

УДК 581.524.34

ПОЛИВАРИАНТНАЯ МОДЕЛЬ ПЕРВИЧНОЙ СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЭКОТОПИЧЕСКИ ГЕТЕРОГЕННОЙ ТЕРРИТОРИИ (НА ПРИМЕРЕ КАРЬЕРОВ ЛЕСОТУНДРЫ)**Сумина О.И.***Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург,
e-mail: sumina@bio.spbu.ru*

На примере самозарастания песчаных карьеров разработана модель, описывающая формирование растительности в ходе первичной сукцессии на территории со сложным рельефом поверхности и соседством контрастных экотопов.

Ключевые слова: поливариантная модель, песчаный карьер, первичная сукцессия, контрастные экотопы

MULTIVARIATE MODELS OF PRIMARY VEGETATION SUCCESSION ECOTOPIC ON HETEROGENEOUS TERRITORIES (ILLUSTRATED CAREER FOREST-TUNDRA)**Sumina O.I.***St. Petersburg State University, St. Petersburg, e-mail: sumina@bio.spbu.ru*

The «polyvariant model» of plant cover development during primary succession on territory with complex relief and set of diverse ecotopes is working out. The model is based on the results of long-term study on forest tundra abandoned sandy quarries. The 5 main types of quarry's ecotopes are distinguished. Start time and duration of succession stages differ within these types of ecotopes. The primary succession stages sequence in each type of ecotope is described in detail, and the scheme of the «polyvariant model» is done.

Keywords: a polyvariant model, a sand quarry, a primary succession, contrasting ecotopes

По результатам изучения самозарастания песчаных карьеров лесотундры (Долгова, Сумина, 2007; Сумина, 2009; Сумина и др., 2009; Сумина и др., 2010 и др.) разработана модель первичной сукцессии на экотопически неоднородной территории со сложным рельефом поверхности. Модель названа поливариантной, так как учитывает особенности сукцессионных процессов в различных местообитаниях. Их разнообразие в карьере сводится к 5 типам экотопов:

- 1) автоморфные (элювиальные) верхней части склонов;
- 2) транзитные трансэлювиальные средней части склонов;
- 3) трансэлювиально-аккумулятивные подножий склонов;
- 4) аккумулятивные ровной донной части;
- 5) аккумулятивные экотопы водоемов.

Растительность восстанавливается медленнее всего в элювиальных экотопах (1), быстрее – в трансэлювиально-аккумулятивных и аккумулятивных (3 и 4), но раньше других устойчивые сообщества формируются в водоемах (5). «Запаздывание» начала фаз сукцессии растёт в ряду: 5 → 4 и 3 → 2 → 1 (рисунок). Этапы первичной сукцессии в разных экотопах имеют разную длительность.

0. Нулевой этап сукцессии («голый» субстрат). По окончании эксплуатации карьера во всех экотопах представлена единая

минеральная матрица для развития растительности и почв. Реакция почвенного раствора близка к нейтральной и достоверно не изменяется с глубиной. Растительность и почва отсутствуют, но в пробах грунта присутствуют микромицеты (Сумина и др., 2010). **0-1. Стартовый этап (начало заселения).** Характеристики субстрата, состав и распределение почвенной микробиоты остаются как на нулевом этапе. В большинстве местообитаний растительности нет, только в экотопах 3 и 4 типа появляются пионерные виды (*Descurainia sophioides*, *Polygonum humifusum*, *Koenigia islandica*, *Rorippa palustris*, *Tripleurospermum hookeri*) – одно-двулетние травы со стержневой корневой системой. ОПП менее 5%. Структура покрова простая чистая пунктатная (Сумина, 2011). В благоприятных условиях данный этап сукцессии можно наблюдать уже в первый год после завершения эксплуатации или на отработанных участках действующих карьеров.

1. Первый этап (собственно пионерная стадия). Во всех экотопах субстрат существенно не изменен сравнительно с нулевым этапом; pH нейтральный. Преобладает химическое выветривание. Усиливается специфическая для разных экотопов динамика биофильных элементов, что способствует дифференциации процессов восстановления растительности.

1) Автоморфные (элювиальные) экотопы – сухие, дренированные местообитания, где снег не залеживается весной, биофильные элементы активно смыываются талыми и дождевыми водами и возможна ветровая эрозия. Здесь идет поселение растений-пионеров: одно- двулетних трав со стержневой корневой системой (*Descurainia sophioides*, *Polygonum humifusum*), дву- многолетних короткокорневищных (*Tripleurospermum hookeri*), многолетних длиннокорневищных (*Chamaenerion angustifolium*). ОПП не более 5–10%. Структура покрова простая чистая пунктатная. Сосудистые растения не оказывают заметного химического воздействия на субстрат. Кислотность

грунтов не изменяется и близка к нейтральной.

2) Транзитные трансэлювиальные экотопы склонов обладают контрастным режимом увлажнения – влажные периоды после дождей быстро сменяются сухими. Здесь идет миграция биофильных элементов и возможна вторичная эрозия: смыл, образование промоин и обрушение грунта. В этих экотопах растения-пионеры представлены длиннокорневищными многолетниками (*Equisetum arvense*, *Chamaenerion angustifolium*). ОПП 5–20%. Структура покрова простая чистая пунктатная. Отмечается местное усиление кислотности субстрата в корневой зоне растений.

Этапы первичной сукцессии	Типы экотопов карьера				
	1 (верх склона)	2 (склон)	3 (подножье склона)	4 (днище карьера)	5 (водоем)
0. Нулевой	–	–	–	–	–
0-1. Стартовый	–	–	П	П	–
1. Пионерный	П	П	Т	Т	П-гиг
2. Злаковый	Т	Т	Зл-к	Зл-к	Гиг
3. Кустарниковый	Зл-к		И		Гиг
4. Завершающий	О	К-д	И	К-д	Гиг
5. Финальный	О	Р	И	Р	Гиг

Схема смены сообществ в ходе первичной сукцессии на территории карьера.

Обозначения: – – растительность отсутствует; П – слабосомкнутые сообщества пионерных видов; П-гиг – слабосомкнутые сообщества влаголюбивых трав; Гиг – водные и прибрежноводные сообщества; Т – слабосомкнутые сообщества с плотнотравными травами и всходами кустарников; Зл-к – сообщества злаков с фрагментарным кустарниковым ярусом; И – кустарниковые ивняки (различные); О – заросли ольховника; К-д – сообщества с кустарниками и фрагментарным ярусом из подроста деревьев; Р – елово-березово-лиственничные редины (различные). Названия типов экотопов см. в тексте

3) Трансэлювиально-аккумулятивные экотопы нижней части склонов – это местообитания с умеренным, местами сильным увлажнением, где весной залеживается снег, идет намыв грунта, аккумуляция биофильных элементов и илистых фракций. Заселение начинается на стартовом этапе, и к пионерной стадии уже сформированы слабосомкнутые разнотравно-злаковые группировки с ОПП 5–20%. Вслед за растениями-пионерами в них появляются плотнотравные травы с мочковатой корневой системой (*Deschampsia obensis*, *Festuca ovina*) и всходы ив (*Salix viminalis*, *S. phylicifolia*, *S. hastata*). На самых влажных участках поселяются пионерные мхи (*Ceratodon purpureus*, *Bryum* sp. и др.). Структура покрова простая смешанная пунктатно-ротундатная. Реакция грунтов слабокислая. Заметного химического воздействия растений на субстрат нет. Активность по-

чвенных микроорганизмов наиболее высока в корневой зоне плотнотравных злаков.

4) Аккумулятивные экотопы ровных поверхностей в донной части характеризуются умеренным или избыточным периодически застойным увлажнением. Как и у подножий склонов (3), здесь идет намыв грунта, аккумуляция биофильных элементов и илистых фракций. Развитие растительности в этих двух типах экотопов не различается, и в дальнейшем мы описываем их вместе.

5) В аккумулятивных экотопах водоемов также накапливаются биофильные элементы, но их концентрация в водной среде может быть меньше, чем в местообитаниях 3 и 4 типа. На дне водоема откладываются тонкодисперсные фракции. Идет поселение видов гигро- и гидрофитов, в основном – корневищных многолетников (*Eriophorum* spp., *Equisetum fluviatile*). ОПП 5–20%.

Структура покрова простая чистая пунктатная или амбитная.

2. Второй этап (переходная – «злаковая» – стадия). Общая направленность физико-химических процессов во всех экотопах не изменяется. Преобладает химическое выветривание, хотя по сравнению с первым этапом биологическое выветривание усиливается. Грунты сохраняют нейтральную или слабокислую реакцию. В некоторых экотопах начинается образование подстилки. Среди почвенных микромицетов повышается доля темноокрашенных грибов, участвующих в образовании коллоидных форм гумуса. По экотопам:

1) Продолжается смыл и вынос подвижных форм биофильных элементов, но эти процессы активны только во влажный период (после дождя или таяния снега). Вынос тонкодисперсных фракций изменяет гранулометрический состав грунта. Преобладает химическое выветривание *in situ*. Местообитание – олиготрофное. ОПП 10–25%. Структура покрова простая смешанная пунктатно-ротундатная или пунктатно-ротундатно-амбитная. Доминируют злаки, возрастает их видовое разнообразие, местами появляются проростки кустарников (ольховник). Распространены разнотравно-злаковые ценозы с участием пионерного разнотравья, корневищных, рыхлодерновинных и плотнодерновинных злаков. В корневой зоне последних отмечается начало очагового гумусообразования.

2) Процессы вымывания и миграции биофильных элементов ускоряются; идет вынос тонкодисперсных фракций; изменяется гранулометрический состав грунта. Химическое выветривание преобладает над биологическим. Наряду с веществами, изменяющимися *in situ*, присутствует аллохтонное вещество. Местообитание – мезотрофное. ОПП 25–40%. Структура покрова простая смешанная пунктатно-ротундатная или пунктатно-ротундатно-амбитная. Состав злаково-разнотравных и разнотравно-злаковых сообществ разнообразен, в них присутствуют длиннокорневищные травы, плотнодерновинные злаки и проростки ив. Господствуют злаки, их видовое разнообразие возрастает. Почвенные микромицеты концентрируются вблизи дерновин злаков, здесь наблюдается начало гумусообразования.

3, 4) Происходит намыв грунта и отложение тонкодисперсных фракций; возможен занос растений со смытым материалом. Вследствие активизации химического и биологического выветривания увеличива-

ется доля доступных форм питательных веществ *in situ*. Местообитание – эвтрофное. Из-за смыкания растительности влажность грунтов увеличивается. На сырых участках заметно растет кислотность. ОПП 30–50%. Структура покрова усложненная пунктатно-ротундатная или пунктатно-ротундатно-амбитная. Доминируют злаки, их видовое разнообразие повышается; усиливается роль кустарников (ив), местами образующих разреженный верхний ярус. Дерновины злаков становятся крупнее и многочисленнее, их воздействие на условия экотопа увеличивается. Наряду с очаговым воздействием на субстрат в корневой зоне, плотнодерновинные злаки меняют микроклимат: в ветровой тени дерновин скапливается мелкий песок, изменяются условия увлажнения, снегонакопления и пр. Кустарники также начинают формировать фитосреду (затенение, образование листового опада, эктомикоризы и пр.). На самых сырых участках мхи образуют сплошной покров. Под ним идет селективное разрушение минералов илистой фракции почвогрунтов и увеличивается кислотность (Сумина и др., 2008). Под моховым покровом преобладают темноокрашенные грибы, способствующие формированию коллоидных форм гумуса, удерживающих влагу. Идет первичное почвообразование.

5) Условия местообитания остаются прежними, в водоеме продолжается аккумуляция тонкодисперсных фракций, седиментационно накапливается ил. Активно протекающие химическое и биологическое выветривание способствуют увеличению доли доступных форм питательных веществ *in situ*. Местообитание – эвтрофное. ОПП 25–40%. Структура покрова простая чистая амбитная. Сообщества сложены влаголюбивыми травами (осоки, пушицы, хвощ топяной). Набор видов довольно беден, образуются одно- мало видовые ценозы, которые практически не отличаются от сообществ естественных водоемов. Таким образом, первыми формируются на карьере водные и прибрежноводные сообщества, мало меняющиеся в дальнейшем.

3. Третий этап (переходная – «кустарниковая» – стадия). Благодаря развитию растительности, процессы миграции биофильных элементов замедляются во всех экотопах. Преобладает биологическое выветривание. Повсеместно ОПП достигает 60–80%. Формирование кустарникового яруса способствует накоплению листового опада и образованию подстилки. Увеличе-

ние влажности почвогрунтов благоприятствует развитию мхов, под ними селективно разрушаются минералы илистой фракции и повышается кислотность. Наблюдается слабое гумусонакопление. По экотопам:

1) Элювиальные процессы «сдерживаются» растительностью, препятствующей выносу биофильных элементов. Структура покрова усложненная пунктатно-ротундатно-амбитная. Быстро развивающийся подрост ольховника обогащает почву азотом, а наличие кальция в его опаде активизирует работу почвенных микроорганизмов (особенно в поверхностном слое). Моховой покров на дренированных участках развит слабо и фрагментарен, обычно мхи встречаются под кронами кустарников.

2) Процессы миграции элементов затухают, благодаря развитию на склонах растительности. Экотопы средней части склона «теряют своеобразие»: здесь преобладают процессы, характерные для местообитаний либо верхней, либо нижней части склона: на одних участках развитие идет как в экотопах 1 типа, на других – как в типе 3. Границы «размываются», и сообщества средней части склона объединяются с растительностью либо его верхней, либо – нижней части.

3, 4) Продолжается аккумуляция биофильных элементов при одновременном интенсивном включении их в биологический круговорот. Реакция почвенной среды в поверхностном слое кислая. Структура покрова усложненная или сложная (пунктатно-ротундатно-амбитная). Формируются двух- трехъярусные сообщества с *Salix viminalis* в верхнем ярусе и *Equisetum arvense* – в травяном. Обычен моховой ярус, непосредственно под которым увеличивается кислотность субстрата и идет разрушение алюмосиликатных минералов. Активность почвенных микроорганизмов, особенно в поверхностном слое, увеличивается сравнительно с предыдущей стадией. Среди почвенных микромицетов появляются виды с целлюлозолитической активностью; встречаются муконовые грибы, способные к быстрой утилизации органики.

4. Четвертый этап (завершающая – с древесным подростом – стадия). Растительность контролирует процессы миграции биофильных элементов. Идет активное биологическое выветривание. ОПП 60–100%. Характерно участие в сообществах подроста березы, лиственницы и ели, увеличение видового разнообразия кустарников и кустарничков, усиление роли мхов и лишайников (их видовой состав приоб-

ретает большее сходство с ненарушенными сообществами). Вертикальная структура растительности усложняется: формируется фрагментарный древесный ярус, а травяно-кустарничковый, моховой (или лишайниково-моховой) ярусы выражены более четко. В подкроновом пространстве молодых деревьев образуются травяно-кустарничково-лишайниково-моховые микрогруппировки, близкие по видовому составу к микрогруппировкам ненарушенных сообществ. Структура покрова сложная пунктатно-ротундатно-амбитная. Растительность становится более элювиально-устойчивой: многолетние древесные породы, перехватывая биофильные элементы, препятствуют их выносу. Значительно возрастают разнообразие и численность почвенных грибов. Почвогрунты имеют кислую реакцию; усиливается подстилкообразование и гумусонакопление; образуются первичные почвы. По экотопам:

1) Процессы выноса биофильных элементов затухают вследствие развития растительности. Местами сформировавшийся покров нарушается вторичной эрозией, что «возвращает» сукцессию на пионерную стадию. В сообществах ольховника растет покрытие лишайников. Появляется подрост березы и лиственницы, увеличивается участие кустарничков и трав, характерных для ненарушенных сообществ, а также мхов и лишайников. Появление лишайников усиливает биологическое выветривание: под их слоевищами активно разрушаются минералы илистой фракции грунтов. Даже в сухих экотопах под лишайниками отмечено повышение кислотности (Сумина и др., 2008).

2) Активность почвенных микроорганизмов наибольшая в поверхностном слое на участках, покрытых лиственным опадом ольховника и березы, и незначительна там, где накапливается хвоя лиственницы.

3, 4) Аккумуляция биофильных элементов замедляется, круговороты веществ «замыкаются». У подножья склона, там, где залеживается снег, сохраняются сообщества хвощево-моховых ивняков с *Salix viminalis*; ивняки с *Salix phylicifolia* и другими видами ив. Во всех этих сообществах древесный подрост развит слабо. На склонах южной экспозиции и в донной части карьера, где снег сходит рано, и почвы лучше прогреваются, для сообществ характерно присутствие подроста лиственницы, березы и ели. Покрытие мхов 50–80%. Заметна роль лишайников, их покрытие местами достигает 50%. Активность почвенных микроорганиз-

мов под хвойными породами сравнительно с лиственными – низкая (из-за малого количества опада и отсутствия азота в нем). Моховой покров ускоряет биологическое выветривание, служит аккумулятором источников питания для почвенных грибов, а также обеспечивает более стабильный режим влажности. Сильное влияние на условия среды оказывают лишайники, под слоевищами которых фиксируется максимальное разрушение минералов илестой фракции и усиление кислотности грунтов.

5. Пятый этап (финальный – устойчивые сообщества). Растительность контролирует процессы миграции биофильных элементов и создает фитоклимат. В течение нескольких десятилетий на карьере формируются устойчивые сообщества: травянистых гигро- и гидрофитов (в водоемах); травяно-моховые ивняки (в сырых местообитаниях у подножий склонов); заросли ольховника (на дренированных склонах). Одновременно происходит развитие сообществ кустарничково-лишайниково-моховых березово-лиственничных и березово-елово-лиственничных реди́н. Возможно, что при естественном развитии сукцессии через 200 лет вся территория карьера будет занята различными вариантами (от сухих олиготрофных до сырых эвтрофных) лиственничных и елово-лиственничных реди́н. В таких сообществах ОПП 90–100%, сомкнутость верхнего яруса – 0,3. Представлены разнообразные

жизненные формы – деревья, кустарники, кустарнички, травы, мхи, лишайники. Выделяется до 5 ярусов; ясно выражена мозаичность покрова. Почвы – подзолы иллювиально-гумусовые глееватые ненасыщенные маломощные. Реакция почвенного раствора кислая. Почвенная микобиота представлена специфическими видами, которые за малым исключением не встречаются на карьерах (Сумина и др., 2010).

Список литературы

1. Долгова Л.Л., Сумина О.И. Почвенные условия и микобиота на разных стадиях восстановления растительности в песчаных карьерах // Экологическая школа в г. Петергофе – наукограде Российской Федерации: проблемы национального сектора Балтийского региона и пути их решения: матер. Региональной молодежн. науч. конф. – СПб., 2007. – С. 134–136.
2. Сумина О.И. Формирование растительного покрова на экотопически неоднородной территории: итоги прямых наблюдений за зарастанием карьеров в лесотундре Западной Сибири // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: тез. докл. Междун. науч. конф. – Апатиты, 2009. – С. 32.
3. Сумина О.И. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2011. – 46 с.
4. Сумина О.И., Лесовая С.Н., Долгова Л.Л. Изменение минералогического состава пород под действием пионерной растительности при зарастании карьеров // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. – 2008. – Вып. 1. – С. 32–37.
5. Сумина О.И., Попов А.И., Власов Д.Ю. и др. Поливариантная модель формирования экосистемы в ходе первичной сукцессии // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: тез. докл. Междун. науч. конф. – Апатиты, 2009. – С. 104.
6. Сумина О.И., Власов Д.Ю., Долгова Л.Л., Сафронова Е.В. Особенности формирования сообществ микромитотетов в зарастающих песчаных карьерах севера Западной Сибири // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. – 2010. – Вып. 2. – С. 84–90.