

УДК 630.\*182.2

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ ЦИКЛИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ ЛЕСОВ

Г. Е. Кокин

Обосновывается положение, что в умеренной зоне циклическая динамика лесов обусловлена климатическими колебаниями, а фитоценотические факторы только корректируют эту динамику и тем значительнее, чем ближе к гидротермическому optimum условия существования древесной растительности. Показано, что циклическая динамика лесов имеет большое экологическое значение, так как обеспечивает длительное устойчивое и наиболее продуктивное функционирование фитоценозов в широких пределах изменений природной среды.

С. С. Четвериков (1905) показал, что популяции всех видов всегда подвержены количественной флюктуации численности входящих в них особей и назвал такие флюктуации «волнами жизни». В популяциях растений волновой характер свойствен не только динамике численности особей, но и другим процессам — репродукции, росту, продуктивности

(Скрябин, 1954, 1965; Колесников, 1956, 1966; Долуханов, 1958; Vain, 1961; Шенников, 1964; Работнов, 1968, 1975; Сукачев, 1972; Куркин, 1976 и др.). Причины таких флюктуаций могут быть весьма различными (Тимофеев-Ресовский и др., 1977): сезонная периодика, колебания климата и урожая кормов, катастрофические явления — наводнения, пожары, засухи и др. Рассматривая теории, объясняющие циклические изменения численности популяций, Ю. Одум (1975) подразделяет их на четыре группы: 1) метеорологические (климатические), 2) случайные флюктуации, 3) взаимодействия популяций и 4) взаимодействия трофических уровней.

Нам представляется, что для объяснения циклической динамики лесов наиболее приемлемой является климатическая теория. Во-первых, это связано с большой длительностью существования популяций на одном месте и на их развитие климатические факторы оказывают существенное влияние. Во-вторых, случайные флюктуации не могут служить причиной длительных закономерных циклических колебаний. В-третьих, взаимодействие популяций древесных растений при длительном периоде их существования на одном месте легко фиксируется и может быть учтено при анализе цикличности. В-четвертых, трофические условия для популяций, образованных древесными видами растений, в естественных ценозах мало меняются во времени.

А. Б. Жуков и А. И. Бузыкин (1977) выделяют четыре уровня регулирования продуктивности лесов — климатический, эдафический, биоценотический и физиолого-биохимический. По их мнению, климатические факторы являются наиболее мощными по силе воздействия, непосредственно и опосредованно влияющие на более низкие уровни регулирования продуктивности лесов и контролируемые ими. Они определяют тот верхний предел продуктивности лесов, который может быть достигнут при оптимизации эдафического, биоценотического и физиолого-биохимического уровней. Поэтому есть все основания считать, что колебания численности и продуктивности популяций древесных видов в первую очередь связаны с аналогичными колебаниями климата (Ткаченко,

1911, 1929; Ивашкевич, 1929; Скрябин, 1965, 1970; Колесников, 1966; Крылов, Таланцев, 1970; Битвинскас, 1974; Молчанов, 1976 и др.). Однако признавая ведущую роль климатических факторов в циклическом характере динамики лесов, все же не следует их абсолютизировать.

Г. Ф. Морозов (1931) отмечал, что возобновление леса обеспечивается тремя основными явлениями: репродукционной способностью древостоев, появлением самосева и превращением последнего в подрост. В то же время каждое из этих явлений определяется опять же причинами трех категорий: биологическими свойствами видов, колебаниями внешних условий и состоянием фитоценозов. Совершенно ясно, что виды древесных растений с более обильным и частым семеношением будут иметь на начальных стадиях лесообразовательного процесса зна-

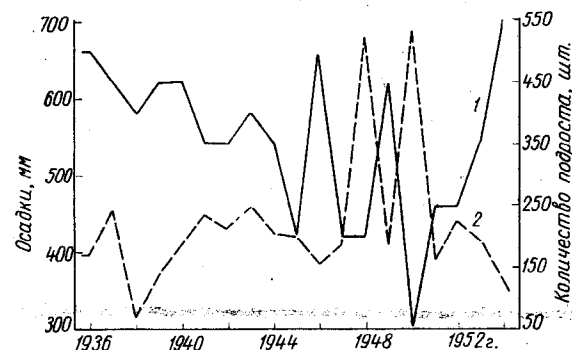


Рис. 1. Зависимость естественного возобновления под пологом в сосняке багульниково-сфагновом (1) от суммы годовых осадков (2).

чительное преимущество перед видами с низкой репродукционной способностью, если допустить, что роль остальных факторов, обеспечивающих возобновление сравниваемых видов, будет одинаковой.

Если же учесть все явления, обуславливающие возобновление леса, то может наблюдаться такое сочетание факторов, при котором главенствующие позиции в возобновлении займет вид, обладающий наиболее слабой и редкой урожайностью. Здесь дело в том, что самая наименьшая репродуктивная способность древесных видов при прочих благоприятных условиях может обеспечить им успешность естественного возобновления.

Факторами, определяющими успешность возобновления ценопопуляций<sup>1</sup> древесных видов, являются, как правило, одновременно климатические и фитоценотические (Кокин, 1973). Это легко можно показать на конкретных примерах.

При рассмотрении (Кокин, 1966) вопроса о том, как условия разногодичного увлажнения определяют ход естественного возобновления сосны под материнским пологом циклично-разновозрастных древостоев в багульниково-сфагновых сосняках (рис. 1), было установлено, что фитоценотические условия в данном типе леса допускают возможность возобновлений новых поколений сосны, но эта возможность реализуется только в годы с минимальным количеством осадков, когда наблю-

<sup>1</sup> Объем ценопопуляции принят по А. А. Корчагину (1964) и Е. Л. Любарскому (1976).

дается более низкий уровень грунтовых вод. При очень высоком уровне грунтовых вод возобновительный процесс резко затормаживается.

Другой пример показывает обратную зависимость, когда возобновление сосны в древостоях того же типа леса ограничивается не климатическими, а фитоценоотическими факторами (Кокин, 1967). На рис. 2 представлена возрастная структура ценопопуляции сосны, возникшей на гари 1938 г. Возобновление шло успешно сосной и березой уже в первые годы после пожара и полностью прекратилось лишь в 1953 г. по двум причинам: первая — достаточно высокая плотность особей

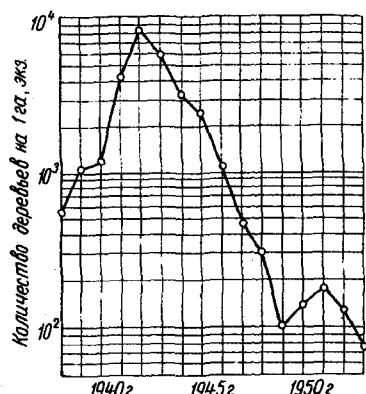


Рис. 2. Ход естественного возобновления на гари сосняка багульниково-сфагнового.

сосны и березы (в 1960 г. на 1 га насчитывалось 30 тыс. экз. сосны и 12 тыс. экз. березы) и вторая — сильное развитие в покрове мха *Polytrichum commune*, создавшего слой неразложившегося охеса более 20 см, что полностью исключило возможность укоренения всходов сосны и березы.

Если в первом примере факторами, определяющими успешность возобновления, являются климатические, то во втором — в начальной стадии последствия пожара, а прекращение возобновления полностью регулировалось уже фитоценоотическими (состояние древостоя и напочвенный покров) факторами. Хотя следует заметить, что и во втором случае неравномерность возобновления обеспечивалась климатическими колебаниями.

Б. П. Колесников (1966) отмечает, что онтогенетические (восстановительскими процессами) циклического характера, обусловленными климатическими колебаниями разной продолжительности. Однако проявление цикличности при различного рода сменах и в разных звеньях динамики лесных фитоценозов будет выражено в различной степени.

Так, при восстановительных сменах лесов достаточно четко проявляется цикличность в динамике прироста древостоев, но она слабо заметна в изменениях возрастного состава и общей численности ценопопуляций древесного яруса. Как пример можно привести результаты анализа (рис. 3) возрастной структуры ценопопуляции сосны на одном из участков сосняка багульниково-сфагнового (севертаежная подзона Зауралья). Развитие фитоценоза характеризуется восстановительной сменой (Кокин, 1967). Формирование нового растительного сообщества началось на безлесной площади, образовавшейся после повального пожара в середине 60-х годов прошлого столетия. Возобновление сосны носило «взрывной» характер с постепенным затуханием в течение 20—25 лет. В результате такого «взрыва» свободная экологическая ниша была заполнена полностью сосной с незначительной примесью березы, что способствовало окончательному прекращению возобновления. В ценопопуляции отсутствуют особи сосны в возрасте 35—70 лет, а подрост находится в очень угнетенном состоянии и имеет возраст до 35 лет.

Это говорит о том, что в данное время имеются условия для прорастания всходов и образования подроста, но из последнего не может

сформироваться жизнеспособное новое поколение сосны, так как сомкнутость верхнего полога значительна и, в результате экстремального светового режима, все молодое поколение сосны обречено на постепенное отмирание. Так циклично происходит заполнение подростом сосны той малой по объему части экологической ниши, которая после неко-

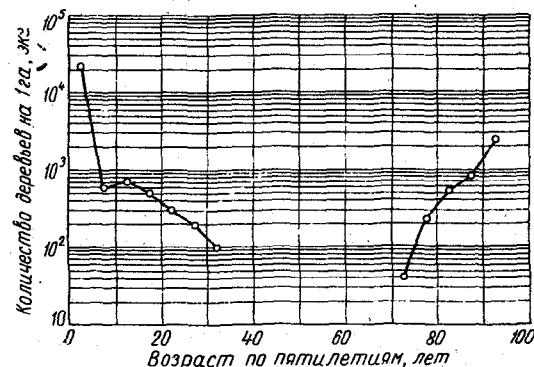


Рис. 3. Возрастная структура ценопопуляции сосны в сосняке багульниково-сфагновом на стадии восстановительной смены.

торого разреживания древостоя несколько увеличивается, а затем при новом смыкании полога снова уменьшается, приводя к резкому сокращению числа молодых особей и ухудшению их жизненного состояния.

В участках леса, где процесс развития идет по типу восстановительных смен, очень четко прослеживается цикличность прироста деревьев и связь ее с аналогичными колебаниями климата, особенно в одновидовых и разновозрастных древостоях. Проведенные исследования (Кокин, 1972) позволили показать, что динамика прироста древостоев (степная зона Зауралья) при восстановительных сменах в значительной степени обусловлена климатическими факторами, которые определяют общий характер цикличности процесса, а фитоценоотические и эдафические факторы вносят только незначительные частные отклонения (рис. 4).

При возрастных сменах и сменах поколений в разновозрастных древостоях характер влияния климатических и фитоценоотических факторов на динамику лесов существенно видоизменяется. Динамика прироста в значительной степени определяется фитоценоотическими факторами, а структура ценопопуляций и их численность регулируются в основном климатическими. Это хорошо можно проследить на примере

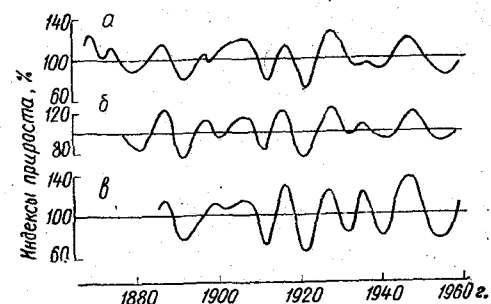


Рис. 4. Синхронность 11-летнего цикла в динамике радиального прироста в различных ценопопуляциях сосны (а, б, в) степной зоны Зауралья.

изменения численности и возрастного состава ценопопуляции ели в осоково-сфагновых ельниках при анализе в них возрастных смен (Комин, 1970). Ранее (Комин, 1963) было показано, что формирование циклично-разновозрастной структуры осоково-сфагновых ельников (подзона

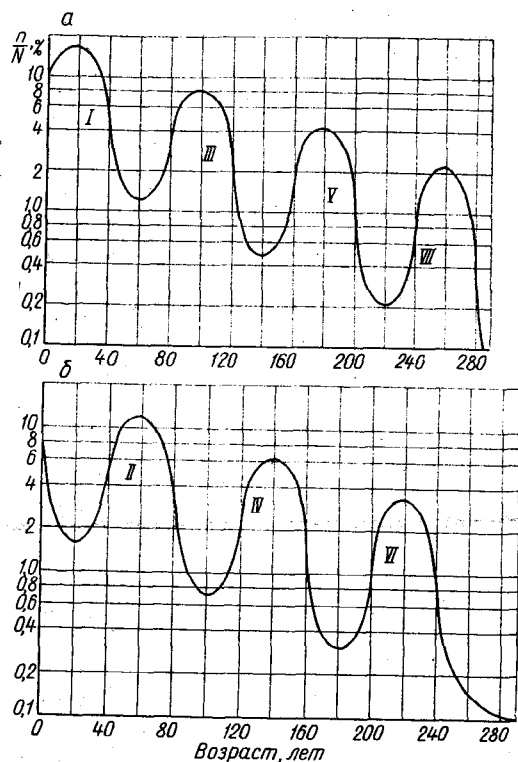


Рис. 5. Возрастная структура ценопопуляции ели в фазе спелости (а) и в фазе приспевания (б) древостоя (I, II, III, IV, V, VI и VII — стадии развития возрастных поколений).

северной тайги Зауралья) обусловлено вековыми колебаниями климата.

Изменение климатических условий в вековом цикле в сторону понижения температуры и увеличения увлажненности значительно уменьшает объем экологической ниши для ценопопуляции в целом, что приводит к сокращению численности ценопопуляции, а следовательно, и к изменению ее возрастного состава. Из древостоя в первую очередь выпадают наиболее старые, не способные адаптироваться к новым условиям индивиды. Хотя в напряженных условиях изреживание древостоя идет во всех поколениях ели, все же сокращение численности ценопопуляции осуществляется в основном за счет преобладающего отмирания наиболее старых особей. Фаза спелости древостоя (рис. 5, а) быстро сменяется фазой приспевания (рис. 5, б), благодаря этому ценопопуляция резко омолаживается, усиливается ее адаптивная способность.

В период, когда идет обратный процесс, — неблагоприятные условия среды сменяются более благоприятными, — эта значительно обновленная в возрастном смысле ценопопуляция ели является более мобильной в стремлении полностью занять пространство расширяющейся экологической ниши, что выражается в усилении естественного возобновления и увеличении продуктивности.

Как отмечает А. А. Корчагин (1964), устойчивость и степень благополучия ценопопуляции целиком зависят от скорости приспособления ее к новым условиям среды. Поэтому для ценопопуляций, образованных долгоживущими особями, наиболее существенное значение в поддержании устойчивости будет иметь не постоянный набор разнородных групп, а способность к быстрой перестройке структуры, к значительному изменению возрастного состава и численности.

По мнению Е. Н. Синской (1961), для вида в целом выгодно иметь в сообществе особи с различными наследственными свойствами. Наличие в ценозе особей с различной реакцией на изменения условий среды помогает ценопопуляции поддерживать свое существование в значительно широком диапазоне климатических условий, так как одни особи лучше переносят засуху, а другие — переувлажнение.

Такие ценопопуляции, как нам представляется, будут наиболее жизнеспособными только в сообществах, образованных видами с непродолжительным периодом жизни особей. Для ценопопуляций древесных растений такая генетическая структура вряд ли будет полезной, ибо за время жизни одного поколения деревьев (100—400 лет) годы с экстремальными условиями по увлажнению или термическому режиму повторяются несколько десятков раз и в результате вся ценопопуляция может погибнуть: одна часть особей — от экстремальных температур, другая — от переувлажнений и засух.

Поэтому ценопопуляции древесных видов должны состоять из особей, наиболее устойчивых к конкретным неблагоприятным условиям среды. Экологическая приспособляемость всех особей или, по крайней мере, преобладающего большинства из них должна перекрывать тот диапазон изменчивости условий, который наблюдается в конкретном лесорастительном регионе, так как процесс восстановления лесных фитоценозов очень длительный с довольно частыми проявлениями экстремальных условий. Например, для районов степи и лесостепи, где наблюдается почти ежегодный дефицит влаги, ценопопуляции, образованные наиболее засухоустойчивыми особями, несомненно будут иметь преимущество перед ценопопуляциями, составленными особями с разной приспособляемостью. В последних большая часть особей погибнет во время неоднократно повторяющихся засух и тем самым снизится конкурентоспособность всей ценопопуляции.

В районах с недостатком тепла (лесотундра и северная тайга), наоборот, более устойчивыми будут те ценопопуляции, в которых преобладают особи, способные переносить значительное переувлажнение, а также низкие зимние и летние температуры. В этих условиях наличие приспособленных к засухе особей вряд ли сможет повысить устойчивость ценопопуляции, так как засухи в лесотундре и в северной тайге наблюдаются очень редко и в течение коротких отрезков времени.

Ценопопуляции, слагающие ценозы, в оптимальных условиях гидротермического режима обычно не испытывают на себе воздействия крайних значений температур и увлажнения, поэтому и колебания в них, связанные с воздействием климатических факторов, выражены слабее по сравнению с районами, экстремальными для произрастания древесной растительности.

Это особенно хорошо прослеживается на результатах анализа радиального прироста ценопопуляций сосны из разных зональных (и подзональных) подразделений территории Зауралья. Установлено (Кокин, 1978), что амплитуда колебаний прироста ценопопуляций сосны во всех циклах закономерно увеличивается при продвижении как на север, так и на юг от подзоны южной тайги. Связано это с тем, что на Урале и в Заурале в подзоне южной тайги соотношение тепла и влаги является оптимальным — количество выпадающих осадков соответствует их испарению (Иванов, 1962), что обеспечивает наиболее устойчивый термический и гидрологический режим даже при наличии определенных асинхронных колебаний основных климатических факторов.

В подзоне южной тайги понижение или повышение температуры, увеличение или уменьшение количества атмосферных осадков в отдельные годы или вегетационные периоды не вызывают критических ситуаций для произрастания древесной растительности. Лесные сообщества, образованные самыми разнообразными сочетаниями ценопопуляций, обычно без большого ущерба переносят такие нарушения баланса тепла и влаги. Тем более что эти нарушения, как правило, не бывают длительными по продолжительности и сильными по амплитуде колебаний, и в ближайшие годы необходимый баланс климатических факторов довольно быстро восстанавливается.

Итак, можно констатировать, что в умеренной зоне циклическая динамика лесных фитоценозов управляется климатическими факторами, а фитоценотические факторы корректируют эту динамику и тем значительнее, чем ближе к оптимуму условия существования древесной растительности. Но во всех случаях циклическая динамика лесных сообществ способствует более полному использованию ценопопуляцийми тех экологических ниш, которые они занимают. В результате циклических изменений природных условий объем экологических ниш значительно колеблется (Семечкин, 1967, 1975), благодаря чему ценопопуляции перестраивают структуру и меняют скорость своего развития. Тем самым достигается почти максимально возможное заполнение экологической ниши при любом ее объеме. Отсутствие циклическости в динамике фитоценозов привело бы к использованию экологической ниши только на уровне ее минимального объема. Следовательно, циклическая динамика лесов имеет большое экологическое значение, так как обуславливает возможность длительного, наиболее устойчивого и продуктивного функционирования фитоценозов в широких пределах изменений природной среды.

Институт экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
11 июня 1980 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Битвинская Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоиздат, 1974, 172 с.
- Долуханов А. Г. О некоторых закономерностях формирования и смен основных формаций лесной растительности Кавказа. — Труды Тбилисского бот. ин-та АН Груз. ССР, 1958, т. 19, с. 71—129.
- Жуков А. Б., Бузыкян А. И. Пути повышения продуктивности лесов. — Лесоведение, 1977, № 5, с. 3—18.
- Иванов Н. Н. Показатель биологической эффективности климата. — Изв. ВГО, 1962, 94, вып. 1, с. 65—70.
- Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития. — Лесное хозяйство и лесная промышленность, 1929, № 10, с. 36—44; № 11, с. 40—47; № 12, с. 41—46.
- Кодесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1956, 262 с.

- Колесников Б. П. Генетическая классификация типов леса и некоторые ближайшие задачи ее совершенствования. — Труды Казахского НИИ лесного хозяйства, Целиноград, 1966, т. 5, вып. 5, с. 38—54.
- Кокин Г. Е. Влияние циклических колебаний климата на рост и возрастную структуру девственных насаждений заболоченных лесов. — Изв. СО АН СССР, сер. биолог.-медиц. наук, 1963, 12, № 3, с. 16—24.
- Кокин Г. Е. Возобновление под пологом девственных заболоченных сосняков и элементы климата. — Записки Свердловского отд. ВБО, Свердловск, 1966, вып. 4, с. 175—178.
- Кокин Г. Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северотаежных заболоченных сосняков Зауралья. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, Свердловск, 1967, вып. 53, с. 207—221.
- Кокин Г. Е. Онтогенез северотаежных заболоченных ельников Зауралья. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, Свердловск, 1970, вып. 66, с. 92—116.
- Кокин Г. Е. 11-летний цикл в динамике прироста сосны степного Зауралья. — В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас, 1972, с. 89—93.
- Кокин Г. Е. Влияние климатических и фитоценологических факторов на прирост деревьев в древостоях. — Экология, 1973, № 1, с. 74—83.
- Кокин Г. Е. Циклическость в динамике лесов Зауралья. Автореф. докт. дисс. Свердловск, Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1978, 39 с.
- Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный состав) растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника, М.—Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 63—131.
- Крылов Г. В., Таланцев Н. К. Динамика лесообразовательного процесса в лесах Западной Сибири в связи с колебаниями климата. — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1970, № 5, вып. 1, с. 8—12.
- Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976, 284 с.
- Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Изд. Казанского ун-та, 1976, 157 с.
- Молчанов А. А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука, 1976, 124 с.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Изд. 6. М.—Л.: Сельхозгиз, 1931, 341 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975, 740 с.
- Работнов Т. А. Флюктуационная изменчивость фитоценозов. — В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968, с. 5—8.
- Работнов Т. А. О циклической изменчивости фитоценозов. — Экология, 1975, № 5, с. 5—8.
- Семечкин И. В. Поколение деревьев — естественная элементарная единица при изучении строения древостоев в статике и динамике. — В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967, с. 119—122.
- Семечкин И. В. Основные методологические вопросы исследования динамики древостоев. — В кн.: Методологические вопросы лесоведения. Новосибирск: Наука, 1975, с. 105—122.
- Синская Е. Н. Проблема популяции у высших растений. Л.: Изд. Всесоюзного института растениеводства ВАСХНИИЛ, 1961, вып. 1, 152 с.
- Скрябин М. П. О значении зольного и азотного питания в жизни леса. — Труды Воронежского государственного заповедника, 1954, вып. 5, с. 86—97.
- Скрябин М. П. Некоторые современные задачи лесоведения. — Бот. журнал, 1965, 50, № 2, с. 165—172.
- Скрябин М. П. Г. Ф. Морозов и некоторые задачи лесоведения. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, Свердловск, 1970, вып. 67, с. 15—21.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Т. 1. Л.: Наука, 1972, 419 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977, 302 с.
- Ткаченко М. Е. Леса Севера. — Труды по лесному опытному делу в России. СПб, 1911, вып. 25, 91 с.
- Ткаченко М. Е. Возникновение и распространение лесохозяйственных идей. М.: Изд. Центрального дома специалистов, 1929, 24 с.
- Четвериков С. С. Волны жизни (из лепиделторологических наблюдений 1903 г.). — Дневник зоол. отдела Императорского общества любителей естествознания и этнографии, 1905, т. 3, № 6, с. 103—105.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд. Ленинградского университета, 1964, 447 с.
- Vinš V. Struktura a vývoj prízrozených porostů s jedlí. — Práce výzkumn. ústavů leš. ČSSR, 1961, № 23, s. 63—159.