

УДК 581.524:55

## ОЦЕНКА И ПРОГНОЗ СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ЛЕСНЫХ ЦЕНОЗАХ НА ОСНОВЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ МЕТОДОВ

*О.В. Смирнова, М.В. Бобровский, Л.Г. Ханина*

Основатель популяционной биологии растений в России Тихон Александрович Работнов в программной статье 1950 г. высказал предположение о том, что выяснение механизмов устойчивого существования растительных сообществ и закономерностей их смен станет возможным в результате изучения популяционной жизни всех членов сообществ и особенностей взаимодействия их популяций. Большие успехи популяционной биологии растений позволили к настоящему времени реализовать предложения Т.А. Работнова (1950, 1978) и А.А. Уранова (1975) об использовании популяционных подходов для анализа структуры и динамики фитоценозов.

Основными эдификаторами сообществ лесной зоны являются деревья. В связи с этим было предложено для оценки сукцессионной динамики конкретных лесных сообществ и лесных территорий использовать демографические параметры популяций деревьев (Смирнова и др., 1990, 1991).

Цель данной статьи — обобщить собственные и литературные данные о демографической структуре популяций деревьев в лесных сообществах разной степени нарушенности и продемонстрировать возможности популяционно-демографических методов для оценки сукцессионного состояния и прогноза демулационных смен растительности на примере лесных сообществ Восточной Европы.

### Дискретное описание онтогенеза деревьев

Основой популяционно-демографических исследований является концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950) и получившая развитие в работах А.А. Уранова (1975) и его учеников (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; и др.). Необходимым условием определения демографического состава видовой популяции является знание биологии видов и в первую очередь наличие диагнозов их онтогенетических состояний. На настоящий момент по схеме Т.А. Работнова описан онтогенез более чем двадцати видов деревьев умеренной зоны (Диагнозы и ключи..., 1989; Мухомов, 1991; Smirnova et al., 1999). Ниже приведены краткие обобщенные диагнозы онтогенетических состояний деревьев по наземной части с указанием принадлежности особей каждого онтогенетического состояния к конкретному ярусу лесного сообщества. Учет положения особей древесного вида

в вертикальной структуре сообщества необходим, поскольку успешное осуществление онтогенеза дерева, переход особей из одного онтогенетического состояния в другое, зависит от их взаимоотношений с другими обитателями яруса. Использовано следующее деление на ярусы: А — ярус взрослых деревьев (в литературе по лесоводству соответствует ярусу древостоя), В — ярус взрослых кустарников (в лесоводственной литературе соответствует ярусу подлеска), С — ярус трав и кустарничков (Корчагин, 1964).

### Краткие диагнозы онтогенетических состояний

Проростки (pl) — неветвящиеся растения, сформировавшиеся из семени в год его прорастания, — имеют первичные корень и побег с семядолями, которые могут располагаться как над землей (у большинства видов), так и под землей (у дуба).

Ювенильные деревья (j) обычно уже не имеют семядолей, но обладают детскими (инфантильными) структурами. Первичный побег (стволик) неветвящийся; листья или хвоя ювенильной формы. Проростки и ювенильные особи входят в состав травяно-кустарничкового яруса и обычно характеризуются высокой теневыносливостью.

Имматурные деревья (im) занимают промежуточное положение между ювенильными и взрослыми растениями. Побеговая система состоит из ветвей 2—4(5)-го порядков, крона еще не сформирована; общее число ветвей невелико. Приросты стволика по длине и диаметру незначительно превышают приросты ветвей, в результате деревце имеет округлую или широкопирамидальную крону. Листья или иглы имеют взрослую структуру, за исключением деревьев со сложными листьями (ясень). Имматурные деревья 1-й подгруппы пребывают в ярусе С, имматурные деревья 2-й подгруппы выходят в ярус В, при этом у большинства видов деревьев резко увеличивается потребность в свете. Если в ярусе В освещенность оказывается ниже необходимой, особи задерживаются в развитии и отмирают полностью или переходят в квазисенильное состояние (Работнов, 1985), снова возвращаясь в ярус С.

Виргинильные деревья (v) имеют почти полностью сформированные черты взрослого дерева, но еще не приступили к семеношению. У них хоро-

шо развиты ствол и крона, а прирост в высоту максимальный за весь онтогенез. Величины годичного прироста ствола по длине значительно превышают таковые у крупных ветвей, что определяет удлиненную форму кроны с заостренной вершиной. Побеговая система состоит из ветвей 4—7(8)-го порядков. Ствол покрыт перидермой (корка обычно еще не начала развиваться). Виргинильные деревья 1-й подгруппы находятся в ярусе кустарников, виргинильные деревья 2-й подгруппы входят в древесный полог. В этом онтогенетическом состоянии у всех видов деревьев потребности в свете максимальные. Недостаток света за счет увеличения верхушечного или бокового затенения чаще всего приводит к отмиранию особей. По мере роста дерева в высоту происходит базипетальное отмирание затеняемых ветвей.

Молодые генеративные деревья ( $g_1$ ) имеют взрослый облик и впервые приступают к семеношению. Органы семеношения локализованы в верхней части кроны, семян мало. Рост ствола в высоту интенсивный, порядок ветвления достигает 7—9(10) и более. В нижней части ствола начинает формироваться корка.

Средневозрастные генеративные деревья ( $g_2$ ) имеют форму кроны от овальной или конусовидной с заостренной вершиной до округлой или тупо конусовидной. Порядок ветвления, размеры кроны и корневой системы максимальны. Одновременно с увеличением радиальных размеров кроны в нижней и средней ее части происходит центробежное отмирание ветвей 3-го и более порядков, интенсивность которого зависит от теневыносливости вида. Корка становится более грубой и покрывает значительную часть ствола. Генеративные побеги развиваются в верхней и в средней частях кроны. Число семян максимальное. Уменьшается прирост ствола в высоту, прекращается верхушечный рост некоторых крупных ветвей. У лиственных деревьев в это время начинает развиваться вторичная крона. Она состоит из побегов, которые формируются из спящих почек на стволе и/или скелетных ветвях. У темнохвойных (пихты и ели) этот процесс может начинаться уже в конце имматурного состояния, и в средневозрастном генеративном состоянии вторичная крона у этих видов сильно развита.

Старые генеративные деревья ( $g_3$ ) практически прекращают рост в высоту, а прирост ствола по диаметру заметно уменьшается. Размеры кроны сокращаются из-за отмирания части скелетных ветвей, обычно происходящего центростремительно и акропетально. Особенно четко это проявляется у лиственных деревьев и сосны, у темнохвойных видов (ели, пихты) отмирание менее заметно за счет хорошего развития вторичной кроны. В некоторых случаях вторичная крона может полностью заме-

нить первичную. Семена появляются нерегулярно, их число невелико.

Сенильные деревья (s) у большинства видов имеют только вторичную крону, листья или хвоя могут быть ювенильного типа. Верхняя часть кроны и ствола отмирает, у лиственных деревьев и сосны часто остается живой нижняя половина или треть ствола. Дерево не способно к образованию семян.

В связи с разными темпами развития особей, длительность их пребывания в каждом онтогенетическом состоянии колеблется в значительных пределах (Восточноевропейские широколиственные..., 1994). Подробный анализ онтогенеза деревьев показал, что в каждом онтогенетическом состоянии можно выделить растения разных уровней жизненности (Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Воронцова и др., 1986; Махатков, 1991). Наиболее часто при исследованиях онтогенеза деревьев выделяют три уровня жизненности: нормальная, пониженная и низкая жизненность. Понижение жизненности проявляется сначала в уменьшении мощности развития вегетативных и генеративных органов, а затем в задержке развития и нарушении корреляции проявлений различных признаков — высоты, диаметров ствола и кроны, наличия корки и др. (Smirnova et al., 1999).

Отметим, что в западной литературе для анализа состояния вида в сообществе обычно применяется анализ распределения особей по размерным параметрам (высота, диаметр) или абсолютному возрасту (Hytteborn et al., 1991; Bernadzki et al., 1998; Kuuluvainen et al., 1998). Представление онтогенеза в виде последовательности дискретных онтогенетических состояний, маркирующих биологический возраст особи, дает возможность сравнивать этапы онтогенеза видов, различных по биологическим свойствам: скорости роста, размерам, продолжительности жизни и др. Сведения об абсолютном возрасте растений разных онтогенетических групп и уровней жизненности представляют собой чрезвычайно ценную дополнительную информацию, позволяющую решать вопросы устойчивости и периодичности смены поколений.

#### Оценка состояния ценотической популяции

Представление о ценотической популяции, впервые предложенное Т.А. Работновым (1950), успешно развивается в отечественной геоботанике. Сам термин и его определение появились позже (Петровский, 1961; Корчагин, 1964). Ценотическая популяция выделяется в пределах одного растительного сообщества. Обычно используется базовая синтаксономическая единица — ассоциация (Ценопопуляции растений..., 1988).



Для анализа состояния ценопопуляций деревьев в каждом анализируемом сообществе желательно обследовать площадь не менее 0,25–2,0 га или несколько более мелких площадок (100–500 м<sup>2</sup>), составляющих в сумме такую же площадь. На этой площади для каждого дерева определяется онтогенетическое состояние и уровень жизненности. Определение этих параметров для растений ранних онтогенетических состояний (проростков, ювенильных и иматурных первой подгруппы) проводится, как правило, на небольших площадках (4–100 м<sup>2</sup>). Обычно площадь выявления демографического состояния популяций деревьев в производных лесах с четко выраженной ярусной структурой значительно меньше, чем в лесах с мозаично-ярусной структурой.

На основе полученных данных строят онтогенетические спектры — гистограммы распределения особей по онтогенетическим состояниям. Все множество реальных спектров может быть объединено в несколько вариантов, соответствующих тому или иному состоянию популяции (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000).

1. Инвазионное состояние — в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения. Инвазионные популяции находятся в стадии становления, и в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий — с другой, имеют более или менее вероятные перспективы превращения в нормальные.

2. Нормальное состояние — спектр полночленный (представлены все онтогенетические группы) или прерывистый (представлена большая часть онтогенетических групп). Нормальные популяции способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Для устойчивых популяций деревьев характерно преобладание особей прегенеративных состояний — левосторонний максимум. Положение максимальных точек для проростков, ювенильных и иматурных особей довольно динамично. Отсутствие отдельных онтогенетических групп прегенеративного периода в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе.

3. Регрессивное состояние — в спектре отсутствуют прегенеративные и молодые генеративные растения. Такие популяции формируются в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение (в спектре представлены только сенильные особи), либо условия в сообществе препятствуют развитию подроста (в этом случае в спектре могут быть представлены, кроме сенильных, старые и даже средневозрастные генеративные особи). В по-

следнем случае регрессия популяции является обратимой.

Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции деревьев могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагменты популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании особей при крайне низком уровне их численности и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно.

Диагностика состояния популяций, основанная на указанных признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития ценопопуляций, а также позволяет подойти к оценке сукцессионного состояния сообщества.

### Оценка сукцессионного статуса растительного сообщества и прогноз его развития

Развитие популяционного подхода к исследованию растительности, заложенного Т.А. Работновым, привело к представлению растительного (и биогеоценотического) покрова как сочетания популяционных мозаик множества видов, объединенных популяционными потоками средообразователей (эдификаторов). С этой точки зрения климакс характеризуется устойчивыми потоками поколений в популяциях всех потенциальных обитателей данной территории, а сукцессия может рассматриваться как нарушение или восстановление популяционных мозаик эдификаторов (Оценка и сохранение..., 2000). Скорость сукцессий во многом определяется темпами расселения эдификаторов и скоростью оборота их поколений.

Современный растительный покров лесной зоны Европейской России можно представить как огромную сукцессионную систему, подавляющее большинство процессов в которой инициировано хозяйственной деятельностью человека (Смирнова и др., 2001). Конечной стадией восстановительных сукцессий (демутаций) является формирование разновозрастного леса с выраженной мозаикой окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов (ВПК) — гар-мозаикой (Yamamoto, 1981; Hibbs, 1982; Коротков, 1991). В зависимости от полноты представленности видов региональной флоры такой лес может быть определен как климакс или диаспорический субклимакс.

Климаксным лесным сообществом будем называть разновозрастный лес с выраженной гар-мозаикой и с максимальной представленностью видов региональной флоры. Жизнь и смерть эдификаторов — деревьев приводит к формированию и поддержанию высокой внутриценотической гетерогенности. В первую очередь она достигается за счет асинхронного образования окон в полог леса

и ВПК. Такие особенности организации лесных сообществ определяют высокое видовое и большое экологическое разнообразие подчиненных видов (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000).

При ограниченных возможностях заноса зачатков видов региональной флоры демутация приводит к формированию диаспорического субклимакса. Так же как и климакс, диаспорический субклимакс способен к длительному спонтанному существованию, однако он не содержит в своем составе многих видов, способных по своим экологическим свойствам обитать на данной территории.

Следует отметить, что даже в климаксных лесах возможно устойчивое существование лишь ограниченного числа видов региональной флоры. Большая же часть автохтонных видов флоры может существовать только в открытых или полукрытых местообитаниях — лугах, светлых лесах и т.п. (Смирнова и др., 1997). В доагрикультурных ландшафтах такие местообитания создавались и поддерживались в первую очередь крупными фитофагами (Пучков, 1992; Смирнова, 1998). В современном живом покрове они существуют в основном за счет постоянных или периодических антропогенных воздействий. Антропогенные нарушения, инициирующие сукцессии, можно условно разделить на три группы по степени уничтожения существовавшей древесной растительности: 1) сильные — сплошные рубки с уничтожением подроста и нарушением почвенного покрова, верховые пожары, распашка; 2) средние — сплошные рубки без уничтожения подроста и нарушения почвенного покрова; 3) слабые — выборочные рубки, выпас, рекреация, низовые пожары. Именно антропогенные воздействия являются основным фактором существо-

вания всего комплекса сукцессионных мозаик современного живого покрова.

Положение древесного вида в сукцессионных мозаиках и его эдификаторные особенности определяются, с одной стороны, способностью успешно осваивать территории после нарушений различной силы и, с другой — возможностью устойчиво существовать в климаксном лесу. Для успешного расселения при больших площадях нарушений наиболее существенным свойством вида оказывается дальность диссеминации (Удра, 1988). Однако успешность устойчивого существования в одном фитоценозе серии поколений определяется в первую очередь теневыносливостью вида. Соотношение этих свойств у разных видов деревьев отражено на рис. 1. По сочетанию указанных свойств виды деревьев можно подразделить на две группы.

1. Группа раннесукцессионных видов (РСВ) включает виды, требовательные к свету, в том числе традиционные пионерные виды (сосна обыкновенная, березы, осина) и виды с чертами опушечников (дуб черешчатый, яблоня лесная, груша обыкновенная и др.).

2. Группа поздне-сукцессионных видов (ПСВ) включает теневыносливые широколиственные виды (ясень, клены, липа, вязы) и ель. Все широколиственные виды в этой группе характеризуются сравнительно небольшой дальностью диссеминации (в среднем 150 м, в максимуме до 300 м) и значительной теневыносливостью, позволяющей им устойчиво существовать в теневых лесах с развитой мозаикой окон возобновления. Ель отличается от других видов этой группы относительно большой дальностью распространения, что обеспечивает успешность ее инвазий при больших площадях нарушений.

Оценку сукцессионного состояния сообщества предложено проводить путем сравнительного анализа состояния популяций видов деревьев, входящих в состав фитоценоза (Смирнова и др., 1990, 1991). Для определения стадии сукцессии и ее направления наиболее существенным является соотношение состояний ценопопуляций ранне- и поздне-сукцессионных видов (таблица).

На ранних этапах сукцессий после сильных и средних нарушений чаще всего формируются сообщества с доминированием или значительным участием РСВ. При возможности инвазии ПСВ они с первых лет участвуют в составе ценоза, но по скорости роста отстают от РСВ, находясь в ярусе кустарников или втором подъярусе древостоя. Распад поколения РСВ обычно происходит сравнительно синхронно и может носить катастрофический характер.

Следующая стадия сукцессии — формирование сомкнутого леса из ПСВ с выраженной ярусной структурой, иногда расцениваемое как завершение

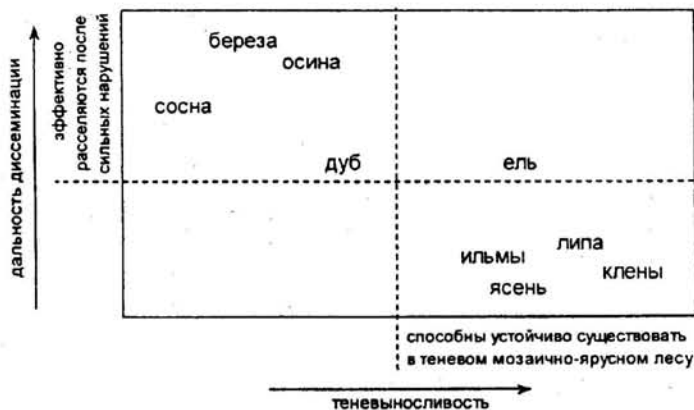


Рис. 1. Схема ранжирования по дальности диссеминации (по: Удра, 1988) и теневыносливости (по: Восточноевропейские широколиственные..., 1994) видов деревьев: береза — *Betula pendula* Roth., осина — *Populus tremula* L., сосна — *Pinus sylvestris* L., дуб — *Quercus robur* L., ель — *Picea abies* (L.) H. Karst., липа — *Tilia cordata* Mill., ильмы — *Ulmus glabra* Huds. и *U. laevis* Pall., ясень — *Fraxinus excelsior* L., клены — *Acer platanoides* L., *A. campestre* L.

Состояние растительных сообществ при различных состояниях популяций раннесукцессионных (РСВ) и позднесукцессионных (ПСВ) видов деревьев

Состояние популяций		Состояние растительных сообществ
РСВ	ПСВ	
—	Нормальные	Разновозрастный лес — климакс, субклимакс, поздний этап сукцессии
Нормальные	—	Разновозрастный лес — субклимакс, сформированный при периодически повторяющихся нарушениях или отсутствии заноса зачатков ПСВ
Инвазионные	—	Ранний этап сукцессии после сильного нарушения
Инвазионные	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
Регрессивные	Инвазионные	
Регрессивные	Нормальные	Средний этап сукцессии после сильного нарушения
—	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или слабого нарушения
Регрессивные	—	Задержка сукцессии при частых слабых нарушениях и/или регрессия к безлесной территории
—	Регрессивные	

сукцессии. В этот период происходит уменьшение видового разнообразия даже лесных, относительно теневыносливых видов. В зависимости от множества факторов (определяемых, в основном, характером предшествующих нарушений) распад первого поколения ПСВ может быть как асинхронным, так и носить массовый катастрофический характер. В первом случае начинает формироваться устойчивая мозаично-ярусная структура сообщества, во втором — время ее формирования задерживается. В дальнейшем формируется абсолютно разновозрастный полидоминантный лес с выраженной гармо-мозаикой. Для формирования климаксового лесного ценоза требуется время, сопоставимое с временем жизни двух-трех поколений ПСВ.

Часто наблюдаются отклонения от описанной динамики, основными причинами которых являются постоянные или частые экзогенные нарушения (например, пожары, выпас) и/или отсутствие возможности инвазии ПСВ. Возможность инвазии в сообщество как эдификаторов, так и подчиненных видов имеет определяющее значение для протекания сукцессии от ее начальных и до конечных стадий.

В некоторых случаях длительные предшествующие преобразования растительности и экотопа приводят к невозможности возобновления ПСВ даже при их доминировании в ценозе. Тогда вследствие регрессии происходит формирование пустошей или иных безлесных территорий.

Разделение различных вариантов разновозрастного леса, образованного ПСВ, на сукцессионные, субклимаксные и климаксные представляет наибольшую трудность и не может быть основано только на демографических исследованиях. Необходимо учитывать также развитие гар-мозаики и мозаики ВПК (разновозрастность, размеры этих мозаик и др.), эколого-ценотическую структуру напоч-

венного покрова, степень представленности потенциальной флоры, а также признаки сукцессионного состояния сообщества, отраженные в почвенном покрове. Для оценки последних возможно использование метода археологии экосистем, разработанного Е.В. Пономаренко с соавторами (Смирнова и др., 1990; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000).

**Анализ сукцессионного состояния растительного сообщества по геоботаническим данным**

В случае, когда возможность проведения полноценных демографических исследований ценопопуляций деревьев отсутствует, можно проводить экспресс-оценку их состояния в фитоценозе по типовым геоботаническим описаниям, в которых указано обилие видов в каждом из ярусов лесного сообщества. Устойчиво существующие в сообществе виды с нормальными популяциями присутствуют во всех ярусах. Виды, популяции которых являются регрессивными или инвазионными, присутствуют, соответственно, только в древостое или только в травяном или кустарниковом ярусах.

На рис. 2 проиллюстрирована возможность использования геоботанических данных для оценки состояния ценопопуляций древесных видов на примере сопоставления реальных данных геоботанических (рис. 2, А, В) и популяционно-демографических (рис. 2, Б, Г) исследований, представленных для двух сообществ заповедника "Калужские засеки". Показана доля участия древесных видов в сосняке неморальном — по ярусам А, В и С (рис. 2, А) и по соответствующим группам возрастных состояний (рис. 2, Б), а также доля участия древесных видов в широколиственном лесу — по ярусам (рис. 2, В) и по группам возрастных состояний (рис. 2, Г). Для сообщества определенного типа



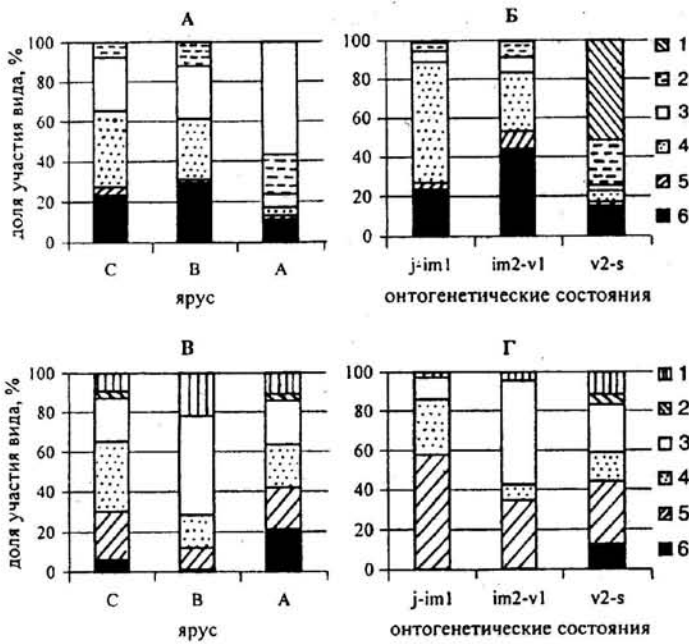


Рис. 2. Относительное участие видов деревьев по ярусам и онтогенетическим состояниям в заповеднике "Калужские засеки".

А, Б — в сосняке неморальном: 1 — *Pinus sylvestris*; 2 — *Betula pendula*; 3 — *Tilia cordata*; 4 — *Acer platanoides*; 5 — *Fraxinus excelsior*; 6 — *Quercus robur*.

В, Г — в широколиственном лесу: 1 — *Ulmus scabra*; 2 — *Populus tremula*; 3 — *Tilia cordata*; 4 — *Acer platanoides*; 5 — *Fraxinus excelsior*; 6 — *Quercus robur*.

оценивали среднее значение обилия вида (переведенное в число) в заданном ярусе на площадке. Можно отметить высокую степень соответствия результатов независимых геоботанических и демографических исследований (для данного примера коэффициенты корреляции равны 0,67–0,98 при  $p \leq 0,05$ ).

Количественное участие деревьев в первом ярусе (А) определяет современную структуру сообщества и отражает ранее существовавшие возможности самоподдержания популяций. Состав второго яруса (В) характеризует направленность перестройки современного первого яруса в ближайшем будущем вследствие замещения отмирающих старых деревьев более молодыми. Участие видов в третьем ярусе (С) отражает влияние современной структуры сообщества на выживаемость молодого поколения, а также возможности заноса и приживаемости зачатков. В широколиственных лесах в ярусе С обычно велика доля регулярно и обильно плодоносящих теневыносливых видов — кленов остролиственного и полевого, ясеня, ильма (Восточноевропейские широколиственные..., 1994).

#### Оценка сукцессионного состояния лесных территорий с использованием лесотаксационных данных

Оценка сукцессионного состояния лесных территорий складывается из обобщенных оценок со-

стояния древесных видов, оценок сукцессионного статуса отдельных фитоценозов и прогнозов их динамики.

Для получения обобщенной оценки состояния вида на исследуемой территории необходимо сопоставить результаты оценок состояния его ценопопуляций. Так, дуб черешчатый в широколиственном лесу заповедника "Калужские засеки" представлен только в ярусе А (регрессивная ценопопуляция) (рис. 2, В, Г), в то время как в неморальных сосняках он представлен в ярусах В и С (инвазионная ценопопуляция) (рис. 2, А, Б). В целом на территории заповедника состояние вида на настоящем этапе можно оценить как устойчивое.

Для прогноза сукцессионной динамики конкретных сообществ необходим учет пространственных параметров — площадей и взаимного расположения сообществ различного сукцессионного статуса, различного флористического состава. Учет этих параметров позволяет оценить возможности обмена зачатками между сообществами и рассчитать скорости сукцессий.

Для проведения оценки сукцессионного состояния растительного покрова обширных лесных территорий следует включать в анализ лесостроительные материалы, достоинством использования которых является полный охват территории, а недостатком — сравнительная неточность получаемых результатов. Для получения более точной характеристики территории необходимо сопряжение результатов детальных геоботанических и популяционных исследований с лесостроительными данными. Удобным инструментом для проведения анализа лесотаксационных материалов и сопряжения его результатов с результатами более детальных исследований являются геоинформационные системы (ГИС).

Оценка состояния популяций древесных видов на уровне выдела по лесостроительным данным осуществляется по той же схеме, что и оценка по геоботаническим данным — проводится сравнительный анализ участия древесных видов в древостое и подросте. Устойчиво существующие в сообществе виды с нормальными популяциями присутствуют как в древостое, так и в подросте. Виды, популяции которых являются регрессивными или инвазионными, присутствуют, соответственно, только в древостое или только в подросте. Заметим, что подобный анализ можно проводить при условии, что таксаторы учитывают подрост и в составе подроста отмечают участие всех видов, а не только целевых или коренных пород.

По лесостроительным материалам возможно проведение как количественного анализа соотношения площадей разного типа, так и анализа их пространственного расположения. Кроме того, при

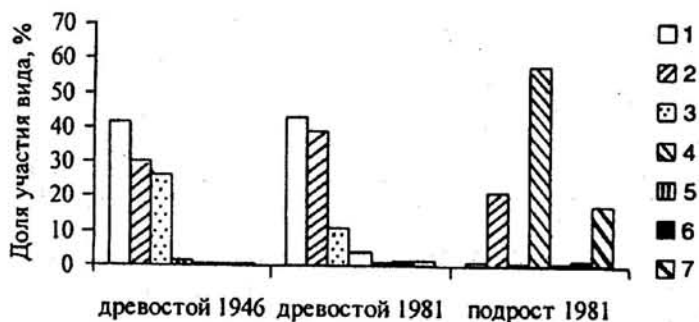


Рис. 3. Доля площадей выделов с доминированием различных видов в древостое и подросте Приокско-террасного заповедника по данным лесной таксации 1946 и 1981 гг.

1 — *Pinus sylvestris*; 2 — *Betula* sp.; 3 — *Populus tremula*; 4 — *Picea abies*; 5 — *Alnus glutinosa*; 6 — *Quercus robur*; 7 — *Tilia cordata*

сравнении лесотаксационных материалов разных лет можно получить историческую ретроспективу развития территории.

Так, на рис. 3 представлен результат количественного анализа динамики площадей выделов с доминированием различных видов в древостое и подросте Приокско-террасного заповедника. Анализ проведен по данным лесной таксации 1946 г. (на момент организации заповедника) и 1981 г. Динамика участия видов деревьев в растительном покрове иллюстрирует сукцессионные процессы, происходящие на территории заповедника и приводящие к смене в древостое РСВ (сосны, березы, осины) на ПСВ (липу мелколистную и ель). Картографическая иллюстрация результатов анализа сукцессионных процессов на территории заповедника приведена в книге (Оценка и сохранение..., 2000).

Результатом пространственного анализа может быть выделение крупных фитоценозов, характеризующихся общностью направления сукцессионной динамики. Объединение однотипных выделов в сукцессионно однородные фитоценозы возможно по доминированию в них выделов того или иного типа. В простейшем варианте выделы могут быть объединены в крупные фитоценозы трех типов: 1) ПСВ присутствуют в древостое и подросте; 2) ПСВ присутствуют только в составе подросте; 3) ПСВ отсутствуют. Пример выделения и анализа сукцессионно однородных фитоценозов приведен в гл. 5.5 в книге "Сукцессионные процессы в заповедниках" (1999). В зависимости от задач исследования возможна сколь угодно дробная классификация вы-

делов по участию в древостое и подросте видов или их групп.

Анализ пространственного размещения выделов и крупных фитоценозов с участием ПСВ в древостое и подросте имеет определяющее значение при составлении прогнозов развития лесных массивов. При этом выделы с участием в древостое ПСВ рассматриваются как источники зачатков для соседних выделов, находящихся в радиусе дальности диссеминации (к примеру, для широколиственных видов — в радиусе 150–300 м). Такие прогнозы для территорий национальных парков и лесхозов должны способствовать оптимальному размещению хозяйственных секций, планированию лесохозяйственных мероприятий для одновременного решения задач восстановления сообществ с участием позднесукцессионных видов деревьев и обеспечения оборота поколений раннесукцессионных видов.

### Заключение

Современное развитие популяционной биологии позволяет реализовать программные предложения Т.А. Работнова об анализе растительных сообществ как системы взаимодействующих ценопопуляций. Основанием для таких исследований лесных сообществ является описание онтогенезов деревьев, выполненное для большинства видов деревьев восточноевропейских лесов. В результате исследования структуры и динамики лесных ценозов сформированы представления об устойчивой структуре ценопопуляций деревьев и ее изменениях в ходе сукцессий. Разработанные подходы и методы исследования ценопопуляций деревьев позволяют осуществлять оценку состояния как конкретных ценозов, так и крупных лесных массивов, что является необходимой основой для организации популяционного мониторинга и составления прогнозов развития лесных территорий. В то же время детальные исследования лесных сообществ выявили необходимость разработки, кроме популяционно-демографических, дополнительных критериев оценки их сукцессионного состояния. Наиболее перспективным в этом отношении представляется развитие популяционно-демографических подходов к анализу сообществ в сочетании с исследованием гармономики, структуры и динамики почвенного и почвенного покрова.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (Грант № 01–04–49098) и ГПНТП "Биоразнообразие", Eu-intas-97-30255.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцова Л.И., Гатиук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М., 1987. С. 116–119.

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В.Смирновой. М., 1994. 364 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки

для студентов биологических специальностей. Ч. 1. М., 1989. 102 с.

Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7—20.

Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 5. Л., 1964. С. 39—131.

Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 6. С. 79—88.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. // Под ред. Л.Б. Заугольной. М., 2000. 196 с.

Петровский В.В. Синузиды как формы совместного существования растений // Бот. журн. 1961. Т. 96, № 11. С. 1615—1626.

Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестн. зоологии. 1992. № 1. С. 58—66.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978. 383 с.

Работнов Т.А. Экология луговых трав. М., 1985. 176 с.

Смирнова О.В. Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Усп. совр. биологии. 1998. Т. 118, № 2. С. 25—39.

Смирнова О.В., Возняк Р.Р., Евстигнеев О.И. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 68—79.

Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольная Л.Б., Ханнина Л.Г. Оценка потерь флористического разнообразия в лесной растительности (на примере заповедника "Калужские засеки") // Лесоведение. 1997. № 2. С. 27—42.

Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханнина Л.Г. Реконструкция истории биоценологического покрова Восточной Европы и проблема

поддержания биологического разнообразия // Успехи совр. биологии. 2001. Т. 121, № 2. С. 144—159.

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.

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошниковой. СПб., 1999. 549 с.

Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев, 1988. 197 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических ростовых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—33.

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

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajaczkowski J., Zybur H. Compositional dynamics of natural forests in the Bialowieza National Park, northeastern Poland // J. of Veg. Science. 1998. Vol. 9. P. 229—238.

Hibbs D.E. Gap dynamics in hemlock-hardwood forest // Canad. J. Forest Res. 1982. Vol. 12. P. 522—527.

Hyttborn H., Liu Q., Verwijst T. Natural disturbance and gap dynamics in a Swedish boreal spruce forest / Nakagoshi N., Golley F.B. (ed.) Coniferous forest ecology from an international perspective. Hague, 1991. P. 93—108.

Kuuluvainen T., Syrjanen K., Kalliola R. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe // J. of Veg. Science. 1998. Vol. 9, N 4. P. 563—574.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Заугольная Л.Б., Евстигнеев О.И., Попадюк Р.В., Романовский А.М. Ontogeny of tree // Бот. журн. 1999. N 12. С. 8—20.

Yamamoto S. Gap-phase dynamics in climax forests. A review // Biol. Sci. 1981. Vol. 33. P. 8—16.

Пушинский ун-т

Поступила в редакцию  
01.03.01

## ESTIMATION AND FORECAST OF SUCCESSION DYNAMICS IN FOREST PLANT COMMUNITIES BASED ON POPULATION ONTOGENETIC METHODS

O.V. Smirnova, M.V. Bobrovsky, L.G. Khanina

### Summary

Original and literary data on demographic structure of tree populations in disturbed and undisturbed forests are colligated. Capabilities of ontogenetic methods for estimation and prognosis of forest successions are shown on an example of forest communities of Eastern Europe.

The brief generalized diagnoses of ontogenetic stages of trees are presented with marking of forest layer where one can find individuals in correspond ontogenetic stages. Estimation algorithm of coenopopulation status is described on a base of ontogenetic analysis of a tree population. Estimation algorithm of succession status of a plant community is described on a base of compared analysis of status of tree species populations.

Definitions of climax and succession are presented on a base of concepts of population structure of live cover of the Earth. Uneven-aged forest with developed mosaics of gaps in canopy and tree falls is considered as a final stage of succession. This forest can be defined as climax or diasporic subclimax in depends on number of species from regional flora which occur there.



The groups of early and late succession tree species (ESS and LSS respectively) are defined according to species capabilities to settle in disturbed areas and according to species possibilities of sustained existence in climax forest. It is shown, how one can estimate succession status of a plant community by a compared estimation of ESS and LSS populations. It is marked that there is a problem of attributing of uneven-aged forest with LSS to climax, sub-climax or succession forest. Gap and tree-fall mosaics as well as structure of soil vegetation and soil cover are needed to be considered.

Estimation of succession stage of a forest plant community can be done not only on a base of ontogenetic data on tree populations, but also on a base of ordinary data on vegetation sample plots and forest inventory. A brief description of methods for such estimations are presented. It is marked that one have to account spatial parameters of a study area for prognosis of succession dynamics of plant communities. Area and neighbourhood of plant communities in different succession stage with different floristic composition are necessary to consider.