

УДК 582.47

*В.В. Маврицев, кандидат биологических наук,  
доцент кафедры общей биологии БГПУ*

## **СИНГЕНЕТИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВЫРУБКАХ ХВОЙНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ**

**В** настоящее время сингенез трактуется как процесс начального формирования растительности, протекающий вследствие размножения растений без существенного изменения ими условий местообитания [1]. Сингенез – это «процесс первоначального формирования растительного покрова, связанный со вселением (миграцией) растений на данную территорию, их отбором в процессе приспособления к ее условиям (эцезисом), затем и конкуренцией между ними из-за средств жизни» [2, цит. по: 1, с. 6]. Сходные взгляды на сущность сингенеза и у А.П. Шенникова: «Сингенетические смены происходят в результате размножения и расселения растений, вызывающих формирование (сингенез) другого фитоценоза на месте исходного» [3, с. 211].

В общем выражении сингенез является одной из разновидностей автогенных сукцессий, когда динамика растительности связана с двумя факторами: изменением плотности популяций и взаимодействием фитоценоза и местообитания. В настоящее время сингенез трактуется как процесс начального формирования растительности, протекающий вследствие размножения растений без существенного изменения ими условий местообитания.

Сукцессии, происходящие в результате антропогенного воздействия на фитоценоз, мы называем фитоценотически обусловленными. Это название не совсем точно, так как многие дигрессии, вызванные таким воздействием, фактически обусловлены изменением внутрифитоценотической экологической среды. Однако первопричиной их является не-

посредственное нарушение структуры лесного фитоценоза. Цепь изменений здесь такова: естественный фитоценоз → нарушение фитоценоза → изменение экофакторов → дигрессия фитоценоза. Нарушение структуры фитоценоза может быть частным (разреживание древостоя или подлеска, частичные прокосы, пастьба скота) и коренным (сплошная рубка древостоя). При частном нарушении фитоценоза смены эдификаторов в древесном ярусе не происходит. Возникают дигрессивные ассоциации того же типа леса или же производные типы леса той же формации. Дигрессивные ассоциации впоследствии могут восстанавливаться, демутировать к исходной структуре, и поэтому их правильнее называть дигрессивно-демутационными. В.Н. Сукачев отмечал, что при выборочной, постепенной и некоторых других системах рубок «изменения могут быть в такой степени невелики, что еще нельзя говорить о сукцессии лесных биогеоценозов» [4, с. 210]. Дигрессивно-демутационные ассоциации и представляют собой эти изменения, качественные ступеньки дигрессивного или демутиационного процесса в пределах типа леса. Это кратковременные производные ассоциации, соответствующие полнотным стадиям одного типа леса. Однако в некоторых случаях при устойчивости дигрессивных явлений правомерно говорить о возникновении иного, производного биогеоценоза (типа леса), хотя смены древесного яруса и не произошло.

Основными причинами формирования дигрессивно-демутационных ассоциаций являются разреживание древесного яруса рубками промежуточного пользования, изменение состава растительного покрова на лесосеках, а следовательно, и процесса восстановления лесного фитоценоза, низовые пожары, сенокосение и выпас скота в лесу. Все эти причины ведут к изменению экологических условий роста и развития подпологовой растительности, в особенности кустарничкового, травяного и мохового покрова, в результате чего получают распространение растения с иной фитоценотической устойчивостью, чем в ненарушенных фитоценозах. Поэтому дигрессивно-демутационные ассоциации не выражены в типах леса с невысокой естественной сомкнутостью древесного яруса (сосняки лишайниковые), а также в болотных сосновых, черноольховых и пушистоберезовых лесах, где определяющие экофакторы структуры фитоценоза (гидрологический режим, мощность сфагнового покрова) не претерпевают больших изменений вследствие нарушения древесного яруса.

J. Connell и R. Slatyer [5], обобщив теоретические разработки по автогенным сукцессиям, предложили три модели действия данных смен на основе определяющих их механизмов.

Модель стимулирования или стимуляции отражает положение, когда в ходе сукцессии ее динамические стадии связаны с постепенным улучшением условий среды. Данная модель применима для начальных стадий сукцессии.

Модель ингибирования обратна предыдущей модели, когда условия среды ухудшаются вследствие поселения растений, препятствующих дальнейшей инвазии видов следующей фазы. Продолжение сукцессии возможно лишь при нарушениях условий местообитания.

Модель толерантности сходна с моделью ингибирования, когда условия среды ухудшаются по мере смены фаз сукцессии, но этот процесс компенсируется не за счет экзогенных нарушений, а в результате поселения все более и более толерантных видов, больше приспособленных к дефициту ресурсов. Данная модель наиболее применима для описания сукцессионных процессов при восстановлении лесов. Она может быть использована также при реконструкции леса, когда создаются искусственные лесные сообщества, близкие к естественным.

Проявления сингенетических смен особенно хорошо выражены на первых стадиях сукцессий. Особенность сингенеза проявляется в сужении экологических ниш видов, причем на начальных этапах острота конкуренции между видами слаба, затем, достигая максимума, впоследствии снижается вследствие дифференциации ниш и формирования замкнутого сообщества.

Стадии дигрессивной динамики лесной растительности связаны с поэтапным разукрупнением ее эколого-ценотической и биоморфологической структуры, а также с вычленением определенных эколого-биоморфологических групп из состава деградирующих экосистем. При этом в дигрессивной динамике как бы происходит зеркальное отражение последовательности стадий лесообразовательного процесса с вычленением (а не нарастанием) отдельных ярусов. Промежуточные стадии дигрессивных изменений также характеризуются одновременным присутствием антагонистических флористических свит, обладающих различными адаптивными стратегиями в различных критических ситуациях, что определяет феномен эколого-флористической гетерогенности как меру экологической

напряженности сообществ в условиях критического состояния. Единично встречающиеся нелесные виды служат первыми предвестниками надвигающегося распада, паритет сивантов и асильвантов свидетельствует о формировании полулесного амфиценоза, господство азональных нелесных ценоэлементов свидетельствует о выраженном кризисе лесной экосистемы.

Синдинамические процессы при антропогенных сукцессиях хвойных фитоценозов изучались на постоянных пробных площадях (ПП), заложенных в двух геоботанических подзонах Республики Беларусь: широколиственно-еловых лесов и елово-грабовых дубрав. Всего было заложено 52 пробные площади в Глубокском, Россонском, Полоцком лесхозах Витебской области (подзона широколиственно-еловых лесов), Логойском и Осиповичском лесхозах Минской области (подзона елово-грабовых дубрав).

ПП закладывались на вырубках сосновых насаждений, которым предшествовали коренные типы леса – сосняки лишайниковые, вересково-мшистые, мшистые, вересково-брусничные, бруснично-мшистые и чернично-мшистые. Возраст исследованных вырубок составлял от 1 до 17 лет.

В инициальной стадии вторичных сукцессий, возникающих в результате сплошного нарушения ранее существовавшей растительности, что сопровождается массовым отмиранием растений и их последующим разложением, и минерализации, происходит резкое улучшение обеспечения растений элементами минерального питания. Создаются благоприятные условия для нитрификации (обилие аммония, снижение кислотности почвы). Фиксация азота в наибольших количествах происходит на ранних стадиях вторичных сукцессий, особенно если в фитоценозах принимают участие растения, симбиотически связанные с дiazотрофными организмами (виды ольхи, бобовые и др.). Имеют значение и причины, вызвавшие вторичную сукцессию. Особенно благоприятные условия для фиксации атмосферного азота создаются на ранних стадиях сукцессий, возникших после уничтожения растительности огнем, что связано с обогащением почвы зольными элементами, в частности фосфором, снижением ее кислотности.

В связи с изменением фитолимата возрастает затенение припочвенного горизонта, изменяется тепловой режим и влажность воздуха. Обычно возрастает объем среды, занятой надземными органами растений, и изменяется распределение энергии, поступающей с солнечной радиацией по вертикали. В

несомкнутых фитоценозах ранних стадий обмен энергии солнечной радиации происходит в сравнительно небольшом объеме надпочвенной среды, солнечная радиация достигает почвы в неизменном или слабоизменном состоянии. В сомкнутых сообществах более поздних стадий сукцессий обмен энергией солнечной радиации происходит в пределах большего объема среды, особенно в верхних горизонтах, насыщенных листовой поверхностью. Суточные колебания температуры воздуха в фитоценозах более продвинутых стадий сукцессии снижаются. К поверхности почвы проникает все меньшее количество солнечной радиации. Изменение в ходе сукцессий фитолимата, особенно нарастание затенения, является существенной причиной смены одних видов другими. Это относится не только к растениям нижних ярусов, но и к видам, образующим верхний ярус, в том числе и к деревьям, поскольку их всходы и молодые растения испытывают все большее затенение.

В ходе сукцессий изменяется число видов растений, входящих в состав сменяющих друг друга фитоценозов. Точное число их установить трудно, так как некоторые виды в определенных стадиях сукцессии представлены лишь особями, находящимися в покое состоянии (семена, подземные органы). От одной стадии сукцессии к другой происходит исчезновение некоторых видов или переход их особей в состояние покоя и наряду с этим внедрение новых видов.

От ранних к поздним стадиям снижается «репродуктивное усиление» видов, то есть отношение массы семян к общей массе надземных органов растений. Растения с более тяжелыми семенами приурочены к более поздним стадиям. В травяных фитоценозах в ходе сукцессий возрастает отношение подземных органов к надземным.

В ходе сукцессий изменяется репродуктивная стратегия видов. При характеристике лесных сукцессий часто отмечается увеличение значения вегетативного размножения для растений нижних ярусов на более поздних стадиях. Способность трав и кустарничков размножаться вегетативным путем действительно хорошо выражена в климаксовых лесах, однако и ряду видов, преобладающих на ранних стадиях зарастания вырубок и гарей (*Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios*, *Filipendula ulmaria* и др.), свойственна эта способность. Правильнее поэтому говорить о снижении в ходе лесных сукцессий значимости генеративного размножения у растений нижних ярусов. В то же время для сукцессий в травяных ценозах наибольшая выражен-

ность вегетативного размножения приурочена к ранним стадиям восстановления.

Растения ранних стадий лесных сукцессий приспособлены к высокой интенсивности освещения, в ходе сукцессии возрастает приспособленность к ослабленному освещению – теневыносливость. Прорастание семян ранне-сукцессионных растений надземное, семена быстро зеленеют, фотосинтезируют, фотосинтезирующая поверхность быстро возрастает. Крупные семена лесных растений поздних стадий прорастают подземно. Всходы раннесукцессионных видов обладают способностью к фотосинтезу в широких пределах температур. Световое насыщение у растений ранних стадий происходит при более высокой интенсивности света, а у растений поздних стадий – при менее интенсивном освещении.

Установлено, что в ходе сукцессий возрастает дифференциация экологических ниш растений, уменьшается их перекрытие, и как следствие этого, снижается интенсивность конкуренции за ресурсы. Возрастает дифференциация в использовании видами растений вегетационного сезона, обуславливающая снижение конкуренции не только за ресурсы, но и за опылителей. В целом в процессе сукцессий возрастает выраженность экологического дополнения видов, входящих в состав фитоценозов.

Известно, что тип вырубки в большей мере связан с исходным типом леса. Основным показателем типа вырубки является живой напочвенный покров. Его состав и происходящие в нем изменения в значительной степени определяют способ создания лесных культур. Антропогенная динамика лесной растительности связана с формированием растительных сообществ вырубок, на которых резко изменяется биологическая продуктивность живого напочвенного покрова. При этом существенное значение имеет тип лесорастительных условий.

Для условий северной части Беларуси после сплошной рубки чернично-мшистых типов леса формируются вейниковые, молиниевые-вейниковые, кипрейно-вейниковые и овсянково-вейниковые типы вырубок.

Вейниковые вырубки – самый распространенный тип вырубок и характерный для вырубок сосняков чернично-мшистых.

При формировании на вырубках живого напочвенного покрова одними из первых заселяются вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), Молиния голубая (*Molinia caerulea*), овсяница овечья (*Festuca ovina*) и иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium*). Это основные конкуренты культур хвойных пород за свет и влагу на ранних стадиях развития.

Образуя мощную дернину, злаки не дают возможности прорастания семян при естественном возобновлении хвойных пород.

Проведенные исследования показали, что *Calamagrostis epigeios* отмечен на 95 % пробных площадок вырубки. Первые пять лет после рубки леса он доминирует. Начиная с пятого года, этот вид постепенно вытесняется.

Максимальное увеличение высоты травостоя *Calamagrostis epigeios* наблюдается на второй и третий год. В течение первого года роста средняя высота побегов была не более 5 см. В начале второго и третьего года она изменилась от 5–8 см в начале сезона вегетации до 25–35 см в конце. На четвертый и пятый год – от 10 см в мае до 45–50 см в сентябре.

Вторым показателем, характеризующим степень развития *Calamagrostis epigeios*, является проективное покрытие вида. Проективное покрытие в первый год после рубки леса было около 1 %, на второй год увеличилось до 5–9 %, к концу пятого года – более 40 %. При анализе массы надземной части растения установлено, что уже в течение второго года после рубки происходит увеличение массы в 5–6 раз. В течение последующих лет вегетации масса надземной части растения повышается в 3 раза. До пяти лет активность накопления биомассы в течение сезона вегетации росла от 5 г абсолютно сухого веса на 1 м<sup>2</sup> в первый год и до 150 г на пятый год.

Масса корневищ (92 г) к пятому году после начала развития растения превышает массу его надземной части (65 г). *Festuca ovina* на пробных площадках наиболее обильна в местах с нарушенным почвенным покровом. В течение первого года число растений на площадке незначительно (в среднем 0,3 шт.). На протяжении второго и третьего года количество растений увеличивается до 2 шт. Средняя высота побегов в первый год была 1 см, по мере разрастания растений к пятому году достигла 10 см. Большие темпы роста по высоте наблюдались в течение второго (4,8 см) и третьего (8 см) года. Проективное покрытие в первый год составляло около 1 %, к концу пятого года – более 30 %. Максимальное проективное покрытие вида отмечалось на второй (24,8 %) и третий (25 %) год. Масса надземной части растений первого (около 1 г) и второго (до 3 г) года вегетации невелика, на протяжении третьего (4–13,5) и четвертого (7–23) года наблюдения существенно повышается. Масса корневищ к пятому году после начала развития растения превышает массу его надземной части в 2 раза. Наблюдается быстрое увеличение темпов роста растения с возрастом.

*Chamerion angustifolium* отличается более высокой конкурентной способностью, чем злаки. Среднее число растений на пробных площадках в течение первого и второго года было 0,1–0,5, на третий – около 2 шт.

Наибольшее число растений на пробе отмечено на четвертый и пятый год, и насчитывает в среднем до 13 шт. При возрасте рубки до пяти лет иван-чай узколистный развивался очень активно. До появления затенения со стороны древесных видов растений этот вид доминирует. Проективное покрытие иван-чая узколистного в первый год в начале вегетации составляло 0,5 %, к концу периода вегетации – 10 %. На второй год проективное покрытие вида в конце вегетации достигало 20–23 %, в последующие три года – 25–30 %. Масса надземной части растения незначительно увеличивается в первый (около 1 г) и второй (2 г) год. В течение последующих лет вегетации эта масса существенно повышается. При средней биомассе надземной части растения в три года 13–14 г, к пятому году она составляет в среднем около 90 г. Повышение массы подземной части растения с возрастом происходит быстрее, чем у надземной части.

Так, в течение первого и второго года развития масса корней была 1–2 г на 1 м<sup>2</sup>, к концу третьего года – 5 г, четвертого года – 23 г и в конце пятого года масса составляла более 70 г.

После ликвидации древесного яруса условия освещения и увлажнения на вырубках улучшаются, резко увеличивается обеспечение питательными веществами за счет снижения общего уровня конкуренции и минерализации остатков вырубленных деревьев. В почве после рубки начинается интенсивный процесс минерализации органического азота в основном ферментативного характера. Все это способствует развитию высоко-травных растений (злаков и осок) и деграда-

ции представителей травяно-кустарничкового и мохового ярусов леса.

В дальнейшем последствия устранения яруса деревьев постепенно исчезают, и в ходе восстановительной сукцессии через ряд динамических фаз восстанавливается прежний коренной тип леса. Однако только спустя 30–35 лет на месте сплошной рубки формируется лесное сообщество с четко выраженной горизонтальной структурой, где древесный ярус полностью сформирован как эдификатор, а травяной покров, как правило, очень мозаичен. К этому же времени относится восстановление дифференциации почв по генетическим горизонтам, характерным для лесных ценозов [6].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Курочкина, Л.Я. Развитие идей В.Н. Сукачева о сингенезе / Л.Я. Курочкина, В.В. Вухрер // Вопросы динамики биогеоценозов. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева IV. – 1987. – С. 5–27.
2. Сукачев, В.Н. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове / В.Н. Сукачев // Растительность СССР. – М.; Л.: Наука, 1938. – С. 243–256.
3. Шенников, А.П. Введение в геоботанику / А.П. Шенников. – Л.: ЛГУ, 1964. – 448 с.
4. Сукачев, В.Н. Избранные труды / В.Н. Сукачев. – Л.: Наука, 1972. – Т. 1. – 418 с.
5. Connell, J. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization / J. Connell, R. Slatyer // Amer. Natur. 1977. – Vol. 111, № 982. – P. 548–561.
6. Холопова, Л.Б. Сукцессионные смены растительности и динамика почв после сплошных рубок в широколиственно-еловых лесах / Л.Б. Холопова // Докл. II Съезда общества почвоведов. – СПб., 1996. – С. 186.

#### SUMMARY

*The results of studies of early plant succession on clear cutting in the area of broad-leaved forests of Belarus. It is found out that the dynamic changes in vegetation which occur after previous tree felling are related to syngenetic succession or syngenesis.*