

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*187*:630*182.2

© 1992 г. В. С. ИПАТОВ, Г. Г. ГЕРАСИМЕНКО

ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ
К ДИНАМИЧЕСКОЙ ТИПОЛОГИИ ЛЕСА

В предложенную схему динамики лесных сообществ включены все их возможные стадии: образованные коренной и производными породами, восстанавливающиеся после деструкций с разной плотностью древостоя или с первых стадий развития, когда сообщество полностью уничтожено. Приводятся теоретически возможные ряды развития нарушенных сообществ.

Динамическая типология, тип леса, экотопический климаксовый цикл, биотопический климакс, демулационный ряд.

В связи с увеличением различного рода воздействий на экосистемы вообще и на лесные фитоценозы в частности возрастает интерес к изучению процессов динамики в этих экосистемах. Чем разнообразнее факторы (разрушительные или созидательные), влияющие на лесное сообщество, тем больше число возможных состояний сообщества в пределах одинаковых условий экотопа. В настоящее время практически все леса (по крайней мере на северо-западе РСФСР) подвержены влиянию извне и находятся в состояниях, отличных от «нормальных» (без нарушений). Изучение всех возможных состояний лесного сообщества, в том числе и нормальных, — важный аспект познания динамики этих сообществ. При изучении динамики нельзя забывать еще о двух аспектах: возрастной динамике (естественных изменениях в сообществе в пределах жизни одного поколения древостоя) и изменениях, связанных со сменой пород (коренной и производных) в условиях одного экотопа.

Вопросам динамической типологии лесов уделялось значительное внимание практически с момента развития типологии леса [3, 4, 14, 17, 20]. Наиболее последовательное развитие эколого-динамические принципы типологии получили в работах Б. П. Колесникова [6—8 и др.] и его учеников [1, 2, 9, 18 и др.]. В схеме типа леса Б. П. Колесникова не нашли отражения ряды восстановления нарушенных сообществ. Недостаточное внимание уделяется особенностям развития мохово-лишайниковых травяно-кустарничковых ярусов и подлеска, тогда как в процессе развития типа в них происходят существенные изменения, вплоть до смены эдификаторов. Значительный вклад в развитие динамического подхода внесли И. С. Мелехов [10—12] и его последователи [13, 15, 19 и др.].

Одна из кардинальных задач лесоведения — дальнейшее развитие учения о типе леса. У лесоведов разных исторических периодов и направлений не существует однозначного понимания типа леса. В современной трактовке типа принимаются во внимание по крайней мере два общепризнанных момента: к одному типу относятся насаждения, находящиеся, во-первых, в одинаковых условиях местообитания и, во-вторых, имеющие сходную динамику во времени. Среди последних публикаций это нашло отражение в определении типа леса Л. П. Рысина [16]: тип леса — это совокупность лесных биогеоценозов (участков леса),

объединенных общностью условий местообитания и трансформирующихся в процессе естественного развития в один и тот же коренной тип лесных биогеоценозов. В определении отражен тот факт, что формирование, развитие, восстановление лесных сообществ происходит адекватно условиям среды. Очевидно также, что тип леса может включать насаждения, образованные разными древесными породами, в тех случаях, когда в процессе развития происходит смена пород. Исходя из этого возникает необходимость использования типологической единицы более низкого ранга — типа насаждения, объединяющего лесные участки со сходными условиями местообитания и одним и тем же эдификатором (одной или несколькими породами).

На основании изучения нескольких типов сосновых и еловых лесов северо-запада РСФСР нами разработаны принципы динамической типологии этих лесов и в настоящей работе излагаются основные теоретические посылыки этого подхода и динамическая схема развития типа ¹.

Тип леса представляет собой абстрактную динамическую систему. Элементы этой системы — стадии (фазы) последовательно сменяют друг друга в рядах или циклах развития, восстановления, флуктуаций сообществ. В стадиях, последовательно во времени примыкающих друг к другу, осуществляется преемственность состава и сложения сообществ. Ряды и циклы развития одного типа леса объединяют общие тенденции к формированию одинаковых климаксовых сообществ. Предполагается, что в сходных условиях экотопа ² в силу того, что формирование биотопа проходит в целом одинаково, в конечном счете формируются сходные сообщества с эдификаторами, наиболее полно отвечающими условиям среды и возможностям флоры.

Таким образом, реально к одному типу леса относятся сообщества, произрастающие в сходных экотопах и имеющие общий климаксовый эдификатор (одну породу или одну и ту же комбинацию пород). Состояния же сообществ одного типа (лесообразующие породы, плотность древостоя, его возраст, класс бонитета на ранних этапах развития древостоя, характер напочвенного покрова и другие признаки) могут существенно различаться. Однако для полной характеристики типа, раскрытия содержания его двух признаков (сходства экотопов и общности климаксовых эдификаторов) недостаточно. Недостаточно и набора описаний всех состояний типа. Для того чтобы тип имел прогностическую (а значит, и практическую) ценность, необходимо упорядочить описания состояний сообществ в динамические сходящиеся ряды (сети). Только когда будут восстановлены по описанным состояниям все динамические процессы, можно окончательно ограничить параметры экотопа данного типа леса. Априорные, заранее заданные прямые оценки экотопа, например по инструментальным измерениям (механический состав почвы, гидрологический режим и т. п.), могут быть только предварительными критериями сходства экотопов. Окончательные диагностические оценки экотопа данного типа складываются из откорректированных значений предварительных оценок и введенных дополнительно (после описания типа) новых признаков.

Для того чтобы построить динамическую схему типа леса, нам понадобилось ввести ряд терминов и понятий. Объект исследования — растительные сообщества, представленные конкретными участками леса в определенный момент (момент описания). Эти объекты мы называем состояниями. Состояние характеризуется описанием по избранным признакам. Состояния, сходные в основных существенных чертах, объединяются в стадии (фазы). Стадия — тип состояния в циклах и рядах развития, в рядах восстановления. К одной стадии относятся состояния,

¹ В этой статье повторяются некоторые определения понятий и терминов, изложенные ранее В. С. Ипатьевым [5] и необходимые для понимания сути динамического подхода.

² Под экотопом мы понимаем совокупность факторов абиотической среды, не изменяющихся под влиянием сообщества (климат, рельеф, гидрологический режим, механический состав почвы, почвообразующие породы и др.). Биотоп — совокупность абиотических факторов среды, трансформируемых сообществом (мощность подзолистого горизонта, кислотность верхних почвенных горизонтов, содержание гумуса, валовых и подвижных форм азота, фосфора, калия и др.).

идентичные по составу и соотношению видов, по возрастной стадии развития эдификатора, по его жизненности (классу бонитета), по сложению в пространстве (однородность, однотипность, клинальность). Все динамические изменения реализуются через сезонные состояния и флуктуации. Флуктуации поэтому нельзя считать какими-то отклонениями от нормы. Сезонные стадии образуют сезонные циклы. Флуктуационные стадии образуют флуктуационные циклы. В практическом плане в типологических работах, особенно в таежных лесах, их можно не принимать во внимание. Флуктуации в лесах выражаются в колебаниях обилия трав и текущего прироста деревьев, в жизненном состоянии сообщества.

Для лесов, древостой которых сформирован коренной породой (например, ельников, сосняков в сухих местообитаниях), может быть сконструирован экотопический климаксовый цикл. Он представляет собой последовательность стадий в связи с развитием древостоя и сменой поколений без каких-либо внешних нарушений на протяжении жизни нескольких поколений основной лесобразующей породы. При этом важно отметить, что развитие древостоя на всех стадиях идет с предельно возможной для данного экотопа густотой. При «перезагущении» деревьев на ранних стадиях развития древостоя механизм конкуренции приводит к элиминации угнетенных особей, благодаря чему поддерживается биологически оптимальная плотность. С большой вероятностью можно утверждать, что на одном и том же участке климаксовый цикл не реализуется полностью, так как различного рода природные и антропогенные нарушения можно рассматривать как постоянно действующий фактор. Поэтому можно считать, что экотопический климаксовый цикл идеализирован и имеет теоретическое значение — служит для ясного понимания динамических закономерностей. Один из важных признаков сообщества, развивающегося в рамках климаксового цикла, — разновозрастность древостоя без четкого разделения на поколения (ярусы).

Для производных лесов (некоторых сосняков, осинников, березняков и др.) вводится понятие биотопического климакса. Он включает стадии развития производных пород, когда древостой полностью развит, реализовал все свои возможности в формировании биотопа как эдификатор, а сменяющая коренная порода еще отсутствует или не проявила свои эдификаторные свойства.

Как уже отмечалось, практически все лесные сообщества претерпевают изменения в своем развитии, связанные с различного рода внешними воздействиями. Довольно часто воздействия неоднократны даже на протяжении жизни одного поколения древостоя. Они различны по характеру, силе, последствиям, оказываемым на сообщество, и вызывают разнообразное отклонение от климаксового цикла. Рассмотрим возможные отклонения более подробно.

Сильные внешние воздействия приводят к разрушению или деструкции растительного сообщества. Деструкция может быть полной, когда уничтожается и древостой, и напочвенный покров, или частичной при разряжении древостоя и полном или частичном разрушении напочвенного покрова. Деструкция приводит к тому, что лесные сообщества на протяжении длительного времени, возможно даже нескольких поколений основной породы, развиваются отлично от климаксового цикла. Они проходят стадии восстановления, образующие демулационные ряды. Таким образом, понятие «демулационный ряд» используется нами в общепринятом в геоботанике смысле; ряд объединяет стадии восстановления лесного сообщества после деструкции до полного соответствия экотопическому климаксовому циклу или биотопическому климаксу.

Первые стадии демулационного ряда — стадии релаксации. Они представляют собой стадии постепенного перехода из нарушенного после деструкции равновесия между верхним и нижним ярусами в сообществе в равновесное состояние. Демулационные ряды разделяются на два типа: нормальные демулационные и абберационно-демулационные (от лат. *aberratio* — отклонение). Нормальный демулационный ряд включает стадии с предельно возможной для данных условий местопроизрастания плотностью древостоя. Как правило, древостой на всех стадиях представлен одним или двумя хорошо дифференцированными поколениями.

Это нормальные насаждения, по терминологии лесоведов. Аберрационно-демутационный ряд представляет собой ряд восстановительных стадий с изреженным древостоем. Плотность древостоя, прежде всего в эдификаторном ярусе, меньше нормальной.

Аберрационно-демутационный ряд может переходить в нормальный демутационный благодаря, в частности, тому, что при изреженном древостое конкуренция между деревьями менее напряжена, элиминируется меньшее число особей, чем в плотных древостоях, и на определенных возрастных стадиях плотность деревьев соответствует норме. Нормальный демутационный ряд при отсутствии нарушений извне по мере развития древостоя и возникновения его разновозрастности переходит в экотопический климаксовый цикл.

Развитие сообществ в аберрационном ряду может привести к экотопическому климаксовому циклу непосредственно, без нормального демутационного ряда. Такой вариант возможен, когда в древостое имеются несколько достаточно разреженных поколений и появляется новое, более плотное, способное взять на себя эдификаторные функции. По-видимому, нельзя исключить из рассмотрения и такую ситуацию, при которой увеличивающаяся по мере развития насаждения разновозрастность древостоя даже при малой плотности всех его поколений в какой-то момент даст суммарный эдификаторный эффект, равный эффекту одного предельно плотного поколения. Такие сообщества также будут развиваться по климаксовому циклу сразу же после аберрационного ряда.

Максимально сильные воздействия извне приводят в полному уничтожению сообществ: древостая, подлеска, напочвенного покрова и даже верхних почвенных горизонтов. Формирование сообщества начинается с нуля. Во вновь возникающем напочвенном покрове появляются виды, характерные для иных типов растительности. Эти стадии развития образуют инициальный ряд. Такие ряды в отличие от демутационных не имеют «наследства» от предыдущих состояний леса. Существуют они непродолжительный период, до тех пор, пока возобновляющийся древостой не достигнет стадии подроста, когда можно обоснованно судить о его плотности. Если плотность древостоя предельно возможная для данных условий местопроизрастания, то стадии развития таких насаждений образуют инициальный нормальный демутационный ряд. При меньшей плотности древостоя мы имеем дело с инициальным аберрационным рядом развития. Когда признаки инициальных рядов исчезают, развитие переходит соответственно в нормальный демутационный или аберрационный ряд (инициальный аберрационный ряд может перейти также в инициальный нормальный демутационный при незначительном изреживании в результате конкуренции).

Эти возможные пути развития лесных сообществ изображены схематически на рисунке, I. В данном случае речь идет о таких типах леса, в которых все процессы динамики происходят без смены пород. В исследованном нами районе (северо-запад России) это прежде всего сосняки на сухих и бедных почвах, скальные и заболоченные сосняки. В остальных типах леса процесс восстановления коренной эдификаторной породы идет с помощью других (производных) древесных пород. Такую картину можно наблюдать, например, в ельниках, на месте которых после сильных деструкций может пойти смена на сосняк, березняк, осинник. Те стадии развития, в которых эдификатор сообщества — производная древесная порода, образуют тип насаждения. Основная древесная порода на стадиях биотопического климакса либо полностью отсутствует, либо находится на начальных стадиях возрастного развития и еще не проявила себя как эдификатор. Производная порода на стадиях биотопического климакса реализует все свои эдификаторные возможности в формировании биотопа и в целом сообщества. Дальнейшее развитие сообществ будет идти путем смены эдификаторной породы (производной на коренную).

Таким образом, тип насаждения включает все стадии развития, приводящие к биотопическому климаксу. К одному типу насаждения относятся сообщества с одной и той же лесообразующей породой (или комбинацией пород). Эти породы

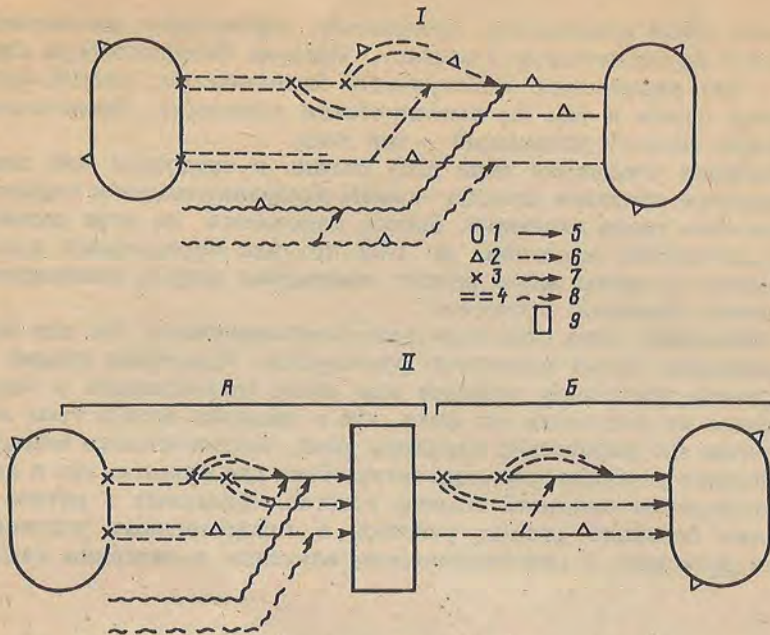


Схема типа леса. I — при одном эдификаторе; II — при смене эдификаторов. 1 — экотопический климаксовый цикл; 2 — флуктуация; 3 — деструкция; 4 — ряд релаксации; 5 — нормальный демутационный ряд; 6 — аберрационный ряд; 7 — демутационно-инициальный ряд; 8 — аберрационно-инициальный ряд; 9 — биотопический климакс; А — демутационные ряды производной эдификаторной породы (тип насаждения); В — демутационные ряды коренной эдификаторной породы (тип насаждения)

могут быть временными, промежуточными или коренными. Тип леса может состоять из одного типа насаждений (пример — сухие сосняки на песчаных почвах) или нескольких (пример — осинники, березняки и ельники, объединенные заключительной стадией развития — ельники и одним экотопом). Восстановление одного и того же экотопического климаксового цикла в одном и том же экотопе может идти через разные древесные породы. Схема типа леса при смене эдификаторов изображена на рисунке, II.

Развитие производной породы начинается, как отмечалось, после полного уничтожения основной породы, т. е. производная порода выступает как эдификаторная уже на ранних этапах развития. В зависимости от плотности древостоя может реализовываться нормальный демутационный или аберрационный ряд. Формирование производного сообщества может начаться после уничтожения всех следов предыдущего сообщества — развитие начинается с инициальных стадий. В целом ход развития производного сообщества до полного формирования биотопического климакса (рисунок, II, ряды А) полностью повторяет схему развития типа, изображенную на рисунке, I. Как правило, на стадиях биотопического климакса (а может быть, и ранее) появляется коренная древесная порода. В определенный период развития она становится эдификатором, сообщество развивается по нормальному демутационному или аберрационному ряду (рисунок, II, ряды В) и переходит в экотопический климаксовый цикл. Возможны случаи, когда после уничтожения коренной породы восстанавливаются одновременно или с незначительными временными промежутками две-три древесные породы, образующие один ярус. Тогда на стадиях биотопического климакса эдификаторные свойства древостоя определяются несколькими породами; биотоп формируется коллективным воздействием пород. Далее позиция завоевывает основная древесная порода, развитие которой приводит к экотопическому климаксовому циклу.

Рассмотренные выше основные типологические термины можно сопоставить с общепринятыми геоботаническими терминами. Так, стадии динамического ряда

представляют собой ассоциацию. Ассоциации, образующие динамический ряд, приводящий к биотопическому климаксу, образуют биотопическую систему ассоциаций — тип насаждения. Совокупность биотопических систем ассоциаций, объединенных одним и тем же экотопическим климаксом, представляет собой экотопическую систему ассоциаций — тип леса.

Предложенная концепция типа леса сложна и трудоемка для реализации. Заранее заданные признаки экотопа — лишь предварительные и корректируются после построения рядов динамики. Биотоп изменится по мере развития сообщества, существенные изменения по этой причине претерпевает почвенный покров (вплоть до смены видов разных жизненных форм), изменяется и жизнеспособность (класс бонитета) древостоя.

Такое понимание типа леса несколько идеализировано. Не для всех типов леса предложенная схема полностью реализуется. Некоторые стадии развития могут оказаться достаточно редкими или вовсе отсутствовать в исследуемом районе. Нельзя не учитывать тот факт, что в пределах ареала типа леса могут быть встречены географические варианты типа, различающиеся между собой.

Динамическое описание типа леса может быть как прямым, так и косвенным: путем сопоставления описаний лесного участка, сделанных в разное время, и сопоставления описаний разных участков в тождественных условиях среды. Фактически речь идет о монографическом изучении и описании каждого типа леса.

Список литературы

1. Васильев Н. Г., Колесников Б. П. Чернопихово-широколиственные леса Южного Приморья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с.
2. Зубарева Р. С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. 1967. Вып. 53. С. 13—87.
3. Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и пром-сть. 1929. № 10. С. 36—44; № 11. С. 40—47; № 12. С. 41—46.
4. Ивашкевич Б. А. Дальневосточные леса и их промышленное будущее. Хабаровск: ДВ ОГИЗ, 1933. 168 с.
5. Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1389.
6. Колесников Б. П. О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР // Изв. СО АН СССР. 1958. № 4. С. 113—124.
7. Колесников Б. П. Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса // Изв. СО АН СССР. 1958. № 2. С. 109—122.
8. Колесников Б. П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3—20.
9. Колесников Б. П., Смолоногов Е. П. Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауралья Приобья // Тр. по лесн. хоз-ву Сибири. 1960. Вып. 6. С. 21—31.
10. Мелихов И. С. Связь типов вырубок с типами леса // Ботан. журн. 1959. Т. 44. № 3. С. 349—352.
11. Мелехов И. С. Динамическая типология леса // Лесн. хоз-во. 1968. № 3. С. 15—20.
12. Мелехов И. С. Лесная типология. М.: МЛТИ, 1976. 73 с.
13. Мелехов И. С., Корконосова Л. И., Чертовской В. Г. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М.: Наука, 1965. 180 с.
14. Морозов Г. Ф. Основы учения о лесе. Симферополь, 1920. 319 с.
15. Набатов Н. М. Естественное возобновление сосны в связи с типами вырубок // Некоторые вопросы типологии леса и вырубок. Архангельск: Сев-Зап. кн. изд-во, 1972. С. 126—132.
16. Рысин Л. П. Современные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. Львов, 1983. С. 3—4.
17. Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1930. 318 с.
18. Фильрозе Е. М., Колесников Б. П. Основные итоги изучения лесов Ильменского заповедника // Тр. Ильменского заповедника. 1973. Вып. 10. С. 3—19.
19. Чертовской В. Г. Долгомощные рубки, их образование и облесение. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
20. Cajander A. K. Uber Waldtypen. Helsingfors, 1909. 175 S.

Биологический научно-исследовательский институт
Санкт-Петербургского государственного университета,
Санкт-Петербург

Поступила в редакцию
14.01.1991