

Проблема 10. ФИТОЦЕНОТИПЫ ЛУГОВЫХ ТРАВ

Фитоцено типами имену ют типы тех позиций, которые виды занима ют в фитоценозах, тех “ролей”, которые они в них играют, а также тех свойств, которые эти позиции и роли преопределя ют. Первоначально к выделению фитоцено типов подходили чисто количественно. Еще в 1844 г. Г. Лекок на лугах Франции виды с наибольшей массой назвал доминантами, а с наименьшей - случайными. Качественные критерии стали использовать лишь в начале XX в. Так, в 1915 г. Г.Н. Высоцкий в степных и полупустынных фитоценозах различал “превалиды” и “ингредиенты”, относя к первым многолетники, а ко вторым одно-двулетники. В 1922 г. А.Я. Гордягин первые именовал “господствующими”, а вторые - “подчиненными”. В 1924-1928 гг. Г.И. Поплавская и В.Н. Сукачев показали, что господствующие виды в ценозах являются эдификаторами, строителями фитосреды, а подчиненные (ассектаторы) вынуждены приспособляться к этой фитосреде. На лугах эдификаторы надземной сферы создают режим затенения, а эдификаторы подземной сферы - режим задернения (Куркин, 1968). На засоленных галофитных лугах средообразующая роль доминирующих видов сводится к трансформации химизма засоления почв (Куркин, 1992, 1994).

Эдификаторофильные ассектаторы в луговых фитоценозах выражены весьма слабо. К эдификаторофилам затеняющих синузий можно условно отнести лишь синузии *Glechoma hederacea* и *Lysimachia nummularia*, формирующие под негустым пологом высокотравья и среднетравья “ковры” с мозаичным листорасположением. К эдификаторофилам дернообразующих синузий можно условно отнести однолетние полупаразиты (виды родов *Rhinanthus*, *Odontites*, *Euphrasia*, *Melampyrum*), для всходов которых густая корневая сеть является не конкурентом, а объектом паразитирования.

Однако большинство ассектаторов в луговых фитоценозах является не эдификаторофилами, а “эдификаторотерпцами”, обладающими в той или иной мере теневыносливостью и устойчивостью к задернению.

В многовидовых фитоценозах степень теневыносливости можно оценить тем суммарным проективным покрытием (%) более высокорослых видов, затеняющих рассматриваемый вид, при котором он явно изреживается, несмотря на благоприятные почвенные условия (Куркин, 1976). С этой целью нами использованы данные собственных многолетних стационарных исследований разногодичной изменчивости луговых фитоценозов Барабинской лесостепи и Окской поймы. Степень теневыносливости выявлялась в годы обильного увлажнения после засушливых лет. Установлена теневыносливость (%) следующих видов: *Mulgedium sibiricum* - 100, *Glechoma hederacea* - >90, *Carex caespitosa* - 80, *Fragaria viridis* - 80, *Geum rivale* - 75, *Festuca rubra* - 70-75, *Poa angustifolia* - 65-70, *Carex praecox* - 65-70, *Hordeum brevisubulatum*

- 60-65, *Ranunculus repens* - 55-60, *Agrostis vinealis* - 50-55, *Artemisia laciniata* - 50-55, *Limonium gmelini* - 45-50, *Festuca valesiaca* - 40-45, *Scolochloa festucacea* - 25-30.

Степень задернения целесообразно оценивать градациями проективного обилия дернообразующих видов, а степень толерантности к нему изучаемых видов - той ступенью задернения, на которой проективное обилие видов явно снижается. Поскольку проективное обилие видов определяется не только задернением, но и другими факторами, целесообразно ориентироваться не на средние, а на максимальные значения проективного обилия, ибо именно они функционально лимитируются задернением.

Так нами была изучена реакция видов трав на задернение, создаваемое типчаком (*Festuca valesiaca*) на высоких редко заливаемых гривах Окской поймы с двухслойными (суглинисто-песчаными) почвами. Наиболее устойчивыми к задернению, создаваемому типчаком, оказались *Rumex thyrsoiflorus*, *Eryngium planum*, *Achillea millefolium*, *Elytrigia repens* и *Sedum acre*. Они начинают снижать свое проективное обилие лишь при проективном обилии типчака, равном 40%. Умеренную устойчивость показали *Potentilla argentea*, *Artemisia campestris*, *Galium verum*, *Plantago media* и *Berteroa incana* - они изреживались на рубеже 30% проективного обилия типчака. Низкая устойчивость оказалась у *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris* и *Thalictrum minus*, которые явно изреживались уже на рубеже 15% проективного обилия типчака.

Устойчивость луговых трав к задернению, создаваемому другими дернообразующими видами, рассмотрена нами ранее (Проблема 8. Дерновый процесс на лугах), а также в статье специально посвященной этому вопросу (Куркин, 2002).

В системе фитоцено типов синузия занимает важное и вместе с тем весьма неопределенное место.

Тот факт, что синузии в течение многих десятилетий остаются в поле зрения геоботаников, свидетельствует о реальности их существования, а разноречивость в принципах их выделения говорит о том, что от внимания исследователей пока еще ускользает сущность синузий.

На основе экосистемного подхода, с учетом литературных и собственных данных попробуем выявить эту сущность синузий применительно к лугам.

По смысловому содержанию термин синузия относится не к одному виду, а к совокупности видов, однотипных по той роли, которую они играют в фитоценозе. Далее совокупность растений, входящих в синузию, должна быть обильной. Собственно, именно об этом говорит то, что по мнению большинства геоботаников синузии являются аналогами ярусов.

Наиболее категоричен при этом А. А. Корчагин (1976), по мнению которого синузия всегда одноярусна.

Б. М. Миркин, исходя из не ясно выраженной ярусности луговых ценозов, пришел к выводу об их «моносинузиальности». Однако в луговых ценозах, хотя и нет в надземной сфере столь резко выраженной ярусности, как в лесных, разновысотность побегов трав и разноглубинность размещения

их корневых систем налицо. Это и дало нам в свое время основание выделить на лугах синузию низовых дернообразующих злаков и верховых глубокоукореняющихся злаков (Куркин, 1968).

Как выше было показано, эти две синузии являются конкурентными антагонистами (см. проблему 9). Поэтому, их совместное господство исключается: там, где господствует одна из них, практически отсутствует другая.

Иначе говоря, существует территориальное (экологическое) размежевание их господства. При этом проявляются уже не внутриценозные конкурентные свойства этих синузий, а их интегральные экосистемные средообразующие свойства.

Так, затеняющая синузия не только обеспечивает весьма полное использование солнечной энергии для фотосинтеза, но и сберегает запасы почвенной влаги, резко уменьшая ее расход на прямое испарение с поверхности почвы, а дернообразующая синузия аккумулирует в дернине элементы минерального питания, поступающие сверху при разложении ежегодно отмирающего травостоя.

Синузия глубокоукореняющихся верховых злаков обеспечивает весьма полную утилизацию нитратов в нисходящем потоке влаги, предотвращая необратимое проникновение нитратов в грунтовые воды.

Это связано с тем, что корни глубокоукореняющихся злаков уходят вертикально вниз и располагаются по ходам отмерших корней стержнекорневых двудольных, по которым выпадающие осадки проникают вниз вплоть до почвенно-грунтовых вод.

Благодаря этому, глубокоукореняющиеся злаки весьма полно поглощают нитраты, содержащиеся в нисходящем потоке влаги.

Таким образом, и затеняющая, и задерняющая синузии на лугах являются эдификаторами, ибо они повышают использование фитоценозами ресурсов тех экотопов, к которым они приурочены.

И это, на наш взгляд, и есть тот искомый интегральный критерий для выделения синузий в луговых фитоценозах.

Что же касается критерия Корчагина (синузии всегда одноярусны), то в надземной части луговых фитоценозов он соблюдается, но в подземной - далеко не всегда. Например, у таких типично дернообразующих видов как белоус торчащий и осока дернистая корневые системы двухъярусные: наряду с горизонтальной корневой сетью имеются "пучки" корней, уходящих вертикально вглубь почвы, а у колосняка пабоана наряду с преобладанием корней, уходящих вертикально вглубь почвы, имеются горизонтальные пучки корней в слое дернины.

На чисто галофитных лугах в Барабинской лесостепи нет ни затеняющих, ни задерняющих синузий (луга ценотически незамкнуты), а роль эдификаторов в них выполняют доминирующие виды-галофиты. Они аккумулируют в своих побегах растворимые соли, которые после отмирания обогащают верхние горизонты почвы. Как показали исследования Н. И. Базилевич (1965) галофиты Барабинской лесостепи можно разделить на 2 группы: хлоридаккумулирующие и сульфатаккумулирующие.

Действие хлоридов и сульфатов на режим увлажнения почвы прямо противоположны друг другу. Хлориды кальция и магния обладают высокой гигроскопичностью, адсорбируют влагу из атмосферы и насыщают ею верхний слой почвы. Сульфат натрия кристаллизует влагу выпадающих осадков, а образующиеся при этом крупные кристаллы глауберовой соли, раздвигая частицы почвы, препятствуют капиллярному подъему влаги.

Как показали наши исследования, в Барабе хлоридаккумулялирующие галофиты доминируют на солончаках с преобладанием сульфатов, насыщая влагой верхний слой почвы, а сульфатаккумулялирующие галофиты доминируют на солончаках с преобладанием хлоридов, препятствуя их подъему к поверхности (Куркин, 1992,1994,2012).

Л. Г. Раменский (1938) при выделении ценотипов в качестве прототипов избрал виды не растений, а животных: виоленты (силовики) он уподобил львам, пациенты (выносливцы) - верблюдам, эксплеренты (выполняющие) - шакалам. Это обеспечило выделенным типам популярность, но не содействовало их пониманию.

ВИОЛЕНТЫ по Л. Г. Раменскому, энергично развиваясь, захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды. Энергичное развитие и высокая энергия жизнедеятельности, однако, наиболее характерны для эксплерентов в периоды захвата ими освобожденной территории. В своей же более ранней работе Л.Г. Раменский указал, что такие виоленты-сидни, как осока дернистая, медленно, но неуклонно завладевают территорией.

В надземной сфере степень виолентности луговых трав определяется их затеняющей способностью: она тем выше, чем большую высоту имеют их листоносные побеги, чем шире их листовые пластинки и ближе расположение последних к горизонтальному. По этим показателям широколистные виды двудольного высокотравья явно превосходят верховые злаки, а потому при обилии почвенных ресурсов и отсутствии сенокосения конкурентно их исключают. При сенокосении степень виолентности верховых злаков определяется интенсивностью их роста весной и в послеукосный период. Так, ежа сборная (*Dactylis glomerata*), интенсивно отрастающая весной и не снижающая темпов роста до конца периода вегетации, в травосмесях вытесняет другие злаки. В противоположность ей бекмания (*Beckmannia eruciformis*) вообще не отрастает после скашивания, в связи с чем быстро вытесняется из травосмесей.

При заповедном режиме (отсутствие выпаса и сенокосения) у некоторых видов злаков виолентность в надземной сфере реализуется посредством формирования "сухостоя", состоящего из отмерших побегов прошлых лет: не угнетая рост собственных побегов, сухостой препятствует росту побегов конкурентов. Такого рода виолентность особенно ярко выражена у белоуса. По нашим данным, в неиспользуемых белоусниках из общего проективного покрытия белоуса более 50% приходится на сухостой.

Критерии виолентности в подземной сфере (дернообразующих виолентов) изложены ранее (см. Проблему 8). В подземной сфере дернообразующие виоленты занимают самую верхнюю ступень конкурентной лестницы, компенсируя низкорослость в надземной сфере. Поэтому светолюбивые задернители (белоус и щучка) проявляют виолентность (доминируют) на экотопах, недоступных более высокорослым конкурентам.

Менее светолюбивые задернители (овсяница красная и мятлик узколистный) "на равных" конкурируют с полуверховыми злаками. А осока дернистая, обладающая высокой теневыносливостью, проявляет виолентность даже под пологом суперверховых злаков (в Барабинской лесостепи под пологом тростника, а в Окской пойме - под пологом манника большого).

В целом виоленты-силовики Раменского - это эдификаторы, рассматриваемые только со стороны их конкурентоспособности.

ПАТИЕНТЫ Л.Г. Раменский характеризует выносливостью к крайним условиям среды, при этом указывает, что пациенты достигают в таких условиях господства благодаря тому, что здесь исключено произрастание конкурентов (виолентов). Он отмечает разнообразие тех экстремальных местообитаний, в которых пациенты получают преобладание: засоление, кислая реакция почвы, резкая переменность увлажнения и т.п. В условиях поймы к таким местообитаниям следует отнести долгопоемные и деятельно аллювиальные, поскольку они исключают произрастание многих конкурентно мощных видов.

В качестве эталона пациентов Л.Г. Раменский называет тростник, именуя его специалистом по разнообразным трудным условиям - "земноводным верблюдом". Поскольку тростник характеризуется интенсивным ростом и высокой продуктивностью, нельзя согласиться с теми, кто приписывает всем пациентам медленный рост и низкую продуктивность.

Как видим, в единый тип пациентов Л. Г. Раменский "загнал" почти все специфические экологические типы луговых трав. Все они будут рассмотрены в рамках следующей проблемы 11 (Экологические типы луговых трав). Но к фитоценотипам они никакого отношения не имеют. И само наименование "пациент" к ним не подходит, ибо каждый экологический тип адаптивен к определенным экотопам, а универсально выносливых типов в природе нет.

Поскольку Л. Г. Раменский рассматривал лишь экотопические пациенты, позднее было предложено дополнить их фитоценотическими пациентами. Последние, в отличие от первых, имеют к фитоценотипам непосредственное отношение. Однако, вместо того чтобы разделять виды трав на пациенты и не пациенты к затенению, целесообразно количественно оценивать степень их теневыносливости. Что же касается реакции трав на задернение, то она зависит и от особенностей дернообразующих видов, и от экологического режима почв.

В зависимости от этого, реакция трав на задернение варьирует от резко отрицательной до явно положительной. Поэтому оценку луговых трав с разделением их на фитоценотически толерантные и не толерантные. нельзя признать познавательной.

ЭКСПЛЕРЕНТЫ Л.Г. Раменский характеризует очень низкой конкурентной мощностью, компенсированной способностью очень быстро захватывать освободившиеся территории. Но также легко они вытесняются при демуляции виолентов. К эксплерентам он относит, с одной стороны, ингредиенты, размножающиеся семенами (одно-двулетники), с другой - некоторые вегетативно подвижные многолетники (стелющиеся, с ползучими корневищами, корнеотпрысковые).

Выделенный Л. Г. Раменским фитоценотип эксплерентов уникален своей динамичностью. Л. Г. Раменский изучил его динамику в ходе своих многолетних исследований многогодичной изменчивости растительности лугов в пойме Дона (в районе г. Павловска Воронежской области). Примерно в то же время (первая половина прошлого века) В. Н. Хитрово в пойме р. Десны наблюдал "клеверные годы" (разрастание бобовых). При всем различии экологических ситуаций, вызывающих вспышки обилия эксплерентов Раменского и бобовых, динамика этих вспышек чрезвычайно сходна. Это дало нам основание включить бобовые в число эксплерентов в качестве особого подтипа (Куркин, 2002).

Эксплерентность - это прежде всего потенциальная способность видов к взрывообразно быстрому разрастанию. На первый взгляд, заманчиво искать потенции эксплерентности в таких биоморфологических особенностях видов, как высокая генеративная продуктивность и вегетативная подвижность. Однако анализ явления эксплерентности показывает, что биоморфологически оно весьма поливариантно и, главное, предопределяется не столько биоморфологическими, сколько эколого-ценотическими особенностями видов. Поэтому при изучении эксплерентности необходимо прежде всего выявить экологическую сущность тех ситуаций, в которых она проявляется, выявить виды, которые в этих ситуациях взрывообразно разрастаются, и лишь затем на примере таких видов устанавливать биоморфологические особенности, коррелирующие с эксплерентностью.

Наши многолетние исследования многогодичной изменчивости лугов позволяют выделить два вида ситуаций, провоцирующих эксплерентность, и соответственно два вида эксплерентности: ценофобную и ценофлюктуационную. Ценофобная эксплерентность проявляется после многолетних засух, нарушающих ценотическую замкнутость лугов. При этом исчезает или резко ослабевает конкуренция за свет и почвенный азот, в почве накапливаются нитраты. В этих условиях взрывообразно разрастаются светлюбивые нитрофилы, облигатные и факультативные нитратофилы. Биоморфологически они весьма разнообразны: 1) корне-отпрысковые (*Sonchus arvensis*, *Saussurea amara*, *Inula britannica*); 2) стержнекорневые поликарпики (*Taraxacum bessarabicum*); 3) кистеклубнекорневые монокарпики (*Cirsium esculentum*); 4) ползучие (*Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*); 5) корневищные (*Glaux maritima*)\ 6) однолетники (*Atriplex littoralis*).

Напротив, ценофлюктуационная эксплерентность в своем проявлении приурочена к годам с обилием осадков и пониженными температурами, когда ухудшается режим азотного

питания автотрофных трав (вследствие ослабления нитрификации, усиления денитрификации и вымывания нитратов). В связи с этим ослабляется конкуренция за свет, фосфор и калий, что вызывает взрывообразное разрастание целого ряда видов бобовых, весьма разнообразных по своим биоморфологическим особенностям: корневищно-стержнекорневые (*Vicia cracca*, *Trifolium medium*, *T. alpestre*, *Astragalus cicer*, *A. danicus*), стержнекорневые (*Trifolium pratense*), кистекокорневые (*Trifolium hybridum*), ползучие (*Trifolium repens*), однолетние (*Trifolium arvense*, *T. spadiceum*, *T. aureum*, *Vicia tetrasperma*, *V. hirsuta*).

Литература

- Корчагин А. А. Строение растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, т.5, 1976, 7-313 с.
- Куркин К. А. Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи //Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968. Т. 73. Вып. 1.
- Куркин, К.А. Экологические факторы дифференциации луговой растительности //Ботан. журнал, 1992. Т. 77. № 6.
- Куркин К. А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Анализ динамики видов и синузий фитоценозов долгопоемного луга в ходе антропогенной сукцессии //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 4.
- Куркин К. А. О роли растительности галофитных лугов Барабы в солеобмене между верховодкой и почвой //Почвоведение. 1994. №5.
- Куркин К.А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Динамика устойчивости фитоценозов //Бюлл. МОИП. Отд. биол. - 1997. - Т. 102. Вып. 5.
- Куркин К.А. Экологические ниши и синузии в луговых фитоценозах. //Экология. 1999. - №3.
- Куркин К. А. Фитоценоотипы и эколого-ценотические потенции луговых трав //Экология. 2002. - № 1.
- Куркин К. А. Экосистемный анализ климатогенной динамики колосняково-солонечниково-корнутоподорожникового луга в условиях Барабинской лесостепи //Ботанический журнал. - 2012. - Т. 97, № 10.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. - М.: Сельхозгиз, 1938.