

## **СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗОНАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ: СРАВНИТЕЛЬНО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ, ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ**

© 2012 А.А. Тишков

Институт географии РАН

Поступила 15.03.2012

В статье обсуждаются закономерности сукцессий зональной растительности и результаты их географического анализа. Приводятся характеристики скорости, стадийности, динамики продуктивности первичных и вторичных сукцессий тундр, тайги, дубрав, степей и пустынь. Обсуждаются особенности современных антропогенных сукцессий и их значение для сохранения биоразнообразия.

**Ключевые слова:** динамика растительности, зональные экосистемы, продуктивность экосистем, природные и антропогенные сукцессии.

Рекомендуя использование результатов исследований сукцессий зональной растительности для обоснования мер по сохранению биоразнообразия и восстановлению нарушенных экосистем, мы обращаем внимание на следующие позиции.

1. В отличие от относительно целостных образований - видов, эволюционный тренд которых направлен на повышение устойчивости эволюционирующей системы и сужение «норм реакции» на внешние факторы, - у сукцессионных систем главное – поддержание разнообразия состояний элементарных структур ландшафта во времени (эпифаций, в представлениях В.Б. Сочавы) и их биоты. Благодаря функционированию сукцессионных систем сохраняется глобальное, региональное и локальное биоразнообразие. То есть в основе их эволюционного тренда (филоценогенеза) – наличие факторов, способствующих проявлению во времени и пространстве первичных и вторичных сукцессий, их пионерных, производных и климаксных стадий.

Человек способен либо «блокировать» климакс (за счет смены доминантов заключительных стадий сукцессии, частоты воздействий и пр.), либо создавать новые экотопы и климатопы для реализации других рядов и серий сукцессии, тем самым, расширяя или сужая состав флористического [3] и фаунистического комплексов, формируя новые границы видовых ареалов, смещая биогеографические рубежи [8].

Важно, что в новых, создаваемых человеком, условиях *пространственные перестройки также осуществляются по законам эволюции*, т.к. преимущества получают состояния ландшафта (его фаций), которые эффективнее, с меньшими потерями осуществляют биологический круговорот и регуляцию энергетических потоков [1]. «*Вытеснение*» менее эффективных ландшафтов осуществляется через изменения экологических ниш биоты и разрушение исходной (исторически обусловленной) сопряженности слагающих ее видов растений. Аналогичным образом в прошлом происходи-

ли «биогеографические кризисы», связанные с климатическими изменениями – дестабилизация в «закрытой» экосистеме начиналась благодаря возникновению несоответствия «нормы реакции» организмов современной среде и «каскадного эффекта» изменений – нарушению связей видов между собой, их взаимодействия со средой и с биотическими потоками межэкосистемного обмена. Поэтому *главное в сохранении биоразнообразия, наряду с сохранением ландшафтного и биотопического разнообразия, сохранение самой сукцессионной изменчивости растительности - эндо- и экзогенеза.*

2. Значительное количество утрат биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях (а именно на них ведется мониторинг биоразнообразия и можно оценить потери и «приобретения») в последние десятилетия связаны с развитием резерватогенных сукцессий, которые в ряде случаев возникают из-за ориентирования заповедного режима на сохранение/восстановление исходной климаксной (зональной) растительности. В итоге рекомендаций, что делать с теми охраняемыми видами растений и животных, которые характерны для ранних и средних стадий сукцессии в заповедниках, ни в законодательстве, ни в нормативных документах по охране природы рекомендаций нет.

Постепенно по мере старения нашей заповедной системы подходят сроки восстановления нарушенных экосистем, вошедших ранее в состав тех или иных ООПТ – зарастают лесом крупные лесные поляны, в т.ч. остепненные, развивается вторичные леса на ранее косимых сырых лугах с обилием редких орхидных. В субальпийском поясе гор после сокращения пастбищных нагрузок исчезают уникальные по видовому богатству луга. «Острова» луговых степей в условиях мезофилизации постепенно зарастают кустарниками, деревьями и замещаются вейничниками. Созданные ради сохранения древнерусского лесополевого ландшафта с высоким уровнем биоразнообразия (сочетание лесных и луговых суходольных экосистем) заповедники зарастают лесом.

Наши исследования в Воронежском заповеднике [10], повторившие в 1965 и 1985 гг. геоботани-

---

Тишков Аркадий Александрович, д.г.н., проф., заместитель директора, e-mail: tishkov@biodat.ru.

ческие описания на строго маркированных пробных площадях 1930-х годов показали четкую сходимость точек на ординационных полях, т.е. сокращение разнообразия экологических условий, а, следовательно, и биоразнообразия, благодаря восстановлению зональной растительности (в данном случае – дубрав). Аналогичная картина, но в отношении еловых лесов, была выявлена в Валдайском национальном парке.

**Какие общие закономерности протекания сукцессий необходимо знать тем, кто ставит задачу сохранения и восстановления биоразнообразия?** Остановимся на наиболее важных и значимых для практиков охраны природы, выявленных нами в процессе многолетних полевых исследований сукцессий на хроно-хорологических рядах и пробных площадках: в тундрах [5], темнохвойных [6] и широколиственных [10] лесах, степях [8], пустынях [9] и высокогорьях [7].

**Продолжительность становления и восстановления зональной растительности.** Она колеблется от 25 (100)-200 до 3000-3500 лет в зависимости от «удаленности» состояния исходного экотопа от «локального» оптимума на физическом и химическом градиентах среды, а также от характерного времени онтогенеза эдификаторов климаксных стадий, сроков достижения ими периода плодоношения и способности к формированию полночленных (по составу и разнообразию жизненных форм) сообществ с разновозрастными популяциями. На скорость первичной и вторичной сукцессии оказывает разновременная масштабность стока и эмиссии углерода в биоте (несколько лет – столетия) и почве (сотни и первые тысячи лет). Обычны случаи, когда вторичная сукцессия замедляется или даже блокируется из-за дефицита семян пионерных стадий (районы нового освоения в Арктике и Субарктике), частоты «оборота огня» (смена вторичных сосняков ельниками или дубравами), инвазиями чужеродных видов (некоторые степные залежи, сообщества макрофитов пресных мелководий) и пр.

**Стадийность сукцессий.** Количество выявляемых стадий (по смене доминантов, жизненных форм и пр.) меняется от 2-3 до 5-6 с максимумом в зональных лесах. Их последовательность (от пионерных стадий через производные к климаксу) имеет четкую зональную и провинциальную специфику, связанную с особенностями структуры сукцессионной системы (наличием зонально-обусловленных рядов и серий). Нарушение характера стадийности и последовательности сукцессий в процессе хозяйственной деятельности приводит к формированию антропогенных субклимаксов и дисклимаксов, возникновение которых связано с редукцией терминальных состояний растительности, дефицитом видов для формирования заключительных стадий сукцессии (например, для степных островов в аграрном ландшафте), а также с увеличением частоты нарушений растительных сообществ. Интересно, что редукция демутиационного

процесса на степных залежах, отмечаемая нами, наблюдается практически повсеместно в границах ареала Евразийских степей [4].

**Роль и место внешних и внутренних факторов динамики.** При изучении сукцессий растительности выявляется, что роль автохтонных процессов растет по мере развития сукцессии темнохвойных лесов и субарктических южных тундр, а аллохтонных процессов – в полярных пустынях, арктических тундрах и пустынях. Эти закономерности важны для определения стратегии территориальной охраны зональной растительности и выбора методов стимулирования ее восстановления.

**Преимственность флоры в процессе сукцессии.** Она наиболее высокая в сукцессиях безлесных фитоценозов (особенно в тундрах, степях и пустынях). В сукцессионную систему включена практически вся локальная флора, в т.ч. ее адвентивная составляющая и многие инвазийные виды, но непосредственно в плакорных условиях состав флоры редко превышает 30-50 % от суммарного числа видов. В сложении ранних стадий вторичных сукцессий степей, широколиственных лесов и южной тайги заметную роль могут играть чужеродные виды, а в горах нами выявлялись случаи внедрения видов альпийского и субальпийского поясов в сукцессионные системы лесного пояса для формирования ранних стадий сукцессии. Имеющие наиболее высокий уровень разнообразия предклимаксные стадии имеют высокий коэффициент флористической общности, как с производными, так и с климаксными стадиями. «Пик» флористического разнообразия в сукцессиях зональной растительности отмечался нами: на ранних стадиях – в арктических тундрах и пустынях, на средних – в темнохвойной тайге, на заключительных, в т.ч. предклимаксных – в широколиственных лесах, степях и субальпийских и альпийских сообществах. Преимственность флоры в сукцессиях тундр обеспечивается во многом спорными растениями, 60-70 % которых сохраняются от средних стадий в климаксе. В еловых лесах климаксная стадия включает лишь 20-30 % видов растений предклимаксной стадии и только 3-5 % флоры второй стадии (длительно-производных лесов).

**Продуктивность растительности разных стадий сукцессии.** Как уже отмечалось, скорости и характер сукцессий зональной растительности во многом определяется биологическим круговоротом и динамикой углерода в фитомассе и почве [6]. М.А. Глазовская [2] показала, что подстилка и цикличность ее разложения имеет временной масштаб от года (степи, прерии) до десятилетий (тундра, тайга). Следующий резервуар хранения и трансформации углерода – растительность (от годов до столетий). Далее известно, что возраст гумуса гуминовых кислот в гумусовом горизонте почв – несколько сотен и тысячи лет, в иллювиальном и метаморфическом горизонте – 3,5-5,0 тыс. лет, а в переходном горизонте ВС и в горизонте С (до 150 см)

– 8,0-11,0 тыс. лет. В итоге педосферный цикл по  $C_{14}$ -датировкам охватывает 10-12 тыс. лет (фактически весь голоцен). Сукцессии растительности – процесс, охватывающий продукционно-деструкционные процессы именно в почве, в горизонтах А и В (ниже – это уже геологический процесс), т.е. его временные рамки не превышают 3,5-5,0 тыс. лет. Максимальные значения продукции фитомассы отмечаются на ранних стадиях сукцессии – в зонах темнохвойных лесов и степей, на средних – в светлохвойных и широколиственных лесах и пустынях, на заключительных – в арктических тундрах. Запасы фитомассы обычно максимальны на близких к климаксу стадиях в южной тайге, хвойно-широколиственных и широколиственных лесах или в климаксом состоянии – светлохвойные леса, тундры и пустыни.

**Средообразующая роль биоты.** Средообразующая деятельность биоты – главная движущая сила сукцессии. Трансформация экотопа в процессе сукцессии наиболее высокая в лесах и степях, хотя по степени изменения исходных физических параметров почв выделяются тундры (за счет трансформации криогенных процессов и глубины протаивания мерзлоты). Роль животных-фитофагов в сукцессиях зональной растительности определяется, с одной стороны, стимулированием смен на средних и близких к климаксу стадиях (дикий северный олень и лемминги – в тундре, лось и грызуны-зеленояды – в лесах, сайгак, джейран, песчанки, суслики, сурок – в сухих степях и пустынях), а с другой – поддержанием относительно равновесного состояния на терминальной стадии развития растительности (насекомые-обитатели крон, белка, грызуны-семенояды – в тайге и широколиственных лесах). Нами выявлено, что в локальных зональных фаунах млекопитающих-фитофагов значительное количество видов связано трофически с дигрессивными субэдификаторами – растениями, играющими ведущую средообразующую роль на ранних и средних стадиях сукцессии. Это позволяет говорить об их ведущей роли в стимулировании сукцессии и важности сохранения фаунистического разнообразия для поддержания разнообразия флоры.

**Возникновение новых зональных черт вторичных сукцессий.** С возрастанием роли антропогенных факторов в современной динамике растительности и расширением площадей, занятых нарушенной вторичной растительностью выявляются отклонения в характере вторичных сукцессий. Во-первых, расширяется спектр видов, участвующих в сложении пионерных стадий сукцессии – за счет видов-интродуцентов (особенно в районах нового освоения в тундрах и северной тайге), выхода на плакор растений интразональных местообитаний, снижения границ распространения в горах и пр. Во-вторых, расширяется состав сообществ, формирующих начальные и средние стадии сукцессий. По мере роста площадей нарушений или, наоборот,

изменения режима использования земель (в случае с забрасыванием аграрных земель и формированием территорий, занятых залежами) меняются ареалы серийной растительности (например, движение производной сухостепной и полупустынной растительности на север, формирование очагов «остепенения» на землях, ранее занятых полупустынными комплексами; распространение в тундровой зоне злаковых сообществ и пр.). В-третьих, возникает дефицит флоры для формирования средних и заключительных стадий сукцессий, что связано с увеличением размеров нарушений, «островизацией» зональной растительности (например, степной и широколиственных лесов), с ростом частоты и глубины нарушений. Это приводит к блокированию сукцессий, исчезновению собственно климаксовой растительности на значительных пространствах и доминированию антропогенных субклимаксов и дисклимаксов. В-четвертых, увеличиваются сроки и скорости восстановления зональной растительности после нарушений и продолжительность отдельных стадий.

Характер выявляемых изменений приобретает черты антропогенных эволюционных преобразований, т.к. они наследуются и воспроизводятся, закрепляясь в сукцессионной системе (ее рядах и сериях) за счет внедрения в них новых видов и ассоциаций, обретения видами нового сукцессионного статуса, изменения параметров их средообразующей деятельности. Из этого следует, что задачи сохранения и восстановления биоразнообразия должны ориентироваться на новую ситуацию, например, учитывать формирующуюся зональную специфику антропогенных сукцессий. Так, в тундровой зоне, практически все рекультивированные участки заболачиваются или сохраняются на луговой стадии, не характерной для демулационных рядов тундр. Сокращение сроков «оборота огня» в таежных лесах приводят не только к доминированию на значительных пространствах пирогенных субклимаксов, но и по системе обратных связей – к изменению регионального климата, динамики мерзлоты, продуктивности леса и биогеографическим перестройкам. Изменения в ходе постагрогенных сукцессий степной растительности и дефицит растений климаксовых сообществ привели к задержкам восстановления (увеличению сроков сорно-бурьянных стадий) и, местами, блокированию залежной сукцессии на ранней и средней стадиях. В высокогорьях, многие изменения в восстановительных сукцессиях возникли, в том числе и в связи с ослаблением пастбищной нагрузки, поддерживающей баланс видов определенных жизненных форм и в целом видовое богатство субальпийских и альпийских сообществ.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах. Азот и зольные элементы в

природных наземных экосистемах. Отв. ред. А.А. Тишков // Новосибирск: изд-во СО РАН: 2008. – 280 с.

2. Глазковская М.А. Педолитогенез и континентальные циклы углерода // М.: Книжный Дом Либроком. – 2009. – 336 с.

3. Миркин Б. М., Ямалов С. М., Баянов А. В., Наумова Л. Г. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видового богатства растительных сообществ // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70. – № 4. – С. 285-295

4. Намзалов Б.Б., Дубровский Н.Г., Ооржак А.В. Особенности залежной сукцессии в Туве // Вестник Бурятского ун-та: сер.2. – Вып. №7. – 2005. – С. 200-205.

5. Тишков А.А. Первичные сукцессии экосистем арктических тундр западного побережья Шпицбергена (Свальбарда) // Изв. АН СССР. Сер. геогр. - 1985. - №3. - С.95-105.

6. Тишков А.А. Роль сукцессий во временной органи-

зованности геосистем // Геосистема во времени. М.: Институт географии АН СССР. – 1991. – С.118-132

7. Тишков А.А. Первичные сукцессии растительности на моренах ледника Ронгбук (г. Эверест, Китай) // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2007. – №1. – С. 28-35.

8. Тишков А.А. Биогеографические последствия природных и антропогенных изменений климата // Успехи современной биологии. – 2011. - Т. 131. - №4. - С. 356-366.

9. Тишков А.А., Турсина В.И. Динамика структуры и продуктивности солянково-полынной пустыни в условиях умеренного выпаса и изоляции // Проблемы освоения пустынь.–1991. – №5. – С. 80-83.

10. Утехин В.Д., Тишков А.А., Каишарова В.П., Стародубцева Е.П., Савов К.В. Использование методов ординации для изучения сукцессий заповедной растительности // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. – 1990. – С.151-163.

## PLANT SUCCESSIONS OF ZONAL ECOSYSTEMS: GEOGRAPHICAL ANALYSIS, SIGNIFICANS FOR CONSERVATION AND RESTORATION OF BIODIVERSITY

© 2012 A.A. Tishkov

Institute of geography, Russian academy of sciences

The regularities of zonal vegetation successions and results of their geographical analysis are discussed. The comparated temporal parameters, number of stages, productivity of early, middle and climax communities of primary and secondary successions in tundra, taiga, oak-forests, steppe and deserts are given. Specific traits of nowadays anthropogenic successions and its significance for biodiversity conservation are shown.

**Key words:** *dynamic of plant communities, zonal ecosystems, ecosystems' productivity, natural and anthropogenic successions.*