

Проблема 6. ЗАМКНУТОСТЬ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Замкнутость лугов имеет два качественно различных аспекта: вещественно-энергетический и эколого-ценотический.

Вещественно-энергетическая замкнутость заключается в относительной замкнутости происходящего в них круговорота элементов минерального питания.

Эколого-ценотическая замкнутость заключается в относительной закрытости луговых фитоценозов от внедрения "чуждых" им видов за счет совокупного противодействия ценотических, экотопических и антропогенных факторов.

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ЗАМКНУТОСТИ

В надземной сфере основным фактором замкнутости является режим затенения, создаваемый сомкнутыми и сравнительно высокими травостоями для более низкорослых низкорослых видов. При этом в особенно трудной ситуации оказываются розеточные виды двудольных, которые в таких ценозах, как правило, отсутствуют, а если оказываются - то реагируют по типу резко выраженной этиоляции и погибают (Куркин, 1966).

В Окской пойме лишь два наиболее теневыносливых вида *Lysimachia nummularia* и *Glechoma hederacea* способны создавать приземный ярус под пологом травостоев. Остальные ползучие виды в сомкнутых травостоях отсутствуют, но разрастаются при изреживании травостоев.

Среди высокорослых трав также имеются светолюбивые виды, избегающие затенения. Так на травяных болотах Барабинской лесостепи высокорослая *Scolochloa festucacea* широко распространена и образует чистые одновидовые заросли, но в зарослях еще более высокорослого *Phragmites australis* она полностью отсутствует. А в долгопоемных низинах окской поймы, где доминируют такие высокорослые виды как *Phalaroides arundinacea* и *Glyceria maxima* она встречается лишь единично.

Дернина на суглинистых почвах в той или иной мере перехватывает поступающие сверху ресурсы корневого питания. Даже при умеренном увлажнении она может полностью поглощать кислород из проникающего в почву воздуха (дерново-глеевые почвы). Тем самым она может делать замкнутыми фитоценозы для средне и глубокоукореняющихся видов, лишенных аэренхимы и по тому требовательных аэрации почвы.

В целом, ценотический режим замкнутости производит отбор видов, адаптированных к тому экологическому режиму, который создается жизнедеятельностью фитоценоза. Но в отношении всходов ценотический режим действует не избирательно, а тотально, подавляя "без разбора" всходы заносных видов и видов, являющихся в ценозах доминантами.

Механизмы подавления всходов и их судьба при затенении и задернении различны. В

сомкнутых высокорослых травостоях всходы обречены на гибель. Поэтому виды, формирующие такие травостои, возобновляются в основном вегетативно. Но тем самым они исключают для себя генотипическую изменчивость.

Как показали наши наблюдения, в условиях ненарушенной дернины корни всходов, почти не ветвясь, растут вниз. Этот рост продолжается вплоть до исчерпания запасов семени, а затем прекращается, всходы переходят в «прозябающее» состояние. Напротив, в условиях нарушенной дернины (и соответственно появлению в ней заметных количеств нитратов) корни усиленно ветвятся, развивая в большом количестве деятельные корешки высших порядков (Куркин, 1966).

Судьба прозябающих в ненарушенной дернине всходов может быть различна. Они погибают и от иссушения дернины, и от затенения взрослыми соседями. И лишь в лучшем случае они в течение ряда лет постепенно переходят из ювенильного состояния в прематурное и далее во взрослое. При этом генотипическая изменчивость сохраняется, но ценотический отбор идет не генотипически, а ситуационно.

В отличие от всходов многолетников всходы автотрофных однолетников не способны переходить в прозябающее состояние и потому полностью погибают как при затенении, так и при задернении. Поэтому наличие в фитоценозах автотрофных однолетников свидетельствует о его ценотической незамкнутости. Для однолетних полупаразитов при слабом затенении задернение стимулирует их рост и развитие, поскольку в дернине гарантируется возможность их корневого паразитизма.

Аллювиальность, даже относительно слабая, является фактором замкнутости для типчака *Festuca sulcata*. Поэтому его нередкое обилие на прирусловых гривах свидетельствует о том, что из полых вод на этих гривах, песчаные наилки уже не откладываются, а суглинистые еще не откладываются (в интервале 20-25 см). Мощные наилки (порядка 5 см и более) являются фактором замкнутости рыхлокустовых злаков и большинства двудольных. В противоположность этому для короткокорневищного канареечника *Phalaroides arundinacea* фактором замкнутости является отсутствие наилок, поскольку его семена для успешного прорастания и роста всходов требуют заделки наилками. Так в центральной части Дединовского расширения Окской поймы на среднепоемных уровнях канареечник до 1970 года полностью отсутствовал. Но аномально высокий и длительный паводок отложил и на среднепоемных лугах обильные наилки благодаря которым появился канареечник куртинами семенного происхождения.

ЭКОТОПИЧЕСКИ ФАКТОРЫ ЗАМКНУТОСТИ

Под экотопическими факторами понимаются все экологические факторы местообитания, а не только почвенные. Именно они в своей совокупности определяют экологическое разнообразие лугов и флористический состав их фитоценозов, как отражение разнообразия

совокупностей их экотопической замкнутости.

Однако в большинстве случаев экотопические факторы определяют замкнутость луговых фитоценозов во взаимодействии с ценотическими факторами. Так в Окской пойме, где основным фактором экотопической замкнутости является поемность, по растительности довольно четко выделяется три уровня:

краткопоемный, среднепоемный и долгопоемный. На краткопоемном уровне преобладают низовые злаки и мелкое разнотравье. И хотя луга среднего уровня по несколько лет паводками не заливаются, инвазии в них краткопоемного низкотравья препятствует режим затенения, создаваемый преобладающими на среднепоемных лугах полуверховыми злаками. Аналогично этому полуверховые злаки в многолетние периоды маловодных паводков не проникают на долгопоемные уровни, где доминируют более высокорослые верховые злаки и крупные осоки.

Аллювиальность, даже относительно слабая, является фактором замкнутости для типчака *Festuca sulcata*. Поэтому его нередкое обилие на прирусловых гривах свидетельствует о том, что из полых вод на этих гривах, песчаные наилки уже не откладываются, а суглинистые еще не откладываются (в интервале 20-25 см).

Мощные наилки (порядка 5 см и более) являются фактором замкнутости рыхлокустовых злаков и большинства двудольных. В противоположность этому для короткокорневищного канареечника *Phalaroides arundinacea* фактором замкнутости является отсутствие наилок, поскольку его семена для успешного прорастания и роста всходов требуют заделки наилками. Так в центральной части Дединовского расширения Окской поймы на среднепоемных уровнях канареечник до 1970 года полностью отсутствовал. Но аномально высокий и длительный паводок отложил и на среднепоемных лугах обильные наилки благодаря которым появился канареечник куртинами семенного происхождения.

В Барабинской лесостепи специфическими экотопическими факторами определяющим экотопическую замкнутость луговых фитоценозов, являются солонцовость и засоление почв.

Экотопический отбор видов по фактору солонцовости наиболее наглядно проявляется в районах гривно-солонцового ландшафта по профилю от вершины гривы по ее склону вплоть до межгривного понижения.

1. На вершинах грив с выщелоченными черноземовидными почвами наблюдаются коротконожково-наземнойничково-разнотравные ценозы с преобладанием лугово-лесного разнотравья (*Filipendula ulmaria*, *Rubus saxatilis*, *Thalictrum simplex*, *Geranium pratense* и др.) и с небольшой примесью лугово-степного (*Peucedanum morisonii*, *Pulsatilla patens*, *Lathyrus tuberosus*, местами *Filipendula vulgaris*).

2. При переходе от вершины гривы к склону со слабо и глубоко

солонцеватыми черноземовидными почвами явно уменьшается обилие (и «пышность» роста) лугово-лесных элементов, а обилие лугово-степных явно увеличивается, особенно *Filipendula vulgaris* и *Peucedanum morisonii*; появляются также *Stipa joannis* и *Festuca sulcata*.

3. В верхней части склона с глубокостолбчатыми солонцами (горизонт А больше 15 см) состав травостоя заметно не меняется, но уменьшаются его высота и проективное покрытие.

4. Ниже по склону на среднестолбчатых солонцах (горизонт А меньше 15 см) побеги высокорослых видов приобретают «карликовый» вид, лугово-лесные виды исчезают, преобладают лугово-степные (*Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Carex praecox*, *C. caryophyllea*, *Veronica spicata*, *Potentilla humifusa* и *Galatella biflora*).

5. Еще ниже при уменьшении мощности горизонта А (надстолбчатого) до 12—13 см из ценоза выпадают такие стержнекорневые виды, как *Peucedanum morisonii* и *Pulsatilla patens*.

6. При мощности горизонта А, равной 10—11 см, из ценоза выпадают *Stipa joannis*, *Medicago falcata* и *Artemisia macrantha*.

7. При мощности горизонта А, равной 8—9 см, выпадают *Calamagrostis epigeios*, *Filipendula vulgaris*, *Artemisia latifolia*, *Inula salicina*, *Trifolium lupinaster*, *Galium boreale* и *G. verum*, но возрастает обилие солонцовой формы *Elytrigia repens*, а также *Carex praecox*, *Artemisia rupestris* и *A. pontica*, появляются *Artemisia nitrosa* и *Leymus paboanus*.

8. Наконец, когда мощность горизонта А меньше 2 см (обычно это происходит уже при переходе от склона к межгрядному понижению), из ценозов выпадают все виды, кроме *Festuca sulcata* и *Artemisia nitrosa*; к ним сразу в большом обилии присоединяется *Puccinellia dolicholepis*.

Фактор засоления является мощным фактором экотопической замкнутости лугов Барабы. Уже при умеренном засолении луга оказываются замкнутыми для всех гликофитов: из всего видового состава вейниково-разнотравных лугов остаются лишь вейник наземный и овсяница красная. А в годы многолетних засух, когда соли подтягиваются к поверхности, выпадает и мелкоукореняющаяся овсяница красная и остается один вейник наземный. Ценотическая незамкнутость способствует инвазии галофитов, аккумулирующих в надземной массе соли. Отмирая и разлагаясь, надземная масса галофитов повышает и стабилизирует высокую концентрацию солей в поверхностном слое.

Луга с преобладанием настоящих галофитов, аккумулирующих соли в надземной массе, полностью замкнуты для гликофитов.

Галогликофиты (виды умеренной солестойкости) в незначительном обилии появляются в

многолетние периоды обилия осадков, но полностью отмирают в периоды многолетних засух.

Травостои галофитных лугов стабильно разрежены, а дернина отсутствует. Поэтому они практически лишены ценотической замкнутости. Об этом свидетельствует и обилие розеточных галофитов, не способных размножаться вегетативно, но беспрепятственно размножающихся семенным путем, а также наличием однолетних галофиофитов (Куркин, 2012).

Аналогичны признаки отсутствия ценотической замкнутости на противоположном "полюсе" лугового типа растительности - на крайних ступенях псаммофильно-пустошных лугов: крайняя разреженность травостоев, доминирование видов аналогичных розеточным (ястребинка волосистая, кошачья лапка), участие лишайников и псаммофильных мхов, а также псаммофильных однолетников.

АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ ЗАМКНУТОСТИ

Основными направлениями хозяйственной деятельности человека на лугах, изменяющими их эколого-ценотическую замкнутость, является сенокошение, выпас скота и внесение азотных удобрений.

Регулярное сенокошение, ежегодно срезая все побеги на высоте 5—10 см от поверхности, делает луга «закрытыми» для возобновления деревьев и кустарников.

Выпас скота оказывает на эколого-ценотическую замкнутость разносторонние изменения. Прежде всего, поддерживая травостои в стравленном состоянии (при вольном выпасе), он практически "ликвидирует" замкнутость затенения. В связи с этим в травостоях появляются устойчивые к выпасу ползучие розеточные виды, а также низовые дернообразующие злаки.

Последние создают замкнутость задернения.

На пастбищах скот многократно стравливает хорошо поедаемые травы и оставляет нестравленными плохо поедаемые. Казалось бы хорошо поедаемые виды должны при этом изреживаться, а плохо поедаемые - разрастаться. Между тем в Окской пойме такие хорошо поедаемые виды как мятлик узколистный, клевер ползучий и полевица ползучая, интенсивно разрастаются, а такие плохо поедаемые виды как свербига восточная, василистник малый и герань луговая, изреживаются и выпадают из травостоя. Видимо, хорошо поедаемые виды адаптированы к многократному стравливанию и стимулируются отсутствием затенения, а плохо поедаемые высокорослые - затаптываются скотом.

Однако плохо поедаемая и весьма светолюбивая щучка дернистая устойчива к вытаптыванию и на пастбищах, благодаря отсутствию затенения, разрастается, расширяя свой экологический ареал.

Удобрительный эффект экскрементов скота на пастбищах с более или менее богатыми

почвами на эколого-ценотическую замкнутость практически не оказывает влияния, но на пустошных лугах разрастаются такие травы, как полевица тонкая и мятлик узколистный. Подкормки весной лугов с суглинистыми почвами малыми дозами (N_{30}) существенных изменений в эколого-ценотический режим замкнутости не вносят. Подкормки более высокими дозами (N_{60} и выше) создает в почве в период роста трав обилие нитратного азота, интенсивно поглощаемого всеми видами трав. При этом потенциально более высокорослые виды, прежде всего верховые и полуверховые злаки интенсивно фотосинтезируют и растут, создавая сомкнутый верхний ярус, а более низкорослые, оказавшиеся в затенении, накапливают нитраты, поскольку не могут их использовать. Одни из этих видов на затенение реагируют усиленным этиоляционным ростом и погибают от этиоляционного израстания (например, кульбаба осенняя), а другие - гибнут от самоотравления нитратами. Особенно страдают бобовые, поскольку и затенение и обилие нитратов ведут к гибели клубеньковых бактерий. Поэтому ежегодные подкормки аммиачной селитрой приводят к полной гибели бобовых (Куркин, Медведева, 1983; Куркин, 2011).

Литература

- Куркин К.А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. 1966.
- Куркин К.А. Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М., 1973.
- Куркин К.А. Анализ прямого и опосредованного действия азотных удобрений на растительность лугов Окской поймы // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2011. вып. 5.
- Куркин К.А. Экосистемный анализ климатогенной динамики колосняково-солонечниково-корнютоподорожничкового луга в условиях Барабинской лесостепи // Бот. журн., 2012. № 10.
- Куркин К. А. , Медведева А.С, Экологические механизмы трансформации фитоценозов краткочерноземных лугов под воздействием орошения, удобрения и режимов отчуждения// Экология, 1983. №6.