

## БОТАНИКА

УДК 581.524.3

Л. А. Кирикова, В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко

ИНИЦИАЛЬНАЯ СУКЦЕССИЯ СОСНЯКА  
ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНОГО

В автогенной сукцессии можно выделить первоначальный этап — заселение открытой, лишенной растительности территории. Это первичная, или инициальная сукцессия. Она наблюдается на концентрированных вырубках в местах, где полностью уничтожен растительный покров и сильно нарушены верхние горизонты почвы, при зарастании техногенных земель и т. д. Сюда же относятся первые стадии закрепления песков. Ход инициальной сукцессии, точнее ее скорость, зависит от наличия и количества зачатков растений, поступающих на зарастающую территорию. Начальные стадии формирования растительного покрова имеют общие черты независимо от особенностей субстрата и условий, в которых происходит процесс зарастания. Первыми поселяются растения, обладающие либо высокой семенной продуктивностью, либо мощными корневищами, или тем и другим. Здесь наблюдается пятнистое сложение покрова, случайное распределение растений, быстрая смена доминирующих видов. Влияние растений на среду на этой стадии невелико, биотоп только начинает формироваться. Условно окончанием первичной сукцессии можно считать такое состояние растительности, когда исчезают пионерные виды, начинают доминировать виды, типичные для сообществ данного экотопа. Переход от инициальных стадий к собственно эндозоогенезу плавен и незаметен.

Начальными стадиями формирования сосняка зеленомошно-лишайникового в условиях дюнного ландшафта можно считать зарастание песчаных пляжей и примыкающих к ним формирующихся дюн. Исследования проводились на восточном побережье Ладожского озера (Карелия, Олонецкий район). Вдоль озера на протяжении 10—12 км располагается система сформировавшихся дюн из 6—8 гряд. Прибрежная полоса шириной 40—50 м занята песчаными пляжами. Динамика растительности здесь отличается ярко выраженной спецификой, обусловленной постоянно действующими, оказывающими сильное воздействие экологическими факторами. Это подвижность песчаного субстрата, ветер, прибой, свойства песка и пр. Таким образом, в автогенные сукцессии здесь постоянно вмешиваются аллогенные изменения. На всех стадиях сукцессионного процесса большую роль играет состояние экотопа.

Границы фитоценозов определялись по доминирующим (содоминирующим) видам, размеры их невелики (2—3 м<sup>2</sup>). Одиночные сосны

и отдельные кусты ив с напочвенным покровом в их фитогенном поле квалифицировались как фитоценозы. В ассоциации фитоценозы объединены по доминирующим видам и видам, характерным для определенной стадии инициальной сукцессии. На рисунке показаны стадии описываемой инициальной сукцессии, стрелки указывают ее направление и последовательность смен ассоциаций. Каждая ассоциация имеет порядковый номер, ссылки на который приводятся далее в тексте.

Первая стадия зарастания подвижного песка начинается с поселения длиннокорневищных растений. Это колосняк (*Leymus arenarius*) и чина (*Lathyrus maritimus*). Плотность появившихся на голом песке всходов колосняка достаточно высока (до 700—800 штук на м<sup>2</sup>). Зарастание пляжа начинается в некотором отдалении от кромки воды. В полосе прибоя всходы появляются каждый год, но постоянно уничтожаются, растений в возрасте 2 лет почти нет; популяции растений в этих условиях находятся постоянно на стадии инвазии. На формирующейся дюне вне воздействия прибоя первая стадия представлена чаще чистым колосняком, иногда пятнами чины, встречаемость последней много меньше встречаемости колосняка. Появляется здесь и вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), но редко. На первой стадии покров часто мелкопятнистый, что свидетельствует о его нестабильности. Эта пятнистость вызвана не экологической неоднородностью, а биологическими особенностями растений — господством вегетативно-подвижных видов, способных быстро осваивать рыхлый песок. Так, одна особь чины по данным наших раскопок представляла собой куртину, суммарная длина корневищ которой составила 22 м, число надземных побегов равнялось 15, самые отдаленные из них находились на расстоянии 5 м друг от друга. Эта пятнистость приводит к неожиданной, на первый взгляд, высокой отрицательной сопряженности вейника и колосняка, прекрасно существующих вместе на следующей стадии сукцессии. Проективное покрытие на первой стадии не превышает 10—15%. Об ассоциированности растений на первой стадии говорить еще трудно, поэтому формирующийся здесь покров можно лишь условно отнести к ассоциации вейниково-колосняковой с чиной — L.a + C.e. + Lt.m. (1), имея в виду, по выражению А. А. Ниценко [1971], узоры доминирования этих трех видов.

Началом второй стадии можно считать появление и разрастание дерновинного злака овсяницы Беккера (*Festuca beckeri*). Поселение овсяницы возможно лишь на частично успокоенных песках, поскольку в отличие от корневищных видов она не выносит засыпания. В то же время сама овсяница способствует закреплению песка. Даже рыхлые дернинки колосняка задерживают около себя передвигающийся песок, тем более это удается плотным дернинам овсяницы. Чистых пятен овсяница, как правило, не образует, встречается в смеси с колосняком и вейником. Чина морская на этой стадии практически отсутствует. Проективное покрытие колеблется в пределах 10—40%, чаще 25—30%.

Смыкание корней растений, а следовательно, наличие взаимодействий, на этой стадии не вызывает сомнения, особенно, когда в покрове присутствует овсяница. У этого растения с мочковатой корневой системой интенсивного типа в одной дернине мы насчитали до 200 тонких корней, основная масса их имеет длину 30—40 см. Они отходят от основания дернины под углом вниз и оканчиваются, как правило, на расстоянии 30 см от края дернины. Это позволяет ожидать, что при расстоянии между дернинами 60—80 см всегда будет иметь место смыкание корней.

Здесь также растительный покров имеет пятнистый характер, чередуются, как правило, не чистые, а смешанные пятна: колосняк + вей-

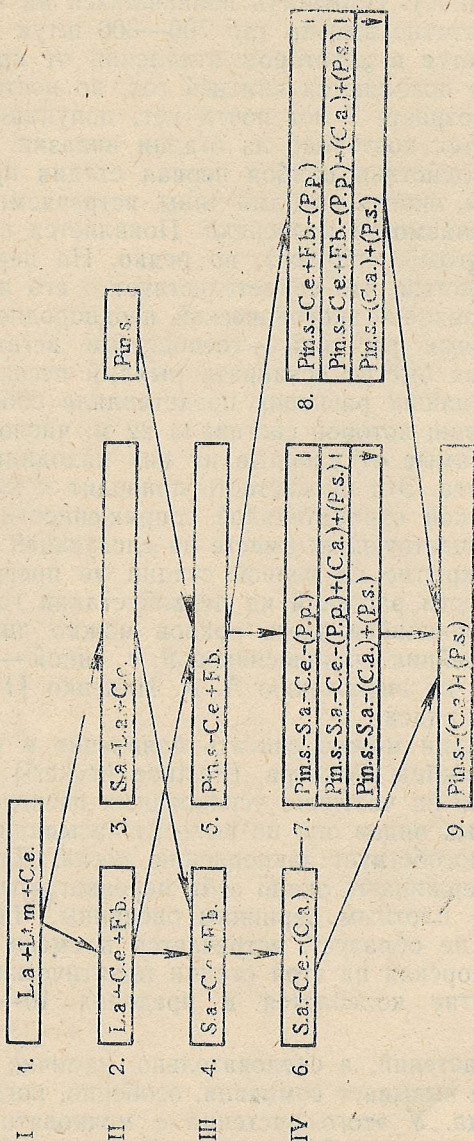


Схема инициальной сукцессии при формировании сосняка зеленомошно-лишайникового.

I-IV — стадии сукцессии, 1-9 — ассоциации. La. — *Lathyrus arvensis*, Lt.m. — *Lathyrus maritimus*, Ce. — *Salicagrostis epigeios*, F.b. — *Festuca beckeri*, Sa. — *Salix acutifolia*, Pin s. — *Pinus sylvestris*, (Ca.) — кустистые лишайники (*Cladonia arbuscula*, *Clrangiferina* и др.), (P.p.) — пионерные мхи (*Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*). (P. s.) — зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и др.). Знаком "+", соединены виды одного яруса, знаком "-" — разных ярусов. Стрелками показан переход одних ассоциаций в другие.

ник, колосняк+вейник+овсяница, вейник+овсяница, образующие в совокупности ассоциацию L.a.+C.e.+F.b. (2). Она возникает на месте асс.1, где чина, выпадающая из покрова, замещается овсяницей.

На этой же стадии наблюдается поселение ивы остролистной (*Salix acutifolia*). Характер напочвенного покрова в ивовых куртинах зависит во многом от внешних факторов, конкретно от того, происходит ли засыпание их песком. Если оно постоянно имеет место и высота ивы не превышает 40—50 см, то в разреженных куртинах травяной покров образован колосняком и вейником — ассоциация S.a.—L.a.+C.e. (3). В низких и густых куртинах ив, когда их покрытие составляет более 50%, травянистый покров почти отсутствует. К этой же стадии можно отнести и появление всходов сосны, сосредоточенных с подветренной стороны формирующейся дюны.

Третья стадия инициальной сукцессии наступает в случае, когда нет сильного передвижения песка и куртины ив достигают высоты 2.5—3 м. При достаточной сомкнутости (сквозистость 45—50%) они заметно меняют среду обитания (снижение освещенности, обильный опад). Проективное покрытие напочвенного покрова возрастает в 2—2.5 раза, достигая 40—50%, за счет разрастания здесь вейника и овсяницы (асс. S.a.—C. e.+F.b., 4). Из покрова полностью выпадает колосняк. Подобный покров формируется также и под одиночными подростами соснами (асс. Pin.s.—C.e.+F.b., 5). Согласно нашей системе ценоэлементов [Ипатов В. С., Кирикова Л. А., 1986], образования 4 и 5 можно квалифицировать как ультраценоэлементы, существующие в данном случае самостоятельно, и поэтому могут быть отнесены к фитоценозам.

Последняя, четвертая стадия инициальной сукцессии существенно отличается от предыдущих. В это время движение песка практически прекращается, идет накопление, хотя и незначительного количества, органического вещества, отчетливо проявляются фитогенные поля ивы и сосен, идет формирование лесного биотопа. Появляются новые виды, присущие уже лесному сообществу. Вначале это пионерные мхи (*Polytichum piliferum*, *P. juniperinum*), бокальчатые лишайники (*Cladonia cornuta*, *C. deformis*, *C. gracilis* и др.), а затем кустистые лишайники (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и др.), а в затененных местах и зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*). Одновременно идет уменьшение участия в покрове травянистых растений, в частности овсяницы. Дольше сохраняется вейник — вид, свойственный опушкам и вырубкам с широким экологическим диапазоном [Зворыкина К. В., 1983]. Перечисленные виды имеют достаточное обилие, что позволило включить их в название ассоциаций этой стадии: 6. Асс. S.a.—C.e.+ (C.a.), 7. Асс. Pin.s.—S.a.—C.e.—(P.p.) + (C.a.) + (P.s.) и 8. Асс. Pin.s.—C.e.+F.b.—(P.p.) + (C.a.) + (P.s.). В сообществах ассоциаций 7 и 8 не всегда присутствуют все виды, типичные для этой стадии сукцессии, наблюдаются разные комбинации видов напочвенного покрова. Это привело к необходимости выделить социации. Оказалось, что они хорошо выстраиваются в динамический ряд (на рисунке это отмечено пунктиром). Расположенные в центре социации являются переходными, они полнее отражают видовое разнообразие этой стадии и поэтому дали название ассоциациям 7 и 8.

На этом заканчивается инициальная сукцессия формирования зеленомошно-лишайникового сосняка. Дальнейшее развитие растительного покрова характеризуется следующими чертами. По мере роста сосен, смыкания их крон, увеличения затенения выпадают ивы. Вытесняются пионерные мхи и бокальчатые лишайники, их место полностью занимают кустистые лишайники и зеленые мхи. Участие травянистых растений невелико, появляются кустарнички вереск (*Calluna vulgaris*) и толлок-

нянка (*Arctostaphylos uva-ursi*). Формируется сосновый древостой, который и определяет дальнейшее развитие растительного сообщества. Начинается собственно автогенная сукцессия зеленомошно-лишайникового сосняка — 9. Асс. Pin.s.—(С.а.)+(P.s.), описанию которой посвящены работы [Ипатов В. С. и др., 1995, 1996].

Описанный временной ряд установлен на основе изучения пространственных профилей. Ранее нами отмечена закономерность в размещении доминирующих видов по профилю от уреза воды к первой сформировавшейся дюне, что вполне согласуется с эколого-биологическими особенностями этих видов [Кирикова Л. А., Мишина Т. Н., 1987]. Поэтому и выделяемые нами ассоциации также занимают определенное место на профиле, приурочены к определенным элементам рельефа. Сообщества асс. L.a.+Lt.m+С.е. первой стадии занимают обращенный к озеру наветренный склон невысокой формирующейся дюны. Ассоциации второй стадии приурочены к вершине этой дюны. Сообщества, представляющие ассоциации третьей и четвертой стадий, располагаются чаще всего на подветренной стороне склона, защищенной от ветра, а также в междюнье.

Говоря о связи сообществ с определенными элементами рельефа, следует подчеркнуть следующее. Здесь наблюдается тот редкий случай, когда имеет место не просто приуроченность к рельефу. В данном случае растительность сама наравне с другими факторами формирует рельеф, который, как известно, является компонентом экосистемы, мало подверженным влиянию растительного покрова.

При использовании пространственных рядов для построения динамических следует учитывать, что формирующийся растительный покров на любой стадии развития под влиянием внешних факторов может подвергнуться разрушению или деструкции. Восстановление его при общем сходстве этого процесса имеет свои особенности в зависимости от того, где это происходит — собственно на пляже, в защищенном междюнье или на крутом склоне уже сформировавшейся дюны. На таких вторично зарастающих участках первая стадия инициальной сукцессии, как правило, отсутствует; сукцессия начинается со второй или последующих в зависимости от степени нарушенности покрова. Последние стадии собственно инициальной сукцессии сравнимы с этапом заселения и релаксации аберрационных рядов развития сосняка зеленомошно-лишайникового [Ипатов В. С. и др., 1996].

## Summary

L. A. Kirikova, V. S. Ipatov, G. G. Gerasimenko. Initial succession in lichens-moss pine forest.

Sandy beaches are regarded as the first stage in the dynamics of lichenmoss pine forest under a dune relief. There are four stages in the initial succession where eight associations are consequently changing each other. Initial succession ends when pioneer species disappear and plant cover becomes dominated by species typical for pine communities on this ecotype.

## Литература

Зворыкина К. В. Эколого-ценотическая характеристика некоторых представителей рода *Calamagrostis* Adans // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М., 1983. С. 85 — 98. — Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Самойлов Ю. И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экологическая система ассоциаций // Бот. журн. 1996. № 8. — Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценотический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. № 9. С. 61—75. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. № 5. С. 580—587. — Кирикова Л. А., Мишина Т. Н. Растительность песчаного побережья Ладожского озера (Олоонецкий р-н КАССР) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1987. Вып. 4 (№ 24).

Д. Г. Орешкин

## ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОСТИ ПОДРОСТА СОСНЫ (PINUS SYLVESTRIS L.)

**Введение.** В большинстве геоботанических и лесоводственных работ, направленных на изучение взаимоотношений подроста деревьев с окружающей средой, неизбежно возникает необходимость оценки жизненности особей. Оценка жизненности, или «виталитета» [Злобин Ю. А., 1989; Миркин Б. М. и др., 1989] основывается на различных параметрах и их сочетаниях.

Желание получить разностороннюю информацию о жизненности особей отражается в широком спектре используемых признаков, которые можно разделить на физико-биохимические, фенологические и морфологические [Злобин Ю. А., 1970]. В качестве примера физиолого-биохимических признаков можно назвать интенсивность дыхания и соющую силу корней [Рысин Л. П., 1970]. Исследовалось также содержание в тканях воды [Карпов В. Г., 1956], азота, фосфора [Карманова И. В., 1970, Рысин Л. П., 1970], хлорофилла и витамина С [Градецкас А. И., 1969]. Н. В. Еремин [1971] определял жизнеспособность семян ели и сосны по интенсивности смолы выделения из надреза на стволике. Однако биохимические параметры не всегда могут адекватно отражать жизненное состояние особи. Так, в работе В. Г. Карпова [1959] содержание азота в тканях угнетенных семян дуба и тех, что выросли в условиях изоляции от корневой конкуренции со взрослыми деревьями не отличалось, поскольку в данном случае угнетение было вызвано недостатком почвенной влаги, а не азота. В целом, использование физиолого-биохимических критериев чаще всего сопряжено со значительными трудностями, так как для этого необходимы специальное оборудование, а также значительные трудовые затраты. Изучение фенологических признаков подроста [Карпов В. Г., 1960] требует длительного многократного наблюдения в стационарных условиях. Таким образом, физиолого-биохимические и фенологические признаки малопригодны для получения массовых данных о жизненности подроста в естественных сообществах.

Гораздо чаще для оценки жизненности используются морфологические признаки. Они легко поддаются измерению и, что более важно, являются обобщенным результатом всех жизненных процессов. Следуя Ю. А. Злобину [1989], всю совокупность морфологических признаков можно разделить, с одной стороны, на метрические и аллометрические, а с другой — на статические и динамические. Метрические признаки отражают размеры и массу особей, аллометрические оценивают их соотношение. Статические параметры характеризуют состояние растения в данный момент времени, в то время как динамические — процесс роста и формообразование.

Самой общей характеристикой роста может служить масса особи [Абажко М. А., 1989; Коротаев А. А., 1992] и относительная скорость