

УДК 574.42

СУКЦЕССИЯ И КЛИМАКС КАК ЭКОСИСТЕМНЫЙ ПРОЦЕСС

© 2008 г. О. В. Смирнова¹, Н. А. Торопова²

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва

²Международный независимый эколого-политологический университет, Москва

На основе переосмыслиния литературы и собственных исследований показано, что для выяснения основных механизмов функционирования биогеоценотического покрова необходимо относить понятия “сукцессия” и “клиакс” к экосистеме в целом. Обоснована необходимость анализировать сукцессии и клиакс как экосистемные процессы, и предложены основные положения экосистемной концепции сукцессий и клиакса. С позиций общей теории систем и популяционной парадигмы определены такие понятия, как экосистема, сукцессия, клиакс, потенции и позиции экосистемы, собственное время и пространство экосистемы; предложена новая модель автогенной сукцессии – модель насыщения.

Понятия “сукцессия” и “клиакс” мы считаем основополагающими как в развитии теоретических проблем экологии, так и при принятии ответственных решений в процессе природопользования. В то же время в современной экологии, несмотря на длительную историю формирования и развития этих понятий [2, 30, 61, 63, 77, 78, 90, 91, 96, 101, 102, 104, 105] отсутствует, на наш взгляд, четко сформулированная концепция, которая должна способствовать дальнейшему продвижению в исследовании этих сложнейших процессов.

В связи с этим, мы попытались сформировать непротиворечивую концепцию сукцессий и клиакса, рассматривая их как экосистемные процессы, а также выявить наиболее перспективные направления исследований. Следует указать, что обсуждаемые понятия мы рассматриваем применительно к экосистемам суши, а среди необзорной литературы цитируется лишь часть источников, иллюстрирующих обсуждаемые положения.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ПРЕДЛАГАЕМОЙ КОНЦЕПЦИИ

В основу экосистемной концепции сукцессий и клиакса положены представления системного анализа, популяционной биологии растений и животных, вещественно-энергетической организации экосистем [3, 4, 7, 8, 26, 34, 46, 58, 86, 91].

Потенции системы – это ее свойства, полностью проявляющиеся при спонтанном (эндогенно обусловленном) развитии в оптимальных условиях. Если такое развитие нарушается внешними (экзогенными по отношению к системе) воздействиями, и/или ее развитие осуществляется в неоптимальных условиях, то система проявляет лишь часть свойств, и это характеризует ее позиции в конкретных условиях. Использование представлений о потенциях системы и определение ха-

рактеризующих их параметров позволяет сформировать логически непротиворечивую концепцию развития систем, не нарушающую внешними возмущениями.

Описание развития экосистемы, осуществляющегося путем полной реализации потенций биоты в конкретных условиях, представляет собой удобную модель, своего рода “эталонный вариант”, необходимый для оценки степени отклонения конкретных экосистем от этого эталонного варианта и выяснения причин этих отклонений. Четкие разграничения потенций экосистемы и ее позиций в конкретных условиях позволяют объяснить такие сложные процессы как неоднонаправленное развитие, несогласованные изменения разных подсистем экосистемы, неопределенность конечной стадии, формирование огромного числа “закончивающихся” стадий развития экосистем в сходных внешних условиях и прочие особенности развития [69, 71, 95].

Основные положения экосистемной концепции сукцессий и клиакса сформулированы, исходя из представлений о потенциях экосистем. Далее, при обсуждении взглядов разных авторов, мы пытались понять, какие построения сделаны, исходя из представления о потенциях экосистем, а какие – на основе учета их позиций, или эти понятия (явления) не различаются.

Эти положения следующие:

1. Экосистема есть множество популяций видов разных трофических групп (составляющих биоту экосистемы) в процессе взаимодействия между собой и преобразования абиотических компонентов среды в конкретном местообитании.
2. Сукцессия – процесс формирования (первичная сукцессия) или восстановления (вторичная сукцессия) потоков поколений в популяциях всех видов биоты экосистемы, направленный на до-

стижение ими полной реализации потенций в конкретном местообитании.

3. Климат – процесс поддержания устойчивых потоков поколений в популяциях всех видов биоты, экологические потребности которых полностью реализуются при достижении экосистемой динамически равновесного состояния в конкретном местообитании.

4. Собственное время сукцессии – это время от начала развития экосистемы до перехода ее в климатическое состояние. Собственное время сукцессии можно определить лишь при условии ее беспрепятственного осуществления, т.е. при спонтанном развитии экосистемы. Такой тип развития экосистемы получил название “автогенная сукцессия” [35, 81, 96].

5. Собственное пространство экосистемы формируется в ходе автогенной сукцессии и полностью проявляется в климатическом состоянии. Собственное пространство экосистемы есть результат формирования и взаимодействия популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов в ходе автогенной сукцессии от начального состояния до достижения климатического состояния.

6. Движущая сила автогенной сукцессии – средопреобразующая деятельность популяций ключевых видов, в результате которой формируется биотически обусловленная гетерогенная среда экосистемы, что приводит к постоянному увеличению экологической емкости экосистемы и, как следствие, к возрастанию экологического и таксономического разнообразия. Увеличение гетерогенности среды экосистемы от начальных этапов сукцессии к завершающим этапам и климату уменьшает значимость конкурентных и увеличивает значимость комплементарных и мутуалистических отношений в организации экосистемы. Спонтанная средопреобразующая деятельность ключевых видов определяет магистральную модель автогенной сукцессии – модель насыщения (satiation).

7. Относительная автономность биоты климатической экосистемы от среды и ее активная средопреобразующая функция достигается в результате активизации структурно-динамических и вещественно-энергетических процессов в ходе автогенных сукцессий.

ОБСУЖДЕНИЕ

Экосистема

Учение о сукцессиях и климате возникло около ста лет назад, и было разработано применительно к растительным сообществам [77]. Это вполне объяснимо, поскольку представление об экосистемах [96] во времена Ф. Клементса только начало формироваться, а широкое распространение оно получило в середине XX в. в связи с все-

общим признанием общей теории систем [3, 7, 26] и большими успехами количественной экологии [35].

Именно с середины XX в. стало совершенно ясно, что с вещественно-энергетических позиций применение понятия “сукцессия” к отдельному компоненту экосистемы не имеет смысла, поскольку преобразование энергии протекает в пищевых цепях и образуемых ими пищевых сетях, которые составляют популяции видов, относящихся к разным трофическим уровням. В связи с этим, познание механизмов сукцессий невозможно без согласованного изучения взаимоотношений популяций видов разных трофических уровней, как с вещественно-энергетических, так и структурно-динамических позиций, поскольку вещественно-энергетические процессы реализуются в потоках поколений популяций видов, формирующих биоту экосистемы.

Более сложно процесс осознания того положения, что объектом сукцессии выступает экосистема в целом, происходил со структурно-динамических позиций. И это положение до сих пор не стало общепринятым, несмотря на то, что еще Сукачев, разрабатывая основы биогеоценологии, писал, что понятие “климатическое состояние” нужно относить не только к растительности, но и к животному населению и почве, т.е. воспринимал климат как экосистемное понятие [36]. Сходные представления были высказаны Роде [47], который полагал, что почвообразовательный процесс не является самостоятельным, и саморазвитие почвы может иметь место лишь как часть саморазвития биогеоценоза.

Осознание биоты экосистемы как структурно-динамического единства стало возможным только с позиций популяционной биологии [12; 19, 42, 49, 50, 54, 56, 57, 60, 65, 86 94, 99] когда весь живой покров Земли стали рассматривать как множество сосуществующих и взаимодействующих популяций. Это позволило дать ответы на вопросы: как с позиций популяционной биологии охарактеризовать экосистему; как отличить климатическую и сукцессивную экосистемы; как определить минимальный размер пространства, в котором может устойчиво существовать климатическая экосистема?

Если живой покров можно рассматривать как множество взаимодействующих популяций, а биоту экосистемы – как элемент живого покрова той или иной территории, то первым шагом в ответе на перечисленные вопросы может быть выбор наименьшей популяционной единицы, формирующей биоту экосистемы. В популяционной биологии разработана (и продолжает разрабатываться) иерархия популяционных единиц [33, 60, 67]. В настоящее время с экологических позиций в качестве наименьшего объекта в иерархиче-

ском ряду популяционных единиц можно рассматривать элементарную популяцию. В демографии растений она получила название элементарная демографическая единица (ЭДЕ), и определена как множество особей одного вида, необходимое и достаточное для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве [53, 57]. Эта единица может быть охарактеризована:

1) временем жизни одного поколения (или длительностью онтогенеза особи); 2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений; 3) специфической или экологической по Одому [34] плотностью (числом или массой особей в чистой заросли, приходящейся на единицу площади или объема); 4) специфическим размещением в пространстве ("популяционный узор" или "популяционная мозаика") [106]. Подобная единица в зоологии получила название "минимальная жизнеспособная популяция" [18].

Перечисленные параметры характеризуют дефинитивные популяции [66], т.е. такие, в которых вследствие полной реализации потенций осуществляется устойчивый поток поколений, в отличие от сукцессивных популяций, где потоки поколений или еще только формируются (инвазионные популяции), или уже разрушаются (ретрессивные популяции).

Вторым шагом в ответе на перечисленные вопросы будет оценка элементарных популяций разных видов по интенсивности средопреобразующей деятельности. В допопуляционный период развития фитоценологии это были представления о видах-эдификаторах, т.е. строителях сообществ или асеккаторах, т.е. подчиненных видах [61, 75]. В экологии и в популяционной биологии – это представления о видах г- или К-стратегий [37]; о видах С-, ST- и R-стратегий или о виолентах, патиентах и эксплерентах [4, 29, 43, 44, 48, 84], а также широко распространяющееся в разных областях биологии представление о ключевых (*keystone species*) видах [98], причем в отдельных работах термин "*keystone species*" рассматривается как синоним термина Браун-Бланке и Сукачева – эдификатор [93, 107].

Исследования взаимоотношений эдификаторов с подчиненными видами показали наличие между ними облигатных и/или факультативных связей: эдификаторы в результате популяционной жизни создают биотически гетерогенную среду, необходимую для устойчивого существования подчиненных видов. Несомненно, что углубленные исследования средопреобразующей деятельности всех членов биоты экосистем позволят построить ряды видов по уменьшению интенсивности средопреобразующей деятельности в каждой трофической группе. Поэтому членение на более и менее мощные средопреобразователи в любом случае будет условным, и должно быть

специально обосновано авторами, как и членение любого континуума [29]. Однако даже на современном уровне знаний понятно, что представление о ключевых видах (как и представление об эдификаторах, сформированное в начале XX в.) является весьма результативным для выяснения механизмов формирования и развития экосистем. Подтверждением этому служат широко распространявшиеся в экологии концепции, такие как "gap mosaic concept" и "mosaic cycle concept" [20, 87, 89, 98], основанные на представлениях о средопреобразующей роли тех видов растений и животных, которые можно охарактеризовать как эдификаторы или ключевые виды.

Исходя из предшествующего опыта исследований в области лесной экологии, мы приводим следующую краткую характеристику ключевых видов.

1) К ключевым видам относят виды разных трофических групп и разного систематического положения, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики и включают в циклы оборота поколений большую (по сравнению с другими видами того же трофического уровня) порцию энергии и вещества. В процессе жизнедеятельности эти виды производят наиболее значительные преобразования биотической и абиотической среды, ведущие к изменению гидрологического, температурного, светового режимов; микро-, мезорельефа; строения почвенного покрова. Это определяет возможность совместного существования в одной экосистеме экологически и биологически различных видов и в конечном итоге высокий уровень биоразнообразия.

2) Результат популяционной жизни ключевых видов – создание гетерогенной среды. На локальном уровне это определяет возможность совместного обитания элементарных популяций подчиненных видов, отличающихся по экологическим потребностям. На региональном уровне преобразование среды, производимое наиболее крупными ключевыми видами, по масштабам и характеру изменений сопоставимо с мезоклиматическими изменениями.

3) Ключевые виды, как правило, характеризуются большими диапазонами экологической толерантности по отношению к большинству факторам.

4) Средопреобразующий эффект ключевых видов в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик и в зависимости от этого проявляется на разных уровнях: от локального до регионального. Размеры и время существования популяционных мозаик разных видов-эдификаторов различаются на несколько порядков.

5) По особенностям воздействия на среду ключевые виды можно объединить в небольшое чис-

ло функциональных групп. В настоящее время описаны функциональные группы ключевых видов детритных и пастищных экосистем водораздельных ландшафтов, а также экосистем пойменных ландшафтов [1, 11, 31, 41, 59].

Эти представления популяционной биологии позволяют обосновать определение экосистемы, приведенное во введении, и различать климаксовые экосистемы и сукцессивные, в первую очередь по наличию или отсутствию устойчивых потоков поколений в элементарных популяциях ключевых видов (эдификаторов).

К сожалению, изложенные представления пока не получили распространения ни в синэкологии, ни в биогеоценологии. В качестве примеров, приведем определения понятия "экосистема" из словарей и учебников.

Экосистема – функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов и их среду обитания [30].

Экосистема – любое сообщество живых организмов и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое, возникающее на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей, существующих между отдельными экологическими компонентами [45]. Проанализировав около ста определений понятия "экосистема", мы ни в одном из них не обнаружили понятия "популяция". Следовательно, авторы этих определений не ориентируют исследователей использовать понятия популяционной биологии для выяснения механизмов формирования и развития биоты экосистемы. Тем самым они нарушают один из основных принципов системной парадигмы – принцип последовательности уровней организации. Из этого принципа следует, что для познания механизмов структурно-функциональной организации любой биосистемы необходимо исследовать, по крайней мере, биосистемы двух соседних уровней организации: той, которая входит в анализируемую биосистему как элемент, и той, для которой анализируемая биосистема является элементом. Отсутствие популяционного мышления не позволяет исследователям использовать один из наиболее четких признаков различия климаксовых и сукцессивных экосистем – наличие или отсутствие устойчивых потоков поколений в популяциях всех потенциальных членов биоты (в первую очередь – ключевых видов). Кроме того, в двух приведенных определениях нарушен трофический принцип, поскольку для осуществления вещественно-энергетических процессов необходимы не только сами живые существа, но и разного рода прижизненные выделения, "опад" любых частей тела и их трупы.

Выявив для конкретной территории набор ключевых видов и размеры их элементарных популяций, и определив, что в состав экосистемы

входят все ее потенциальные обитатели, можно рассчитать минимальный размер пространства, в котором способна устойчиво существовать климаксовая экосистема. Следует подчеркнуть, что даже условные реконструкции климаксовых лесных экосистем, проведенные на основе определения размеров элементарных популяционных единиц не только растений, но и животных [11, 49, 50] принципиально меняют представления о минимальных размерах таких экосистем, полученные в рамках парадигмы организмизма.

С позиций популяционной биологии ключевых видов границы между климаксовыми системами можно условно провести на основе смены состава ключевых видов в пределах одной функциональной группы. Следовательно, все то пространство, которое занимает климаксовая экосистема с одним и тем же набором ключевых видов, и представляет ее собственное пространство. Эти два понятия: минимальное пространство выявления климаксовой экосистемы и собственное пространство климаксовой экосистемы принципиально важны для решения таких задач как реконструкция восстановленного и потенциального биогеоценотического покрова той или иной территории [51].

Таким образом, с позиций популяционной биологии:

- 1) размеры (линейные, площадь и объем), состав, структуру климаксовых экосистем можно определить на основе изучения в природе и/или реконструкции популяционных мозаик наиболее мощных ключевых видов и их взаимосвязей с подчиненными видами;

- 2) одновременное присутствие в климаксовой экосистеме ключевых видов с разными размерами популяционных мозаик определяет их мозаично-иерархическую структуру;

- 3) границы климаксовых экосистем определяются или реконструируются по смене наборов наиболее мощных ключевых видов;

- 4) размеры, состав и структура сукцессивных экосистем на каждом этапе развития являются результатом взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов: на начальных этапах развития преобладают первые, на завершающих – вторые;

- 5) понятие экосистема целесообразно сопровождать определением: климаксовая или сукцессивная, поскольку в начале формирования экосистемы все основные параметры (размеры, состав, структура, темпы развития) определяются в первую очередь средой (сукцессивная экосистема), а в конце – биотой.

Сукцессия

Анализируя представления о сукцессиях с популяционных позиций, следует отметить, что в

современной литературе термин “сукцессия” используется для объяснения принципиально различных процессов развития систем:

- 1) эндогенного развития, обусловленного формированием устойчивых потоков поколений в популяциях всех членов биоты после однократного, полного или частичного уничтожения предыдущей экосистемы: аутогенная первичная или аутогенная вторичная сукцессии;
- 2) экзогенно-эндогенного развития, обусловленного периодическим прерыванием потоков поколений (всех или части членов биоты) внешними воздействиями – аллогенная сукцессия или аллогенное развитие. Если внешние воздействия прекращаются, то развитие экосистемы становится эндогенным.

3) экзогенного развития, обусловленного постоянным экзогенным воздействием на потоки поколений всех членов биоты. Этот тип развития свойственен системам принципиально различным с позиций представлений о потенциях и позициях. Первый тип развития – дигрессии, характерен для экосистем, у которых четко различаются потенции и позиции; при этом условия среды не препятствуют реализации потенций, если прекращаются внешние воздействия обычно антропогенного характера. Второй тип развития (в настоящее время он не имеет названия) характерен для природных образований, не достигших состояния системы. Такие экотопически обусловленные группировки видов (термин, принятый в фитоценологии [21]) или постоянно находятся в экологически пессимальных условиях (полярные и жаркие пустыни) или испытывают периодические воздействия, полностью определяющие состав и структуру биоты (прирусовые отмели с ежегодно перемывающимся субстратом). Разграничение собственно экосистем и экотопически обусловленных группировок представляется нам целесообразным, поскольку к последним практически не приложимы представления о сукцессиях и климаксе.

В современном биогеоценотическом покрове, существенным образом преобразованном человеком, наибольшие площади занимают экосистемы, находящиеся в состоянии аллогенного развития и дигрессии. Однако для познания природных закономерностей динамических процессов и составления прогнозов развития экосистем в качестве эталонных целесообразно рассматривать в природе (или реконструировать) автогенные сукцессии и сравнивать с ними разнообразные варианты аллогенного развития и дигрессий.

Как уже упоминалось, общие представления о сукцессиях и климаксе были сформулированы Клементсом [77, 78]. Существенное влияние на эти представления оказала господствующая в те времена парадигма организмизма, что проявилось в следующем:

1) растительный покров рассматривался как дискретное образование, состоящее из относительно автономных растительных сообществ с четкими границами;

2) предполагалось, что на разных стадиях сукцессии, в соответствии со сменой эдификатора (или доминанта), последовательно и согласованно сменяют друг друга разные группы (совокупности, ансамбли, кампании) подчиненных видов;

3) считалось, что механизм смены состоит в том, что существующая на данном этапе группа видов, изменяя среду в процессе жизнедеятельности, создает благоприятные условия для поселения следующей группы видов, которые вытесняют предыдущую;

4) сукцессии рассматривались как детерминированные процессы, которые могут быть описаны ограниченным числом последовательных стадий (этапов) развития сообществ, четко отличающихся одна от другой по доминирующему видам.

Весьма показательно, что эти представления, на момент их формирования и в рамках парадигмы организмизма, были максимально ориентированы на оценку потенций растительных сообществ, хотя непосредственно понятия потенций и позиций не обсуждались. Косвенно об этом позволяют судить представления Ф. Клементса о том, что, при отсутствии разрушающих внешних воздействий и беспрепятственного потока и приживания зародышей, в каждой климатической области на зональных местоположениях формируется климатический климакс, т.е. максимально продуктивное сообщество с высоким уровнем видового разнообразия [9, 76, 77].

Концепция Клементса получила широкое признание, но и вызвала существенную критику [2, 28, 29, 63], однако это не способствовало развитию его концепции, поскольку и в первом, и во втором случае не обсуждались принципиальные вопросы:

1) к какому элементу растительного покрова или иной биосистемы приложимы понятия сукцессия и климакс;

2) каков необходимый и достаточный набор признаков-индикаторов для разграничения климаксовых и сукцессивных сообществ или их подсистем;

3) как определить минимальный размер пространства, при котором климаксовое сообщество уже проявляет все свои свойства;

4) как рассчитать собственное время или число принципиально различных этапов развития, необходимых для формирования климаксового сообщества с начальной или с одной из промежуточных стадий сукцессии до ее завершения.

Как показано в разделе, посвященном анализу понятия “экосистема”, ответы на эти вопросы

стали возможны только в процессе развития популяционной биологии.

На дальнейшее развитие представлений о сукцессиях и климаксе существенное влияние оказала парадигма континуализма [29]. Ее широкое распространение к середине XX века привело к выявлению принципиально новых положений.

1. Вместо представлений о растительном покрове, как множестве автономных образований – сообществ (фитоценозов), возникло представление о непрерывном растительном покрове, в котором можно только условно, на основе принятых количественных критериев, отделить одни растительные сообщества от других [30].

2. Вместо представлений о четко разграниченных стадиях сукцессий сформировались представления о разных темпах сукцессионных процессов в разных элементах или подсистемах сообщества: популяциях, синузиях, ярусах, обусловленных разными скоростями расселения и развития видов и их групп. Это явление названо Миркиным “гетерохрония развития синузий” [27]. Несомненно, что расселение видов на местообитание, где они были уничтожены, представляет собой индивидуальный процесс, к тому же очень слабо изученный. Однако как отдельные виды, так и синузии видов могут отсутствовать на тех или иных этапах сукцессий не только по естественным причинам. В современном растительном покрове основная причина гетерохронии развития синузий – формирование больших разрывов ареалов в результате хозяйственной деятельности. Еще одна существенная для растений причина – отсутствие, в связи с антропогенной деятельностью, животных-разносчиков семян.

3. В связи с отсутствием четких границ между двумя последовательными стадиями, построение сукцессионных рядов сообществ, в которых согласованно меняются немногие признаки, было предложено заменить ординацией сукцессионных сообществ в многомерном пространстве признаков [29]. Эти весьма интересные представления, несомненно, будут дальше развиваться по мере включения в анализ признаков не только растительности, но и всей остальной биоты и почв. При этом необходимо учитывать, какой процесс анализируется: аутогенная сукцессия, или аллогенное развитие, или дигressия.

4. Вместо представлений Ф. Клементса о том, что объектом сукцессии выступает растительное сообщество, сформировалось представление, что этот процесс свойственен как внутриценотическим, так и надценотическим образованиям, т.е. существуют нано-, микро-, мезо-, макро- и даже мегасукцессии, которые совершаются в течение разного времени и на разных участках растительного покрова или экосистемы (“шкалирование сукцессий” [29]).

Следует признать, что представление об иерархии динамических процессов вполне логично и отражает широко распространенную концепцию иерархической организации растительного покрова [19, 29, 68, 80, 92]. Однако, исследуя динамические процессы в иерархических рядах, выстроенных на основе пространственных отношений, необходимо четко обозначить, к каким объектам можно приложить представление о сукцессиях и климаксе.

В концепции Ф. Клементса сукцессия – это процесс формирования сообщества, способного к самоподдержанию. При такой трактовкеnano-, микро- и мезосукцессии (например, развитие микрогруппировки растений на пне или на выбросе крота, развитие населения “окна” в пологе леса, зарастание мест стоянки зубров и пр.) не представляют собой сукцессий в понимании Ф. Клементса, поскольку их развитие не завершается формированием самоподдерживающихся структур. Одновременно, пространственные изменения, которые рассматриваются как мегасукцессии, могут быть обусловлены не только процессами развития биоты, но и климатическими градиентами. Кроме того, необходимо четко осознавать, что развитие любой из подсистем биоты, выделенных по любому признаку (трофическому, таксономическому, экологическому и пр.), не может характеризовать сукцессию как экосистемный процесс в целом.

Таким образом, возрастание сложности представлений о сукцессиях и климаксе в процессе смены парадигмы организизма парадигмой континуализма определяется, по крайней мере, двумя причинами: отсутствием разграничений эндогенных и экзогенных процессов развития, отсутствием разграничений объектов развития: экосистемы в целом, ее подсистем или ее элементов.

5. Вместо представлений о наличии одной модели сукцессий – модели облегчения или благоприятствования (“facilitation model”), по сути предложенной Ф. Клементсом, возникло представление о наличии моделей толерантности (“tolerance model”), ингибирования (“inhibition model”) [79], независимого популяционного развития [74].

Анализ опубликованных работ по первичным сукцессиям позволил авторам этих трех моделей [79] заключить, что большинство случаев подтверждает ход сукцессии согласно модели ингибирования, тогда как доказательства реальности модели облегчения или благоприятствования приведены в небольшом числе работ, а модели толерантности лишь в нескольких работах. Следует заметить, что выводы о проявлении тех или иных механизмов сделаны в основном для ранних или средних стадий сукцессий, и распространять их на развитие экосистем в целом неправомерно.

современной литературе термин “сукцессия” используется для объяснения принципиально различных процессов развития систем:

1) эндогенного развития, обусловленного формированием устойчивых потоков поколений в популяциях всех членов биоты после однократного, полного или частичного уничтожения предыдущей экосистемы: аутогенная первичная или аутогенная вторичная сукцессии;

2) экзогенно-эндогенного развития, обусловленного периодическим прерыванием потоков поколений (всех или части членов биоты) внешними воздействиями – аллогенная сукцессия или аллогенное развитие. Если внешние воздействия прекращаются, то развитие экосистемы становится эндогенным.

3) экзогенного развития, обусловленного постоянным экзогенным воздействием на потоки поколений всех членов биоты. Этот тип развития свойственен системам принципиально различным с позиций представлений о потенциях и позициях. Первый тип развития – дигрессии, характерен для экосистем, у которых четко различаются потенции и позиции; при этом условия среды не препятствуют реализации потенций, если прекращаются внешние воздействия обычно антропогенного характера. Второй тип развития (в настоящее время он не имеет названия) характерен для природных образований, не достигших состояния системы. Такие экотопически обусловленные группировки видов (термин, принятый в фитоценологии [21]) или постоянно находятся в экологически пессимальных условиях (полярные и жаркие пустыни) или испытывают периодические воздействия, полностью определяющие состав и структуру биоты (прирусовые отмели с ежегодно перемывающимся субстратом). Разграничение собственно экосистем и экотопически обусловленных группировок представляется нам целесообразным, поскольку к последним практически не приложимы представления о сукцессиях и климаксе.

В современном биогеоценотическом покрове, существенным образом преобразованном человеком, наибольшие площади занимают экосистемы, находящиеся в состоянии аллогенного развития и дигрессии. Однако для познания природных закономерностей динамических процессов и составления прогнозов развития экосистем в качестве эталонных целесообразно рассматривать в природе (или реконструировать) автогенные сукцессии и сравнивать с ними разнообразные варианты аллогенного развития и дигрессий.

Как уже упоминалось, общие представления о сукцессиях и климаксе были сформулированы Клементсом [77, 78]. Существенное влияние на эти представления оказала господствующая в те времена парадигма организмизма, что проявилось в следующем:

1) растительный покров рассматривался как дискретное образование, состоящее из относительно автономных растительных сообществ с четкими границами;

2) предполагалось, что на разных стадиях сукцессии, в соответствии со сменой эдификатора (или доминанта), последовательно и согласованно сменяют друг друга разные группы (совокупности, ансамбли, кампании) подчиненных видов;

3) считалось, что механизм смены состоит в том, что существующая на данном этапе группа видов, изменяя среду в процессе жизнедеятельности, создает благоприятные условия для поселения следующей группы видов, которые вытесняют предыдущую;

4) сукцессии рассматривались как детерминированные процессы, которые могут быть описаны ограниченным числом последовательных стадий (этапов) развития сообществ, четко отличающихся одна от другой по доминирующими видам.

Весьма показательно, что эти представления, на момент их формирования и в рамках парадигмы организмизма, были максимально ориентированы на оценку потенций растительных сообществ, хотя непосредственно понятия потенций и позиций не обсуждались. Косвенно об этом позволяют судить представления Ф. Клементса о том, что, при отсутствии разрушающих внешних воздействий и беспрепятственного потока и приживания зародышей, в каждой климатической области на зональных местоположениях формируется климатический климакс, т.е. максимально продуктивное сообщество с высоким уровнем видового разнообразия [9, 76, 77].

Концепция Клементса получила широкое признание, но и вызвала существенную критику [2, 28, 29, 63], однако это не способствовало развитию его концепции, поскольку и в первом, и во втором случае не обсуждались принципиальные вопросы:

1) к какому элементу растительного покрова или иной биосистемы приложимы понятия сукцессия и климакс;

2) каков необходимый и достаточный набор признаков-индикаторов для разграничения климаксовых и сукцессивных сообществ или их подсистем;

3) как определить минимальный размер пространства, при котором климаксовое сообщество уже проявляет все свои свойства;

4) как рассчитать собственное время или число принципиально различных этапов развития, необходимых для формирования климаксового сообщества с начальной или с одной из промежуточных стадий сукцессии до ее завершения.

Как показано в разделе, посвященном анализу понятия “экосистема”, ответы на эти вопросы

стали возможны только в процессе развития популяционной биологии.

На дальнейшее развитие представлений о сукцессиях и климаксе существенное влияние оказала парадигма континуализма [29]. Ее широкое распространение к середине XX века привело к выявлению принципиально новых положений.

1. Вместо представлений о растительном покрове, как множестве автономных образований – сообществ (фитоценозов), возникло представление о непрерывном растительном покрове, в котором можно только условно, на основе принятых количественных критериев, отделить одни растительные сообщества от других [30].

2. Вместо представлений о четко разграниченных стадиях сукцессий сформировались представления о разных темпах сукцессионных процессов в разных элементах или подсистемах сообщества: популяциях, синузиях, ярусах, обусловленных разными скоростями расселения и развития видов и их групп. Это явление названо Миркиным “гетерохрония развития синузий” [27]. Несомненно, что расселение видов на местообитание, где они были уничтожены, представляет собой индивидуальный процесс, к тому же очень слабо изученный. Однако как отдельные виды, так и синузии видов могут отсутствовать на тех или иных этапах сукцессий не только по естественным причинам. В современном растительном покрове основная причина гетерохронии развития синузий – формирование больших разрывов ареалов в результате хозяйственной деятельности. Еще одна существенная для растений причина – отсутствие, в связи с антропогенной деятельностью, животных-разносчиков семян.

3. В связи с отсутствием четких границ между двумя последовательными стадиями, построение сукцессионных рядов сообществ, в которых согласованно меняются немногие признаки, было предложено заменить ординацией сукцессионных сообществ в многомерном пространстве признаков [29]. Эти весьма интересные представления, несомненно, будут дальше развиваться по мере включения в анализ признаков не только растительности, но и всей остальной биоты и почв. При этом необходимо учитывать, какой процесс анализируется: аутогенная сукцессия, или аллогенное развитие, или дигressия.

4. Вместо представлений Ф. Клементса о том, что объектом сукцессии выступает растительное сообщество, сформировалось представление, что этот процесс свойственен как внутриценотическим, так и надценотическим образованиям, т.е. существуютnano-, микро-, мезо-, макро- и даже мегасукцессии, которые совершаются в течение разного времени и на разных участках растительного покрова или экосистемы (“шкалирование сукцессий” [29]).

Следует признать, что представление об иерархии динамических процессов вполне логично и отражает широко распространенную концепцию иерархической организации растительного покрова [19, 29, 68, 80, 92]. Однако, исследуя динамические процессы в иерархических рядах, выстроенных на основе пространственных отношений, необходимо четко обозначить, к каким объектам можно приложить представление о сукцессиях и климаксе.

В концепции Ф. Клементса сукцессия – это процесс формирования сообщества, способного к самоподдержанию. При такой трактовке nano-, микро- и мезосукцессии (например, развитие микрогруппировки растений на пне или на выбросе крота, развитие населения “окна” в пологе леса, зарастание мест стоянки зубров и пр.) не представляют собой сукцессий в понимании Ф. Клементса, поскольку их развитие не завершается формированием самоподдерживающихся структур. Одновременно, пространственные изменения, которые рассматриваются как мегасукцессии, могут быть обусловлены не только процессами развития биоты, но и климатическими градиентами. Кроме того, необходимо четко осознавать, что развитие любой из подсистем биоты, выделенных по любому признаку (трофическому, таксономическому, экологическому и пр.), не может характеризовать сукцессию как экосистемный процесс в целом.

Таким образом, возрастание сложности представлений о сукцессиях и климаксе в процессе смены парадигмы организизма парадигмой континуализма определяется, по крайней мере, двумя причинами: отсутствием разграничений эндогенных и экзогенных процессов развития, отсутствием разграничений объектов развития: экосистемы в целом, ее подсистем или ее элементов.

5. Вместо представлений о наличии одной модели сукцессий – модели облегчения или благоприятствования (“facilitation model”), по сути предложенной Ф. Клементсом, возникло представление о наличии моделей толерантности (“tolerance model”), ингибирования (“inhibition model”) [79], независимого популяционного развития [74].

Анализ опубликованных работ по первичным сукцессиям позволил авторам этих трех моделей [79] заключить, что большинство случаев подтверждает ход сукцессии согласно модели ингибирования, тогда как доказательства реальности модели облегчения или благоприятствования приведены в небольшом числе работ, а модели толерантности лишь в нескольких работах. Следует заметить, что выводы о проявлении тех или иных механизмов сделаны в основном для ранних или средних стадий сукцессий, и распространять их на развитие экосистем в целом неправомерно.

Представление о разнообразии моделей сукцессий вызвало одобрение научного сообщества; перечисленные в пункте 5 модели широко используются [100]. Однако необходимо обратить внимание на принципиальные различия этих моделей. Здесь так же, как и в представлении о "шкалировании сукцессий", отсутствуют разграничения объектов развития (экосистемы в целом, ее подсистем или ее элементов) и времени протекания процессов, характерных для той или иной модели.

Среди перечисленных моделей только модель облегчения или благоприятствования характеризует автогенную сукцессию, поскольку, во-первых, она относится к экосистеме в целом, а не к отдельным ее частям, а во-вторых, рассматривает процесс эндогенного развития. В соответствии с этой моделью Одум [35, с. 167] выявил тенденции изменения основных вещественно-энергетических характеристик экосистем в ходе автогенных сукцессий.

Исследования и реконструкция автогенных сукцессий с популяционных позиций [11, 53] позволяют нам предложить современную модификацию этой модели, которую мы назвали моделью насыщения (*saturation*). Суть ее состоит в следующем: каждый новый вид (или новая группа видов), внедряющихся в экосистему, в результате популяционной жизни преобразует среду экосистемы, увеличивая ее гетерогенность, и тем самым обеспечивает существование как предшествующих, так и последующих кампаний видов. В процессе развития экосистемы по типу модели насыщения усиливаются средопреобразующие функции биоты экосистемы, увеличивается ее продукция и возрастает экологическая емкость местообитания. Эти процессы сопровождаются возрастанием структурного и таксономического разнообразия экосистемы.

Полностью развитие экосистем по типу модели насыщения осуществляется только в тех случаях, когда нет препятствий для поступления зачатков и приживания всех потенциальных обитателей экосистемы. Такая модель автогенной сукцессии (даже если экосистемы, развивающиеся согласно этой модели, очень сложно найти в природе и приходится делать теоретические реконструкции) представляет собой чрезвычайно удобный инструмент исследования. Она позволяет выявить потенции экосистемы в данной климатической ситуации, и ее можно рассматривать как эталон для оценки степени отклонения развития конкретных экосистем от оптимального пути развития.

Модели толерантности и ингибиции, по сути, представляют собой разные варианты модели торможения сукцессии. Следует особо подчеркнуть, что в отличие от модели насыщения,

которая описывает весь путь развития экосистемы в целом, все остальные модели (судя по приведенным примерам) характеризуют отдельные этапы развития отдельных подсистем экосистемы в отдельные периоды. Так, например, модель ингибиции используют для объяснения ситуации, когда на заброшенных пастбищах, пашнях или пожарищах в лесах, степях или пустынях долго не восстанавливается растительный покров из позднесукцессионных видов в связи с отсутствием роющих животных [28, 29].

Модель толерантности используют для объяснения такой ситуации, когда первое позднесукцессионное поколение видов деревьев (например, ель в boreальных лесах) создает неблагоприятный световой режим для развития большей части видов растений подчиненных ярусов и это приводит к сокращению видового разнообразия и выживанию только теневыносливых видов. Этот пример можно рассматривать и как проявление модели ингибиции, если предположить, что хвоя ели, меняя химизм подстилки и почвы, препятствует поселению многих видов растений. Надо отметить, что это положение существенно меняется по мере старения и распада текущего поколения ели.

Следует обратить внимание, что многие экологи [64, 83] отмечали, как по мере прохождения сукцессии (например, зарастание залежей в лесном поясе) видовое разнообразие растений (или растений и животных) сначала увеличивается, а затем падает. Это явление получило название "парадокс падения видового разнообразия при достижении климакса" [70]. Анализ этих материалов показывает, что падение видового разнообразия, регистрируемое авторами в ходе сукцессии, обычно совпадает с развитием взрослых растений в первом поколении позднесукцессионных древесных видов, теневыносливых или образующих сомкнутый затеняющий полог. Этот этап сукцессии некоторые авторы ошибочно принимают за климаксовое состояние и оценивают частные проявления процессов толерантности и ингибиции как общесистемные. Однако формирование первого поколения позднесукцессионных видов в лесах представляет собой начальный этап восстановительных сукцессий; на этом этапе еще не существует устойчивых потоков поколений в популяциях ключевых видов.

Из приведенных примеров следует, что модели ингибиции и толерантности описывают отдельные моменты развития растительности или ее элементов в ходе сукцессии, рассматривая эти процессы как экосистемные. Применяя понятие сукцессии к произвольно выделенным элементам растительного покрова, исследователи ошибочно ставят знак равенства между частными проявле-

ниями развития подсистем или элементов в экосистеме и ее развитием в целом.

Модель независимого популяционного развития Боткина [74] или модель нейтральности [29] также имеет частный характер. Она описывает изменения в процессе сукцессии количественных параметров разных видов деревьев в зависимости от их толерантности к режиму освещенности и некоторым другим характеристикам среды.

Таким образом, с позиций популяционной биологии:

1) понятие сукцессия целесообразно относить к экосистеме в целом, ибо это адекватно природным явлениям;

2) в качестве эталонного процесса целесообразно рассматривать автогенную сукцессию;

3) в качестве модели аутогенной сукцессии следует рассматривать модель насыщения, которая в полной мере отражает взаимозависимость структурно-динамических и вещественно-энергетических процессов;

4) при исследовании аллогенного развития и дигрессии необходимо восстанавливать историю экзогенных воздействий на экосистемы (действующий фактор, интенсивность и периодичность), а также выявлять последствия экзогенных воздействий на разные подсистемы и элементы анализируемой экосистемы и сопоставлять этапы развития разных подсистем и элементов экосистем при дигрессии и аллогенном развитии с автогенным развитием;

5) необходимо иметь в виду, что "гетерохронность развития синузий" (или иных подсистем экосистемы) в экосистемах свидетельствует или о прерывании автогенного развития экзогенными воздействиями, или о таких больших разрывах в ареалах видов, которые, в связи с небольшими расстояниями расселения, до настоящего времени не позволяют восстановиться видовому составу той или иной подсистемы.

Климатакс

Анализируя представление о климатаксе с популяционных позиций, следует отметить, что в современной литературе это понятие используется для обозначения принципиально различных состояний систем.

Для пояснения этого высказывания приведены следующие определения:

Миркин и др. [30]: "Климатакс – относительно стабильное состояние растительности, возникающее в результате автогенных или аллогенных сукцессий".

Реймерс [45]: "Климатакс – ...заключительное, относительно устойчивое состояние сменяющих друг друга экосистем, возникающее в результате

смен или сукцессий и в значительной мере соответствующее экологическим условиям данной местности". Обобщая большое число определений и пояснений, приведенных в литературе, можно констатировать, что понятие "климатакс" употребляется для обозначения следующих состояний систем:

а) для климатически обусловленного климатакса (моноклиматакс, эуклиматакс) и его эдафических вариантов (поликлиматакс), динамическое равновесие которых поддерживается в результате реализации устойчивых потоков поколений всех потенциальных членов биоты экосистемы (определение приведено во введении);

б) для сукцессионных вариантов экосистем (или сообществ), квазистойчивое состояние которых поддерживается постоянными антропогенными воздействиями, например, выпасом, сено-кощением, низовыми парами (катаклиматакс, дисклиматакс);

в) для экотопически обусловленных группировок (аклиматакс, суперклиматакс), к которым нецелесообразно применять понятия сукцессия и климатакс, в связи с тем, что внешние условия постоянно или периодически поддерживают их в состоянии начального становления биоты [77, 81, 96, 104].

Приведенные в скобках примеры не охватывают всего разнообразия "климатаксов", используемых в литературе, и приведены здесь только для иллюстрации того положения, что столь широкое применение этого понятия представляется нам не результативным.

Несомненно, перечисленные состояния систем соединены множеством переходных вариантов, и при современных представлениях о континуальности живого покрова вопрос об их разграничении решается различно в зависимости от поставленных задач [29].

Поскольку мы рассматриваем понятие "климатакс" как термин, обозначающий динамически равновесное состояние экосистемы, при котором биота полностью реализует потенции, то в современных условиях для каждой климатически однородной территории целесообразно выявить наличие или отсутствие истинно климатаксовых экосистем. Для этого необходимо проанализировать историю их формирования и оценить интенсивность и продолжительность природопользования, принципиально изменившего природные климатовые экосистемы.

В качестве примера рассмотрим теоретическую реконструкцию климатаксовых лесных экосистем Восточной Европы. Она показала, что их состав и строение были обусловлены, в первую очередь, взаимодействием следующих функциональных групп ключевых видов (они расположены в порядке убывания размеров их элементарных популяций): крупные стадные копытные (зубры, туры, тарпани

ны), бобры, хвойные и широколиственные виды деревьев, листо- и хвоегрызущие насекомые, древоразрушающие грибы, почвенные беспозвоночные-гумификаторы.

Площадь выявления таких экосистем была как минимум равна площади элементарной (локальной) популяции одного из видов крупных стадных копытных и представляла собой площадь бассейна крупного ручья или мелкой реки (размером 100 км² и более). Разные размеры, состав и темпы развития элементов популяционных мозаик определяли иерархическую структуру доагрикультурных климаксовых лесных экосистем. Так, в результате трофической и топической деятельности элементарных популяций крупных стадных копытных и бобров пространство климаксовых экосистем лесного пояса включало разные подсистемы, такие как собственно лесные участки, суходольные и приручевые поляны, бобровые пруды и пр. Каждая из перечисленных подсистем экосистемы, в зависимости от особенностей популяционной деятельности существующих в ее пределах видов, может быть разделена на подчиненные структуры все более низкого уровня организации. Более подробно такая реконструкция описана ранее [11, 49, 50, 51, 53, 55].

Активное природопользование, которое длится на территории Европейской России уже несколько тысячелетий, нарушило структуру доагрикультурных климаксовых лесных экосистем. В первую очередь были уничтожены крупные стадные копытные и бобры, что повлекло за собой уничтожение суходольных и приручьевых полян, прудов и пр. В результате климаксовые лесные экосистемы перестали существовать как таковые. Они распались на два принципиально различных типа систем.

К первому типу относятся "собственно лесные" экосистемы, т.е. такие, которые способны поддерживать устойчивый поток поколений не выносивших видов деревьев (все виды широколиственных деревьев, кроме видов рода дуб, виды родов ель, пихта и др.) без антропогенного содействия. Поскольку "собственно лесные" экосистемы могут поддерживать устойчивое существование только части видов деревьев и кустарников, способных произрастать в данном местообитании, они названы квазиклиматическими [105]. Площади выявления современных квазиклиматических лесных экосистем на несколько порядков меньше, чем площади выявления теоретически реконструированных климаксовых лесных экосистем и занимают не весь элементарный бассейн, а ту или иную его часть. В квазиклиматических лесных экосистемах в качестве ключевых выступают перечисленные ранее четыре группы видов из выделенных шести.

Ко второму типу относятся экосистемы открытых местообитаний и экотонов, в которых постоянное присутствие или периодическое появление светолюбивых видов деревьев, а также всех светолюбивых видов растений иных жизненных форм и многих видов животных открытых местообитаний, прямо (посадки) или косвенно (выпас в лесу, распашки, выжигания, рубки) зависит от хозяйственной деятельности. Эти экосистемы постоянно находятся в сукцессивном состоянии; их состав, структура и особенности развития зависят от экзогенного фактора.

В современном лесном покрове Европейской России квазиклиматические экосистемы (т.е. такие, которые включают потенциальную биоту лесных в узком смысле участков) сохранились в небольшом числе рефугиумов – в местообитаниях, не затронутых сильными антропогенными преобразованиями. Чаще встречаются экосистемы, в которых представлена лишь часть потенциальной биоты. Причины этого – крупные разрывы в ареалах видов тех или иных трофических групп, обусловленные предшествующими антропогенными воздействиями или природными катаклизмами. Такие экосистемы предложено называть квазисубклиматическими. Несмотря на условный характер реконструкции лесного покрова Европейской России, целесообразность ее очевидна, поскольку она представляет собой основу для разработки методов экологически устойчивого природопользования. Организация природопользования, ориентированного на сохранение максимально возможного биоразнообразия и высокой продуктивности, должна базироваться на имитации механизмов устойчивого существования потенциального покрова и включать как квазиклиматические, так и сукцессивные экосистемы, находящиеся на разных этапах развития.

Сложная иерархическая организация доагрикультурных климаксовых экосистем, часто не поддающаяся модельной реконструкции в связи с недостатком знаний, представляет на наш взгляд причину того, что понятие "климатическая экосистема" применяется к произвольно выбранным объектам без серьезных теоретических оснований. При этом сложность модельной реконструкции иерархической структуры климаксовых экосистем трудно преувеличить, что и представляет собой объективные причины существующего разнобоя в трактовке этого понятия.

Таким образом, с позиций популяционной биологии:

1) понятие климатик следует относить к экосистеме, в которой биота полностью реализовала свои потенции, и устойчивые потоки поколений поддерживаются в результате средопреобразующей деятельности всех ключевых видов;

2) в связи с практически полным отсутствием в современном биогеоценотическом покрове климаксовых экосистем необходимо проводить модельные реконструкции их состава, структуры и размеров минимального пространства выявления, а также определять состав видов, устойчивые потоки поколений которых поддерживались в прошлом средопреобразующей деятельностью ключевых видов, истребленных человеком;

3) экосистемы, в которых существует только часть ключевых видов и полные наборы соответствующих им подчиненных видов, предлагается называть квазиклиматическими;

4) экосистемы, в которых существует только часть ключевых видов и неполные наборы соответствующих им подчиненных видов, предлагается называть квазисубклиматическими;

5) при организации природопользования, ориентированного на сохранение существующего таксономического разнообразия, необходимо разрабатывать методы, имитирующие средопреобразующую деятельность ключевых видов, которые уничтожены человеком;

6) отнесение экосистем постоянно или периодически поддерживаемых антропогенными воздействиями в сукцессивном состоянии в разряд климаксовых делает использование понятия "климакс" нецелесообразным.

Собственное время сукцессии

Собственное время сукцессии целесообразно определять по числу принципиально различных этапов (например, ранне-, средне-, позднесукцессионных), чтобы выявить общие тенденции развития различных экосистем по мере достижения ими динамически устойчивого состояния с максимально полным набором видов биоты: климаксового или квазиклиматического. Одновременно может быть вычислена и продолжительность каждого этапа в астрономическом времени, что позволит оценить длительность одних и тех же этапов в разных климатических зонах.

В предыдущем пункте обосновано представление о том, что длительное природопользование приводит к сильному упрощению климаксовых экосистем и формированию квазиклиматиков или квазисубклиматиков. В обоих случаях понятие "климакс" используется нами в связи с тем, что такие экосистемы характеризуются устойчивым потоком поколений в популяциях сохранившихся до настоящего времени ключевых видов. Причем в квазиклиматических экосистемах обитают все те потенциальные представители биоты, существование которых обусловливает сохранившиеся до настоящего времени ключевые виды, а в субквазиклиматических экосистемах – только часть из них.

В связи с тем, что формирование как климаксовых, так и квазиклиматических экосистем может осуществляться как спонтанный процесс, мы описываем их формирование, используя термин "автогенные сукцессии". Восстановление экосистем в ходе первичной или вторичной автогенной сукцессии начинается после прекращения нарушения. Большая длительность первичной сукцессии, по сравнению с вторичной, обусловлена тем, что заселение обнаженного субстрата при первичной сукцессии происходит очень медленно [10, 64]. Сначала формируются экотопически обусловленные группировки, затем, по мере освоения живыми существами всего обнаженного субстрата, развиваются экосистемы. Несомненно, что границу между этими образованиями можно поставить только условно.

Расчет собственного времени автогенной сукцессии предполагает исследование популяционной биологии ключевых видов всех функциональных групп, обитающих на анализируемой территории и способных обеспечить устойчивое существование всех подчиненных видов потенциальной биоты. Затем на основе полученных представлений о типах стратегий и экологии видов разных функциональных групп выстраивается предварительная последовательность смен групп видов в процессе автогенной сукцессии, которая корректируется на основе натурных исследований сукцессионных экосистем. В результате для климатически однородной территории оказывается возможным выделить признаки-индикаторы и конкретные наборы видов, позволяющие отличить квазиклиматические и сукцессивные экосистемы и определить этапы развития сукцессивных экосистем. В настоящее время наиболее полные данные получены при исследовании лесов.

В качестве примера рассмотрим выявленные к настоящему времени признаки-индикаторы сукцессивных и квазиклиматических экосистем boreальных лесов Европейской России, которые включают характеристики растительности и почв [52].

Признаки-индикаторы сукцессионного и квазиклиматического состояния растительности объединены в две группы: 1 – структурное разнообразие, 2 – таксономическое разнообразие.

Структурное разнообразие синузий деревьев оценивается по набору признаков, характеризующих особенности их популяционной жизни как ключевых видов. Это: полнота онтогенетических спектров популяций; присутствие в составе древесного яруса видов разных популяционных стратегий; этапы формирования возрастных парцелл; этапы развития ветровально-почвенных комплексов.

Структурное разнообразие синузий кустарников, кустарничков и трав оценивается по структуре доминирования, а также по наличию и доминированию видов разных эколого-ценотических

групп. Для темнохвойных лесов Европейской России выявлена последовательность смены доминирующих эколого-ценотических групп в ходе сукцессий. Показано, что на завершающих стадиях сукцессий и в квазиклимате по числу видов и по покрытию господствуют высокотравные виды из бореальной, неморальной и нитрофильной групп. Структура доминирования меняется отmono- и олигодоминантных синузий на ранней стадии сукцессий к полидоминантным синузиям в квазиклимате.

Таксономическое разнообразие оценивается: для всех синузий растений одновременно, для каждой синузии (деревьев, кустарников, кустарничков и трав среди сосудистых растений, а также синузий моховидных и лишайников) отдельно. Для этого используется два показателя альфа-разнообразия: видовая насыщенность – число видов на единицу площади и видовое богатство – общее число видов в синузии или в растительном сообществе. От начальной к конечной стадии сукцессии в лесных экосистемах видовая насыщенность и видовое богатство возрастают. На поздних стадиях и в квазиклимате (после формирования полноценной парцеллярной структуры и ВПК) эти показатели максимальные.

Признаки-индикаторы сукцессионного и квазиклиматического состояния почв [6]:

1. Структура почвенного профиля: на начальных стадиях сукцессий – формирование протяженного гумусового горизонта как результата жизнедеятельности биоты экосистемы, и наличие контрастных горизонтов; на средних стадиях – формирование мозаичной структуры профиля за счет обрачивания почвы вывалами раннесукцессионных, а затем первым поколением позднесукцессионных видов деревьев; на поздних стадиях и в квазиклимате – формирование недифференцированного почвенного профиля, представленного гумусовым горизонтом, в результате многократного обрачивания почвы вывалами позднесукцессионных видов; расположение гумусового горизонта непосредственно на почвообразующей породе. По мере формирования недифференцированного профиля в ходе сукцессий меняются и типы почв.

2. Мощность гумусового горизонта: на начальных стадиях – минимальная, соответствующая глубине проникновения поверхностных всасывающих корней деревьев и трав; на средних стадиях – соответствующая глубине проникновения в почву поверхностных и частично якорных корней; на поздних стадиях и в квазиклимате – максимальная, соответствующая глубине проникновения в почву основной массы якорных корней деревьев.

3. Признаки давности антропогенных воздействий, такие как пожары, распашки, выпас скота в лесу. На начальных стадиях сукцессиях после

пожаров в почве есть осветленный горизонт со слоями углей; на средних – угли можно найти в отсыпке вывалов раннесукцессионных видов; на поздних и в квазиклимате – углей нет или отдельные угли встречаются в нижней части отсыпки вывалов позднесукцессионных видов.

На начальных стадиях сукцессиях после распашек есть поверхность осветленный почвенный горизонт с четкой и ровной границей между пахотным и нижележащим горизонтом; на средних – поверхность горизонт представлен мозаикой осветленных и гумусированных фрагментов, на поздних – отдельные морфоны гумусового горизонта имеют белесую присыпку – следы преобразованного поверхности осветленного горизонта.

Опыт работы в бореальных и гемибореальных лесах Европейской России показал [11, 53], что минимальная длительность первичной (пирогенной) аутогенной сукцессии, проводящей к формированию квазиклиматса, измеряется суммарной длительностью одного поколения раннесукцессионных и двух–трех поколений позднесукцессионных видов. В астрономическом времени это составляет 600–1000 лет. За это время не только растительность, но и почва восстанавливается до устойчивого состояния [5, 6, 38, 39].

Несомненно, углубление представлений о климате и сукцессиях как процессах развития экосистем в целом приведет к увеличению числа диагностических признаков, поскольку многие компоненты экосистем не проанализированы в этом отношении. Сложность такого анализа определяется практически полным отсутствием в лесном поясе Европейской России как квазиклиматовых экосистем, так и экосистем, претерпевающих автогенное развитие.

Собственное пространство экосистемы

Выше было обосновано два понятия: минимальное пространство выявления климатовой экосистемы и собственное пространство климатовой экосистемы. Первое определяется или реконструируется относительно легко, поскольку оно зависит от размеров пространства, необходимого для устойчивого оборота поколений элементарной популяции наиболее мощного или группы наиболее мощных ключевых видов. Второе определяется значительно более сложно, и может быть только реконструировано. Для этого необходимо провести реконструкции ареалов ключевых и подчиненных видов доисторических экосистем; а также определить пределы средопреобразующей функции биоты в целом по отношению к абиотической компоненте ландшафта и к климату [15, 16, 17, 62]. Представление о собственном пространстве экосистем составляет не-

обходимую основу модельной реконструкции положения природных зон при снятии антропогенного пресса.

Предварительный опыт такой реконструкции проведен для лесного пояса Европейской России. Он показал, что восстановленный биогеоценотический покров большей части этой территории должен быть представлен на водоразделах экосистемами хвойно-широколиственных лесов [11, 53].

Движущая сила аутогенной сукцессии

Исследование особенностей пространственной реализации потоков поколений в популяциях ключевых видов (видов-эдификаторов или мощных средопреобразователей) позволяет представить способы поддержания гетерогенной среды климаксовой экосистемы. Как уже упоминалось, основа этих представлений заложена в двух концепциях: "gap mosaic concept" и "mosaic cycle concept". Описанию первой из них посвящена огромная литература, включая литературу по моделированию лесных экосистем [20, 87, 89, 103], вторая концепция значительно менее разработана, но большой материал на эту тему содержится в литературе по популяционной биологии животных [97, 98].

Концепция "gap-mosaic" возникла при исследовании лесов тропического и умеренного пояса, которые развивались в спонтанном режиме в течение жизни многих поколений деревьев разных видов. Основные положения этой концепции: леса, существующие в спонтанном режиме, состоят из множества асинхронно развивающихся элементов мозаично-ярусной структуры: "gaps", или "окон". Они имеют разные размеры и конфигурацию, что и создает в каждом из них особую микроклиматическую и эдафическую ситуацию и определяет возможность существования специфического набора элементарных популяций подчиненных видов: кустарников, трав, мхов, лишайников, беспозвоночных и мелких позвоночных животных, грибов, простейших. Одновременное присутствие в экосистеме "gaps" разных размеров, конфигурации и времени образования определяет гетерогенность среды и создает условия для совместного обитания экологических различных видов разных трофических групп.

Концепция мозаично-циклической организации экосистем [98] есть результат распространения концепции "gap-mosaics" и на нелесные экосистемы. Суть ее заключается в том, что устойчивое сосуществование многих видов в одной экосистеме достигается за счет постоянно происходящих в ней естественных локальных нарушений ("disturbance") в результате жизни (жизнедеятельности) и смерти отдельных особей и их групп (смерть и падение старых деревьев, уничтожение

подроста деревьев и перерывание, уплотнение и удобрение почвы животными и пр.), постоянно приводящих к созданию новых микроместообитаний (в англоязычной литературе – *microsites*). Следует отметить, что трактовка понятия "экосистема" в пределах рассматриваемой концепции аналогична трактовке понятия "биогеоценоз" с популяционных позиций [49, 50, 51].

Поскольку термин нарушение ("disturbance") широко используется, необходимо сделать следующие пояснения. В общем, нарушение рассматривается как любое дискретное событие, которое приводит к разрушению "экосистемы в целом или сообщества, или изменению популяционной структуры конкретного вида (видов), или изменяет доступность ресурсов и физическую среду" [82, с. 5].

При этом необходимо четко различать эндогенные по отношению к биогеоценозу (экосистеме) и экзогенные нарушения [97]. Эндогенные нарушения – это результат жизни и смерти особей или групп особей эдификаторов: деревьев, крупных стадных копытных, бобров, листогрызуших насекомых и древоразрушающих грибов. Эти нарушения локальны и формируют мозаики микроместообитаний относительно небольших (по сравнению с площадью биоценоза в целом) размеров, где есть необходимые условия для устойчивого существования всех природных видов и, следовательно, для поддержания высокого уровня биоразнообразия (структурного и таксономического). Именно мозаика малых размеров определяет возможность постоянного заноса и приживания зачатков во вновь возникающие микроместообитания большинства или всех видов-членов сообщества. Если в детритных экосистемах (по мнению многих исследователей) наиболее существенные "нарушения" возникают в результате жизни и смерти деревьев, то в пастибийных экосистемах – в результате жизнедеятельности животных-фитофагов [49, 50].

Экзогенные нарушения – это результат воздействия на биогеоценозы (экосистемы) природных катастроф (крупных пожаров, штормов и наводнений, извержения вулканов и пр.) или сильных антропогенных воздействий (регулируемых и нерегулируемых пожаров, рубок, распашки, выпаса скота, добыча полезных ископаемых, строительство крупных сооружений и пр.). В результате экзогенных нарушений обычно появляются мозаики, размеры которых значительно больше, чем размеры элементарных популяций ключевых видов. При этом природная гетерогенность, определяемая эндогенными процессами, исчезает, и живой (биоценотический) покров становится относительно гомогенным. Именно крупные размеры экзогенно возникающих мозаик представляют собой одну из основных причин неполного восстановления биоразнообразия в теч-

чение длительного периода после экзогенных нарушений, поскольку возможности видов расселяться невелики.

Концепцию мозаично-циклической организации экосистем (биогеоценозов) можно рассматривать как теоретическую основу решения проблем сохранения таксономического и структурного биоразнообразия. Исходя из этой концепции, можно заключить, что устойчивое поддержание максимального биоразнообразия той или иной территории возможно, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать разные по свойствам и размерам местообитания, соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств, способных обитать на данной территории.

Возрастание гетерогенности среды экосистемы

Средопреобразующая деятельность ключевых видов разного иерархического уровня и соответствующих им кампаний подчиненных видов в ходе автогенной сукцессии увеличивают разнообразие экологических ниш экосистемы за счет пространственно-временного перераспределения ресурсов среды. Со структурно-динамических позиций эти процессы подробно описаны в литературе, посвященной концепциям "gap mosaic concept" и "mosaic cycle concept" (см. выше). Весьма существенным представляется уменьшение, на уровне экосистемы в целом, значимости конкурентных и увеличение значимости комплементарных [48, 85, 88] и мутуалистических [35] отношений при переходе от начальных этапов автогенной сукцессии к завершающим этапам и климаксу. В связи с очень большой трудоемкостью получения данных о вещественно-энергетических процессах в экосистемах эти процессы практически не исследованы на поздних стадиях сукцессий и в климаксе. Однако те данные, которые получены на начальных и средних стадиях сукцессий, демонстрируют увеличение значимости комплементарных и мутуалистических отношений [25]. Сложность сопоставления структурно-динамических данных, полученных с позиций популяционной парадигмы, с остальными данными определяется отсутствием согласованных критериев для определения стадий сукцессий и климакса. Популяционная парадигма и представления о потенциях и позициях экосистем позволяют выработать такие критерии. Трудность их получения состоит в слабой изученности популяционной биологии в первую очередь ключевых видов разных трофических групп и разного иерархического уровня. Кроме того, не существует моделей климаксовых экосистем, разработанных на осно-

ве синтеза популяционных и вещественно-энергетических представлений.

Относительная автономность биоты

В рамках структурно-динамического и вещественно-энергетического подхода накоплено много данных о возрастании средопреобразующей роли биоты в ходе сукцессий. Они посвящены увеличению структурного и таксономического разнообразия; возрастанию продуктивности, изменению основных параметров среды [13, 32, 40, 72, 73]. Авторами показано, что в ходе автогенной сукцессии круговороты элементов становятся более замкнутыми, увеличивается время оборота и запас элементов питания, удерживается и сохраняется больше биогенных элементов, элементы, прошедшие через живое вещество, сохраняются в благоприятных, доступных для живых организмов соотношениях [22–24, 35]. Активизация структурно-динамических и вещественно-энергетических процессов в ходе автогенных сукцессий обусловливает относительную автономность биоты климаксовой экосистемы от среды и ее активную средопреобразующую функцию. Причем, средопреобразующие воздействия биоты на среду проявляются не только на локальном, но и региональном и глобальном уровнях. В том случае, если биота полностью проявляет свои потенции, она выступает как основной климаторегулирующий фактор на планете [14–17, 88].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция сукцессий и климакса как экосистемного процесса начала успешно развиваться в середине XX в. в рамках вещественно-энергетического подхода. Этот процесс достаточно долго происходил относительно независимо от развития представлений о сукцессиях и климаксе применительно к растительному покрову, т.е. со структурно-динамических позиций. Формирование и развитие популяционной биологии растений, а затем обобщение достижений, полученных в популяционной биологии в целом, позволяет сделать существенный шаг в развитии обсуждаемых представлений. В настоящее время необходимость объединения вещественно-энергетического и структурно-динамического подходов не только в теоретическом, но и в методическом отношении осознается научным сообществом. Однако от осознания необходимости синтеза двух названных подходов для дальнейшей разработки концепции сукцессий и климакса до его реализации существует огромная дистанция.

Сложность этой практической реализации состоит в том, что как вещественно-энергетический, так и структурно-динамический подход могут быть объединены на основе популяционной

парадигмы. Казалось бы, вполне очевидное в настоящее время представление о том, что потоки вещества и энергии реализуются в виде потоков поколений популяций, формирующих живой покров биосфера и биоту каждой экосистемы, требует для практической реализации очень больших усилий.

Во-первых, это определение основных параметров элементарных популяций ключевых видов разных функциональных групп и разного иерархического уровня путем получения натуральных данных или моделирования; а также выявление полноценных комплексов ключевых видов, определяющих возможность устойчивых потоков поколений всех потенциальных обитателей исследуемой территории.

Во-вторых, проведение исследований и модельная реконструкция основных типов автогенных сукцессий со структурно-динамических и вещественно-энергетических позиций одновременно коллективом разных специалистов и на основе общей методологии и согласованных методов сбора и анализа данных.

В-третьих, оценка роли исторического и современного природопользования в преобразовании климаксовых экосистем в квазиклиматические и сукцессионные экосистемы. Для этого необходимо создать модели потенциальной биоты на локальном, региональном и глобальном уровнях; реконструировать истинную климатическую зональность, учитывая активную средопреобразующую роль биоты; выявить основные причины деградации экотопов и ландшафтов в целом, а также определить условия, время и экономические возможности, необходимые для их восстановления.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (код проекта № 07-04-00565) и программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Научные основы сохранения биоразнообразия России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979. 128 с.
2. Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
3. Берталанфи Л. Системные исследования: Ежегодник. М.: Наука, 1973. С. 20.
4. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666 с. Т. 2. 572 с.
5. Бобровский М.В. Проблемы эволюции почв // Матер. IV всерос. конф. Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003. С. 221.
6. Бобровский М.В. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. Кн. 1. С. 381.
7. Богданов А.А. Всеобщая организационная наука. Тектология. 3-е изд. Л., М.: Книга, 1927. 268 с.
8. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 285 с.
9. Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 551 с.
10. Вальтер Г. Общая геоботаника / Пер. с нем. А.Г. Еленевского М.: Мир, 1982. 264 с.
11. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. /Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн.2. 575 с.
12. Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
13. Горшков В.В. Биотическая регуляция окружающей среды // Докл. международного семинара. Гатчина. 1998. С. 138–163.
14. Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНИТИ, 1995. 470 с.
15. Горшков В.Г., Макарьева А.М. // Докл. РАН. 2001. № 378, С. 570.
16. Горшков В.Г., Макарьева А.М., Лосев К.С. // Изв. РАН. Секция наук о Земле, 2001. № 7. С. 62.
17. Горшков В. Г., Макарьева А. М. Биотический насос атмосферной влаги, его связь с глобальной атмосферной циркуляцией и значение для круговорота воды на суше. СПб.: Петербургский институт ядерной физики РАН, Гатчина. 2006. Препринт 2655. 54 с.
18. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.
19. Заугольнова Л.Б. // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119. № 3. С. 115.
20. Коротков В.Н. // Биологические науки. 1991. № 8. С. 7.
21. Корчагин А.А. Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. 320 с.
22. Лапенис А.Г. Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. С. 290.
23. Лукина Н.В., Никонов В.В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1998. 316 с.
24. Лукина Н.В., Никонов В.В., Исаева Л.Г. Коренные еловые леса: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. С. 5.
25. Лукина Н.В. Мониторинг биоразнообразия лесов: методология и методы. М.: Наука, 2008. С. 183.
26. Малиновский А.А. // Природа. 1987. № 7. С. 5.
27. Миркин Б.М. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 2. С. 56.
28. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.
29. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

30. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
31. Млекопитающие в наземных экосистемах / Под. ред. Д.Б. Абатурова. М.: Наука, 1985. С. 67.
32. Молчанов А.А. Лес и климат. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 280 с.
33. Наумов Н.П. Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970. С. 106.
34. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1975. 740 с.
35. Одум Ю. Экология М.: Мир, 1986. Т. 1. 326 с. Т. 2. 376 с.
36. Основы лесной биогеоценологии. Отв. ред. В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис. М.: Наука, 1964. 574 с.
37. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
38. Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю., Хавкин В.П. // Природа. 1993. № 3. С. 16.
39. Пономаренко Е.В. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. /Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. С. 34.
40. Протопопов В.В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 328 с.
41. Растительноядные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. 189 с.
42. Работнов Т.А. // Пробл. ботаники. 1950. Вып.1. С. 465.
43. Работнов Т.А. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5.
44. Раменский Л. Г. // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25.
45. Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 638 с.
46. Реймерс Н.Ф. Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология. М.: ИЦ "Россия молодая", 1992.367 с.
47. Роде А.А. Генезис почв и современные процессы почвообразования. М.: Наука, 1984. 256 с.
48. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
49. Смирнова О.В. // Успехи соврем. биологии. 1998. № 2. С. 25.
50. Смирнова О.В. Популяции в неоднородной среде. 1998. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, С. 23.
51. Смирнова О.В. // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15.
52. Смирнова О.В., Бобровский М.В. Мониторинг биоразнообразия лесов: методология и методы. М.: Наука, 2008. С. 131.
53. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. // Успехи соврем. биологии. 2006. № 1. С. 26.
54. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 4. С. 438.
55. Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 144.
56. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. // Биол. науки. 1989. № 11. С. 48.
57. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. 92 с.
58. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
59. Средообразующая деятельность животных. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 54.
60. Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, 1991. 211 с.
61. Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука, 1975. Т. 3. 543 с.
62. Титов И.А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М.: Сов. наука, 1952. 469 с.
63. Трасс Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.
64. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 196 с.
65. Уранов А.А. // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7.
66. Уранов А.А., Смирнова О.В. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 79. Вып. 1. С. 23.
67. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
68. Allen T.F.H., Starr T.B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago Press: Univ. of Chicago. 1982. 216 p.
69. Anand M., Orloci L. // Environmental and Ecological Statistics. 1997. V. 4. P. 337.
70. Andel van J. // Proc. of VI Inter. Ecol. Cong. Manchester. 1994. P. 30.
71. Berryman A.A., Millstein J.A. // Trends in Ecology and Evolution. 1989. V. 4. P. 26.
72. Borman F.H., Likens G.E. Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. N.Y.: Springer, 1979. 253 p.
73. Borman F.H., Sidle R.C. // J. Ecol. 1990. № 78. P. 561.
74. Botkin D.B. Forest succession: Concept and application/Ed. by D.C. West et al. N.Y.: Springer, 1981. P. 36.
75. Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulaire de sociologie vegetale. 2 ed. Montpellier, 1925. 22 p.
76. Burrows C.J. Processes of vegetation change. London: Unwin Hyman, 1990. 551 p.
77. Clements F.E. // J. Ecology. 1936. V. 24. P. 254.
78. Clements F.E. Plant succession and indicators. N.Y., L.: Hafner publishing Company, 1963. 453 p.
79. Connell J.H., Slatyer R.O. // The American Naturalist. 1977. V. 111. № 982. P. 1119.
80. Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W. // J. Veg. Sci. 1993. V. 4. № 2. P. 149.
81. Dansereau P. // Handbook of vegetation science / Part 8 / Ed. by R. Knapp. 1974. P. 125.
82. Disturbance Dynamics in Boreal Forest: Defining the Ecological Basis of Restoration and Management of Biodiversity. 2002. V. 36 (1). 447 p.
83. Forest Succession: Concept and Application. Berlin, N.Y.: Springer, 1981. 517 p.
84. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y.: Springer, 1979. 222 p.

85. Grubb P.J. // Biol. Rev. 1977. V. 52. P. 107.
86. Harper J.L. Population Biology of Plants. L.: Acad. Press, 1977. 892 p.
87. Kuuluvainen T. // Ann. Zool. Fennici. 1994. V. 31. P. 35.
88. Lovelock J.E. Gaia. A new look at life on Earth. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1982. 157 p.
89. McCarthy J. // Environ. Rev. 2001. V. 9. P. 1.
90. McIntosh R.P. // The recovery process in Damaged Ecosystems, Ann Arbor Science Publishers Inc., Ann Arbor, 1980. P. 11.
91. Odum E.P. // Science. 1969. V. 164. P. 262.
92. O'Neill R.V., De Angelis D.L., Waide J.B., Allen T.F.H. A hierarchical concept of the ecosystem. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1986. 196 p.
93. Paine R. // J. Anim. Ecol. 1980. V. 49. P. 667.
94. Silvertown J.W. Introduction to plant population ecology. L., N.Y.: Longman, 1982. 198 p.
95. Stone L., Ezraty S. // J. Ecology. 1996. V. 84. P. 279.
96. Tansley A.G. // Ecology. 1935. V. 16. P. 284.
97. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.: Acad. press. 1985. 472 p.
98. The mosaic-cycle concept of ecosystem / Ed. by H. Remmert Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer-Verlag, 1991. 168 p.
99. The population structure of vegetation //Handbook of vegetation science. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. P. 362.
100. Van Breemen N., Finzi A.C. // Biogeochemistry. 1998. V. 42. P. 1.
101. Vegetatio. 1980. V. 43. № 1/2. Special volume of succession /Ed. by E. van der Maarel. 151 p.
102. Vera F.W.M. Grazing ecology and forest history. Oxon-N.Y.: CABI Publishing, 2000. 506 p.
103. Watt A.S. // J. Ecology. 1947. V. 35. P. 1.
104. Whittaker R.H. // Ecol. Monogr. 1953. V. 23. P. 41.
105. Whittaker R. // Handbook of vegetation science. Pt. 8. Vegetation dynamics. The Hague, 1974. P. 139.
106. Whittaker R.H., Lewin A.S. // Theor. Pop. Biol. 1977. V. 12. № 2. P. 117.
107. De Leo G.A., Levin S. 1997. The multifaceted aspects of ecosystem integrity. Conservation Ecology [online] 1(1): 3. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art3>

Succession and Climax as Ecosystem Processes

O. V. Smirnova¹, N. A. Toropova²

¹ Center of Ecology and Productivity of Forests, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

² International Independent Ecological-Political University, Moscow, Russia

Based on the analysis of literature and the authors' data, the concepts "succession" and "climax" are shown should characterize the whole ecosystem in order to find out the main mechanisms of functioning the biogeocenotic cover. The necessity of analyzing succession and climax as ecosystem processes is proved, and the main statements of the ecosystem concept of succession and climax are suggested. Such concepts, as ecosystem, succession, climax, ecosystem potency and positions, intrinsic time and space of ecosystem are determined on the basis of the general theory of systems and population paradigm. A new model of autogenic succession – model of satiation – is proposed.