и низинных болот, увеличения видового разнообразия и численности сопутствующих видов растений и животных;

4) из-за избирательного уничтожения бобрами деревьев и кустарников по берегам водоемов и развития прирусловых луговых полей со светолюбивой флорой и фауной.

Постоянное присутствие в доагрикультурных лесных ландшафтах ключевых видов животных-фитофагов создавало хорошо выраженную гетерогенность среды: собственно лесные участки чередовались с зоогенными полянами и зоогенными водоемами. Все эти участки постоянно «перемещались» внутри лесного ландшафта. В результате очень широко были представлены экотонные сообщества, которые хранят максимальное видовое разнообразие.

Микогенная мозаичность в лесах – следствие популяционной жизни дереворазрушающих грибов (Стороженко, 1998, 2001; Восточноевропейские леса..., 2004). Они регулируют соотношение видов в древесной сингузии, избирательно повреждая разные виды или их группы. Так, в европейских таежных сообществах они регулируют смену хвойных видов деревьев лиственными видами вследствие образования локальных «окон усыхания» хвойных видов и стимуляции развития подростка лиственных деревьев и нитрофильных светолюбивых трав.

Помимо указанных групп ключевых видов, гетерогенность среды является следствием популяционной жизни практически всех членов сообществ. Однако для выяснения механизмов устойчивости лесных сообществ и их ландшафтных комплексов наибольшее значение имеют сопоставимые по размерам популяционные мозаики ключевых видов автотрофов и гетеротрофов. Наиболее близки по размерам и отчасти по средообразующему эффекту: 1) ветровально-почвенные комплексы, с одной стороны, и кротовины, порою кабанов, выбросы барсуков и пр. – с другой; 2) окна возобновления, окна, образованные листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами, разные элементы «бобрового ландшафта», стояночные зубровые поляны и пр.

Несомненно, фитогенные и зоогенные воздействия нетождественны. Специфические воздействия животных на почву: вытаптывание, унавоживание, уплотнение или разрыхление определяют иные изменения субстрата, чем при образовании ВПК и окон возобновления. Это приводит и к более существенному изменению видового состава растений, набора экологических групп и т.п. Так, деятельность зубров сопровождается появлением лугово-степных растений в местах их обитания, а деятельность бобров – появлением лугово-болотных видов. Кроме того, мозаики ключевых видов гетеротрофов значительно крупнее, чем мозаики фитотрофов. В связи с этим устойчивое существование всего комплекса сообществ лесных ландшафтов возможно только на площади, превышающей по размерам площадь элементарной популяционной единицы ключевого

вида с самыми крупными мозаиками. Для лесных ландшафтов умеренных широт, где самые крупные мозаики образуют виды зубрового комплекса, – это сотни кв. км и более. Только на таких площадях и возможно выявление (или реконструкция) климаксовых экосистем лесного пояса.

Полное истребление зубров и других мощных фитофагов (Кириков, 1960, 1979) привело к существенной потере гетерогенности лесных ландшафтов: крупные зоогенные поляны исчезли, стали преобладать теневыносливые виды, а светолюбивая флора и фауна были вытеснены из леса и занимают теперь антропогенно созданные сообщества (сенокосы, пастбища, поля и пр.). Сохранившиеся в лесах фитофаги (лоси, косули, олени, кабаны и пр.) в связи со значительно меньшими размерами и невыраженной стадностью не являются ключевыми видами. Они не образуют зоогенных полей, где могли бы устойчиво существовать комплексы светолюбивых трав. Для сохранения природного видового разнообразия доагрикультурных зоогенных полей необходима их имитация (выпас).

Фитогенная мозаичность также претерпела существенные изменения. В связи с рубками лесов полностью или частично исчезла природная мозаика окон в пологе леса и прекратилось образование «вывального» микрорельефа. Как следствие, изменились условия для приживания и развития подроста деревьев и многих трав. В результате во многих сообществах сократилось общее число лесных видов.

Активное природопользование, которое длится на территории Европейской России уже несколько тысячелетий, нарушило структуру доагрикультурных лесных экосистем. В первую очередь были уничтожены крупные стадные копытные и бобры. В результате климаксовые лесные экосистемы перестали существовать как таковые. Сама же возможность существования светолюбивых видов деревьев, а также всех светолюбивых видов растений иных жизненных форм и многих видов животных открытых местообитаний прямо (посадки) или косвенно (распашки, выжигания, рубки с нарушением почвенного покрова) стала зависеть от хозяйственной деятельности.

Вследствие различных антропогенных воздействий внутри территорий сплошного распространения разных видов растений, животных и грибов появляются крупные участки, где эти виды отсутствуют. Поскольку дальность разноса зачатков разных видов неодинакова и отличается на порядки, то в ходе восстановительных сукцессий (демутаций) могут формироваться экосистемы, имеющие низкий уровень видового разнообразия, поскольку они состоят из видов, зачатки которых достигли нарушенных ранее участков. Если эти экосистемы характеризуются полночленной онтогенетической структурой популяций видов деревьев, то их ранг – диаспорический субквизиклимакс. Таким образом, внешнее сходство состава и структуры растительного

сообщества субквизиклиматических экосистем имеет разные причины формирования. Все остальные современные экосистемы, в которых отсутствует устойчивый поток поколений в популяциях видов деревьев-эдификаторов или эдификаторы отсутствуют, представляют собой различные сукцессионные варианты (Смирнова, 2004).

### **Популяционная организация климаксных пастбищных экосистем (биогеоценозов)**

Многолетние исследования разных авторов позволяют сделать заключение, что в степях, прериях, пампасах и полупустынях, как экосистемах пастбищного типа, гетерогенность среды создается в первую очередь популяционными мозаиками животных-фитофагов (Абатуров, 1979, 1980, 1984; Млекопитающие..., 1985; Растительнаяядные животные..., 1986; The mosaic-cycle..., 1991).

Устойчивое существование огромного числа животных-фитофагов разных видов в этих сообществах связано с тем, что до 60–70% от суммарной наземной фитомассы сообществ может ежегодно потребляться животными без ущерба для устойчивого существования популяций растений как кормового ресурса. Перерабатывая основную часть фитомассы, они освобождают содержащиеся в ней элементы минерального питания, возвращая их в биологический круговорот. Одновременно пастбищное использование экосистем предотвращает образование большого количества ветоши и подстилки, не давая проявляться негативным последствиям их накопления.

Удивительная особенность степей, прерий, пампасов выдерживать огромный пресс пастбищной нагрузки определяется доминированием в них таких жизненных форм растений, как плотнодерновинные злаки (отчасти осоки и луки). Эти растения обладают двумя замечательными особенностями: 1) способностью листьев к отрастанию после скусывания (отавность); 2) огромным запасом почек возобновления, которые трогаются в рост как при поедании листьев, так и при повреждении дерновин животными. В связи с этим прямое трофическое воздействие животных-фитофагов на рост, развитие и продуктивность растительности не приводит к ее уничтожению, а приобретает средопреобразующее значение. Помимо прямого трофического воздействия огромный средопреобразующий эффект на степные и полупустынные экосистемы оказывает топическая деятельность животных. В семиаридных и аридных условиях степей и полупустынь значительная часть животных-фитофагов большую часть времени суток и значительную часть года проводит в норах, и строительство этих сооружений значительно увеличивает гетерогенность среды. Таким

образом, в отличие от лесных сообществ в степях и полупустынях зоогенная мозаичность является единственным ведущим механизмом устойчивого существования видового разнообразия.

В связи с малыми размерами степных трав, кустарничков и кустарников их средопреобразующий эффект проявляется в основном в пределах фитогенных полей их особой или небольших популяционных локусов, где находят благоприятные условия существования многие виды наземных, подстилочных и почвенных беспозвоночных, приводя к образованию самых мелких мозаик. От наличия более крупных скоплений растений зависит гетерогенность среды, создаваемой популяционными мозаиками, главным образом позвоночными животными. В ненарушенных евразийских степях и полупустынях и в североамериканских прериях – это мелкие роющие позвоночные (сурки, суслики, песчанки, гоферы, луговые собачки и др.) и крупные стадные копытные (лошади, куланы, сайгаки, бизоны и др.).

Зоогенная мозаика в доагрикультурных степях и полупустынях возникла:

1) из-за создания микро- и мезорельефа вследствие роющей деятельности мелких позвоночных, локального перемещения нижних почвенных горизонтов на дневную поверхность, увеличения физической и химической эрозии подстилающих пород, локального иссушения и засоления почв и возникновения ксерофитных и галофитных группировок растений;

2) из-за локального уничтожения растительного покрова крупными копытными и мелкими роющими животными, развития процессов эрозии, развеивания легких субстратов и возникновения участков, лишенных растительности;

3) из-за локального уплотнения и унавоживания почв на выбросах грунта из нор мелких роющих животных и возникновения нитрофильных и рудеральных группировок растений;

4) из-за локального перераспределения атмосферных осадков, увеличения увлажнения в микро- и мезозападинах, возникших на местах заброшенных нор, локального рассоления, увеличения содержания гумуса и образования группировок гликофитных и мезофитных видов.

Как в ненарушенных лесах вся толща почвы в течение столетий оказывается неоднократно переработанной в связи с образованием ВПК, так и в степях, полупустынях и прериях роющая деятельность животных приводит к постоянной педотурбации и, таким образом, выступает ведущим фактором почвообразования и гидрологического режима территории.

Микро- и мезомозаичность, создаваемые в пределах поселений одиночных и колониальных видов мелких позвоночных и колоний беспозвоночных (муравьи, мокрицы, термиты и пр.) приводят к устойчивому со-

вместному существованию микрогруппировок растений разной экологии и разных типов стратегии. В пределах одной колонии устойчиво существуют гало- и гликофитные, мезо- и ксерофитные виды, а также виды C-, ST-, R-стратегии. Именно на выбросах нор колониальных животных естественные местообитания имеют виды так называемой сорно-полевой флоры и фауны (Гиляров, 1951; Средообразующая деятельность..., 1970; Злотин, Ходашева, 1974).

Размеры и время активного воздействия зоогенных мозаик, создаваемых разными животными, существенно различаются, что определяет наличие одновременных и разномасштабных процессов смен, постоянно происходящих в спонтанно существующих сообществах. В связи с этим устойчивое существование степных биогеоценозов (экосистем) возможно только на площадях, превышающих по размерам площади элементарных популяционных единиц ключевых видов с самыми крупными мозаиками. Для степных ландшафтов Евразии, где самые крупные мозаики образуют крупные копытные, – это тысячи – десятки тысяч кв. км. Поскольку большинство существующих степных заповедников имеют значительно меньшие площади (Соколов и др., 1997), единственной возможностью сохранить существующее видовое разнообразие является имитация природной гетерогенности популяционных мозаик ключевых видов животных.

Таким образом, практически полное отсутствие ненарушенных степных и полупустынных территорий и необходимость одновременного и достаточно полного исследования популяционной жизни как животных, так и растений не дают возможности разработать для этих типов биогеоценотического покрова идеологию, аналогичную «новой лесной парадигме». Однако при сравнении даже фрагментарных исследований обнаруживается значительное сходство биогеоценологических процессов: постоянство потоков поколений в популяциях разных видов обеспечивается постоянством нарушений живого покрова и микролокальными сменами режимов экотопа.

### **Заключение**

Краткое изложение популяционной концепции показывает целесообразность популяционных подходов для анализа пространственно-функциональной организации фито- и биогеоценозов разного типа (детритных и пастбищных экосистем) и четкой дифференциации их климаксового и сукцессивного состояний. При таком подходе все биогеоценологические структуры можно рассматривать как результат функционирования и взаимодействия популяционных единиц. В этом случае поток энергии и круговорот вещества в биогеоценозе воплощаются в круговороте струк-

тур, создаваемых в результате популяционной жизни разных компонентов биоты.

Дальнейшее развитие этих представлений выдвигает на первый план задачу количественной оценки роли средообразующей деятельности ключевых видов (растений, животных и представителей других царств) в организации биогеоценозов и на этой основе разработку способов членения биогеоценологического покрова. Модельные реконструкции климатических биогеоценозов (экосистем) и фитоценозов как их подсистем, а также тщательный анализ популяционных механизмов сукцессий могут быть использованы для организации принципиально иных, чем в настоящее время, взаимоотношений с природой, направленных на максимальное сохранение ее потенциалов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б.Д.* Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М., 1979. 127 с.
- Абатуров Б.Д.* Особенности трофических взаимодействий типа фитофаги – растения в экосистемах пастбищ // Фитофаги в растительных сообществах. М., 1980. С. 31–42.
- Абатуров Б.Д.* Млекопитающие как компонент экосистем. М., 1984. 282 с.
- Александрова В.Д.* Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970. С. 5–31.
- Бибиков Д.И.* Сурки. М., 1989. 254 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества. М., 1989. Т. 1, 2. 667 с., 427 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- Гиляров М.С.* Роль степных грызунов в происхождении полевой энтомофауны и сорно-полевой растительности // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79, № 4. С. 69–71.
- Дылис Н.В.* Основы биоценологии. М., 1978. 172 с.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.
- Заугольнова Л.Б.* Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. Спб., 1994. 70 с.
- Злотин Р.И., Ходашева К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., 1974. 123 с.
- Кириков С.В.* Изменение животного мира в природных зонах СССР. М., 1960. 156 с.
- Кириков С.В.* Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X – начале XIX в. М., 1979. 181 с.

- Коротков В.Н.* Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. Вып. 8. С. 7–20.
- Корчагин А.А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника, Л., 1964. С. 39–131.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.
- Млекопитающие в наземных экосистемах. М., 1985. 289 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о типах насаждений М.; Л., 1930. 410 с.
- Наумов Н.П.* Видовое население, его структура и отношение со средой у животных // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1955. № 9. С. 25–37.
- Одум Ю.* Экология. М., 1975. 740 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М., 1981. 399 с.
- Подгорный Ю.К.* Методические рекомендации по выделению природных популяций в горных условиях. Ялта, 1988. 23 с.
- Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465–483.
- Работнов Т.А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 132–208.
- Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т.80. Вып. 2. С. 5–17.
- Раменский Л.Г.* Основные черты растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 37 с.
- Растительноядные животные в экосистемах суши. М., 1986. 189 с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Бассевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 187 с.
- Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.:Наука, 1987. 206 с.
- Смирнова О.В.* Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биол. 1998. Т. № 2. С. 25–39.
- Смирнова О.В.* Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–26.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В.* Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушино, 1990. 92 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.* Популяционная концепция в биогеоценологии // Журн. общ. биол. 1993. Т.54, № 3 С. 441–448.
- Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д.* Экология заповедных территорий России. М., 1997. 575 с.
- Средообразующая деятельность животных. М., 1970. 101 с.
- Стороженко В.Г.* Структура и пораженность древоразрушающими грибами разновозрастных ельников северной тайги // Лесоведение. 1998. № 1. С. 42–49
- Стороженко В.Г.* Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М., 2001. 156 с.



Сукачев В.Н. Биogeоценология и фитоценология // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47. № 6. с.23–29.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Основы лесной типологии и биogeоценологии. Л., 1972. Т. 1. 405 с.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л., 1975. Т.3. 543 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глозов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 277 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., 1977. 134 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фонетику популяции. Новый подход к изучению природных популяций. М., 1985. 159 с.

Braun-Blauquet J., Pavillard J. Vocabulaire de sociologie vegetale 2 ed. Montpellier. 1925 22 p.

Broschart M.R., Jonston C.A., Naiman R.J. Predicting beaver colony density in boreal landscape // J. Wildlife management. 1989. Vol.3. № 4. P. 929–934.

Clements F.E. Nature and structure of the climax // Journal of Ecology, 1936. Vol. 24 P. 254–282

Colle D.N., Landers P.B. Threats to wilderness ecosystems: impacts and research needs // Ecological applications. 1996. V.6. № 1. P. 168–184.

Denslow J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1987. Vol. 18. P. 431–451.

Everett R.L., Lehmkuhl J.F. An emphasis-use approach to conserving biodiversity // Wildlife Society Bulletin. 1996. V. 24. № 2. P.1–8.

Falinski J.B. Uprooted trees, their distribution and influence on primeval forest biotope // Vegetatio. 1978. Vol. 38, № 3. P. 175–183.

Forest Succession: Concept and Application. Berlin, N.Y., 1981. 517 p.

Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. Age states of plants various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. Vol. 68. P. 675–696.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N-Y., 1979. 222 p.

Harper J.L. Population biology of plants. L., N-Y., 1977. 892 p.

Jonston C.A., Naiman R.J. Aquatic patch creation in relation to beaver population trend // Ecology. 1990. Vol.71, № 4. P. 1617–1621.

Kuuluvainen T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // Ann. Zool. Fennici. 1994. Vol. 31. P. 35–51

McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forest // Environ. Rev., 2001. Vol. 9. P. 1–59

Owen-Smith N. Megafaunal extinctions: the conservation message from 11000 Years B.P. // Conserv. Biology. 1989. Vol. 3. № 4. P. 405–412.

Owen-Smith N. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores // Paleobiology. 1987. Vol. 13. P. 351–162.

*Shorina N.I., Smirnova O.V.* The population biology of ephemeroptera // The population structure of vegetation. Handbook of vegetation science. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. P.III. 225–240 p.

*Tansley A.G.* The use and abuse of vegetation concept and terms // Ecology 1935. Vol. 16. P. 284–307.

The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc. 1985. 472 p.

The mosaic-cycle concept of ecosystems. (Ed. By H.Remmert.) // Ecological studies. 1991. Vol. 85. 105 p.

The population structure of vegetation. Handbook of vegetation science. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. 3626 p.

*Watt A.S.* On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Pt 2, section 2, 3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs // J. Ecol. 1925. Vol. 13. P. 27–73.

*Whittaker R.H.* A consideration of climax theory: The climax as population patterns // Ecol. Monogr. 1953. Vol.23. P. 41–78.

*Whittaker R.H., Lewin A.S.* The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. 1977. Vol.12. № 2. P.117–139.