

Проблема 7. УСТОЙЧИВОСТЬ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Проблема устойчивости экосистем является центральной и для экологов, и для фитоценологов (Свиричев, Логофет, Василевич, Мирцхулава, и др.). Несмотря на фундаментальность этой проблемы, четкости в ее понимании и определении нет. Об этом свидетельствует обилие синонимов термина «устойчивость» и нюансов в его интерпретации. Нередко термин «стабильность» понимают более широко, нежели термин «устойчивость». С этим согласиться нельзя уже потому, что антитезой «стабильности» является «лабильность», тогда как антитезой «устойчивости» — «неустойчивость».

Устойчивость по Лагранжу, «надежность», «помехоустойчивость», «живучесть» (устойчивость по Флейшману), «упругость» (устойчивость по Холлингу), устойчивость по Ляпунову, «сопротивляемость», «толерантность», «резистентность», «инерционность» и др. (Флейшман, 1982; Мовчан, 1983, 1988; Розенберг, 1986; Титлянова, 1990; Мирцхулава, 1992, и др.). Столь большое разнообразие в интерпретации устойчивости экосистем связано как с объективными, так и с субъективными обстоятельствами. Объективным является реальное многообразие типов и механизмов устойчивости. Субъективная сторона неопределенности обусловлена тем, что различные авторы для исследования устойчивости экосистем использовали различные модели, позаимствованные из других отраслей знания (например, «упругость» — из физики твердого тела, «помехоустойчивость» — из радиотехники и кибернетики). При этом сначала дедуктивно конструировалась та или иная модель устойчивости, а затем под нее «подгонялось» поведение реальных объектов. Между тем целесообразна обратная последовательность: следует сначала рассмотреть реальные закономерности и механизмы устойчивости реальных объектов и лишь затем подбирать или заново конструировать адекватные им модели. Начинать анализ следует с критериев, позволяющих отличать устойчивые объекты от неустойчивых.

КРИТЕРИИ УСТОЙЧИВОСТИ ФИТОЦЕНОЗОВ

В фитоценологии первоначально рассматривался лишь один тип устойчивости — климаксовый — и соответственно лишь один критерий устойчивости-время существования (Шенников, и др.). Позднее стали различать сопротивляемость тотально устойчивых фитоценозов, способных при воздействиях извне сохранять свои параметры без существенных изменений, и упругость терминально устойчивых фитоценозов, способных восстанавливаться после нарушения или даже полного уничтожения (Василевич, Шарашова, Титлянова и др.). Такая расширенная трактовка устойчивости фитоценозов логична, ибо исчезновение, например, векового леса в результате вырубki отнюдь не

свидетельствует о его неустойчивости, а его восстановление после вырубki доказывает его устойчивость.

В качестве основного критерия устойчивости фитоценозов обычно принимается сохранение ими исходного состава (прежде всего флористического). Исходя из этого критерия и строятся математические модели устойчивости, например модель устойчивости по Ляпунову. Однако сведение устойчивости фитоценоза как целого только к устойчивости слагающих его видов является хотя и правильным, но недостаточным, поскольку любая система как целое не сводится к сумме слагающих ее элементов, а включает в себя также интегральную системообразующую связь, возникающую в результате взаимодействия этих элементов (Блауберг и др.). Такой системообразующей связью в фитоценозах является режим их замкнутости (Куркин, Василевич, и др.).

Таким образом, устойчивость луговых фитоценозов определяется как их видовым составом, так и режимом их замкнутости.

При этом, между эколого-генетическим режимом замкнутости луговых фитоценозов и их видовым составом имеется тесная экосистемная взаимосвязь: экотопический режим замкнутости фитоценозов и его устойчивость определяют видовой их состав и его устойчивость, а доминанты - эдификаторы определяют наличие и устойчивость ценотической замкнутости фитоценозов.

Экосистемный анализ этих взаимосвязей позволяет не просто выявить устойчивость или неустойчивость рассматриваемых фитоценозов, но и чем они обусловлены, а также динамику их у устойчивости или неустойчивости, т.е. в конечном счете вскрыть механизмы устойчивости.

Устойчивость луговых фитоценозов необходимо рассматривать не абстрактно, а конкретно, различая прежде всего климатогенную устойчивость, связанную с колебанием по годам метеорологических условий, и антропогенную устойчивость, связанную с хозяйственной деятельностью на лугах человека.

КЛИМАТОГЕННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

По данным наших многолетних исследований ниже рассматривается климатогенная устойчивость луговых фитоценозов в Окской пойме и в Барабинской лесостепи.

УСТОЙЧИВОСТЬ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В ОКСКОЙ ПОЙМЕ

По режиму поемности в Окской пойме целесообразно выделить три экологически контрастных зоны: краткопоемно-остепненных лугов, среднепоемно-настоящих лугов и особо долгопоемно-болотных лугов.

Краткопоемно-остепненная зона характеризуется хроническим дефицитом влаги (У 54-60) и преобладанием в слабо сомкнутых травостоях низкорослых ксерофильных видов трав.

Зона среднепоемно-настоящих лугов характеризуется умеренным увлажнением (У 70-78) и преобладанием в сомкнутых травостоях среднерослых мезофитов.

Зона особо долгопоемных болотных лугов характеризуется стабильным переувлажнением (У 96) и преобладанием в сомкнутых травостоях высокорослых гидрофитов.

Таким образом, во всех этих трех зонах луговые фитоценозы адаптивны складывающимся условиям произрастания и потому в той или иной мере являются климатогенно устойчивыми. Однако механизмы устойчивости каждого экологического типа лугов различны.

Так на краткопоемной ступени псаммофитно-остепненные луга, приуроченные к песчаным с поверхности почвам, экотопически крайне замкнуты и экотопически устойчивы при отсутствии ценотической замкнутости. Об этом свидетельствует изреженность травостоя и доминирование на особо краткопоемной подступени (тип 7) мелкоукореняющегося суккулента очитка едкого, а на умереннократкопоемной подступени (тип 8) - глубокоукореняющегося вейника наземного.

На краткопоемных собственно остепненных лугах, благодаря тому что на них песчаный аллювий сверху прикрыт хотя и маломощным (до 30 см) слоем более плодородного и более влагоемкого суглинистого аллювия, экотопическая замкнутость менее жесткая: а в годы обилия осадков появляются "намеки" на ценотическую замкнутость.

На особо краткопоемной подступени (У тип 9) доминант-эдификатор типчак в засушливые периоды переходит в состояние полупокоя, а в периоды осадков пышно вегетирует.

На умеренно краткопоемной подступени (тип 10), "пользуясь" отсутствием типчака, доминирует клубника (точнее земляника зеленая). Годы засух она "переживает", а в годы обилия осадков - интенсивно разрастается вегетативно (Куркин, Комахин, 1998). Поэтому ценозы обоих типов следует отнести к лабильно устойчивым.

Краткопоемные слабо остепненные луга приурочены к плодородным суглинистым почвам (мощность суглинистого аллювия, покрывающего ниже лежащий песчаный, более 50 см). Экотопически эти луга слабо замкнуты. Об этом свидетельствует наличие в их ценозах овсяницы луговой, характерной для лугов среднепоемной ступени. Инвазии низкорослых луговостепных видов здесь уже препятствует ценотический режим затенения. На особо краткопоемной подступени (тип 11) его создает доминирующая герань луговая. Уменьшение ее обилия на умеренно краткопоемной подступени (тип 12) видимо ослабляет режим затенения, поскольку в ценозе появляется мятлик узколистный. В итоге ценозы слабо остепненных лугов являются не вполне устойчивыми (вариабельными).

Собственно среднепоемные луга (тип 19) для доминирующей на них тимофеевки луговой близки к ее экологическому оптимуму, а формируемые здесь фитоценозы - вполне

устойчивы.

Для низкорослых ксерофилов они "закрыты": и ценотически (режимом затенения) и экотопически (режимом паводков), а для высокорослых гидрофилов и аллювиафилов - только экотопически.

На удлинено среднепоемной подступени устойчивого и экологически определенного ценоза нет: доминирует эвритопный пырей ползучий, а наличие щучки индицирует ослабленное затенение.

На умеренно долгопоемной ступени в центральной части поймы (тип 21) доминирует светолюбивая осока лисья, а участие в травостое лютика ползучего показывает отсутствие ценотической замкнутости.

В противоположность этому на той же ступени, но в притеррасной части поймы (тип 22) преобладают устойчивые и замкнутые крупноосоковые травостои.

На особо долгопоемной ступени (тип 24 – 25) устойчиво доминируют гидрофильные виды.

На деятельно аллювиальных лугах устойчиво доминируют два верховых корневищных глубокоукореняющихся злака: кострец безостый и канареечник тростниковидный. Для большинства остальных видов эти луга экотопически "закрыты" отложением мощных наилок.

На песчаных аллювиях (типы 15 и 17) травостои заметно разрежены, а на суглинистых аллювиях (типы 14, 16 и 18) травостои сомкнуты и потому замкнуты для большинства других видов не только экотопически, но и ценотически.

Псаммофильные луга краткوپоемного притеррасья на особо краткوپоемном подуровне представлены типом 1, имеющим флористическое сходство с псаммофильно — остепненным типом 7 (очиток едкий, полынь равнинная), но качественно от него отличается наличием лишайников (показатель олиготрофности). Экотопически лабильно устойчив.

На собственно краткوپоемном подуровне (тип 2) доминирует ястребинка волосистая и характерно наличие ксерофильных мхов, индицирующих олиготрофность и ценотическую незамкнутость. Экотопически лабильно устойчив.

На умеренно краткوپоемном подуровне (типы 3 и 4) доминирует типичный олиготроф - белоус торчащий, фитоценозы экотопически устойчивые и ценотически замкнутые.

Умеренно краткوپоемные приматериковые луга характеризуются грунтовым увлажнением. При этом тип 5 приурочен к самому коренному берегу и потому его грунтовой увлажнение менее интенсивно, а тип 6 приурочен к устьям оврагов, прорезающих коренной берег и потому имеет гораздо более интенсивное грунтовое питание. Повышая влажность почвы, грунтовое питание ухудшает ее аэрацию.

При этом в типе 5 обильна дернообразующая овсяница красная, усиливающая анаэробизм в почве, а в типе 6 обильна осока стройная - своей корневой аэренхимой она

ослабляет анаэробизм в почве. Поэтому, несмотря на существенную разницу в увлажнении почвы оба типа примерно равноценны по степени анаэробизма в почвах и потому в равной степени замкнуты для среднеповерхностных мезофитов.

Такие экотопические и ценотические условия оптимальны для щучки дернистой, которая устойчиво доминирует в обоих типах.

УСТОЙЧИВОСТЬ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В БАРАБИНСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

В Барабинской лесостепи в отличие от Окской поймы нет весенних паводков, нормализующих увлажнение почв после засух. Притом многолетние засушливые периоды чередуются с многолетними периодами обилия осадков. Потому в засушливые периоды почвенно-грунтовые воды даже в пониженных местоположениях опускаются ниже двух метров от поверхности, а в периоды обилия осадков эти понижения затопляются. Поэтому природа здесь предъявляет к устойчивости луговых фитоценозов повышенные требования.

По степени неустойчивости фитоценозы лугов Барабинской лесостепи следует разделить на три категории: лабильно устойчивые, периодически неустойчивые и сукцессионно неустойчивые.

Механизмы лабильной устойчивости могут быть различными. Так на остепненно-солонцовых лугах с типчаком – последний в годы обилия осадков обеспечивает ценотическую замкнутость, но в годы засухи "выгорает" (летний полупокрой), а иссушение почвы экотопически компенсирует замкнутость.

Совершенно другой механизм лабильной устойчивости имеют фитоценозы, которые в качестве содоминантов с различной глубиной укоренения или физиологически различные.

Наконец, к лабильно устойчивым фитоценозам следует отнести полидоминантные ценозы, с преобладанием относительно засухоустойчивого дернообразующего доминанта, который в годы засухи, когда остальные доминанты изреживаются или переходят в состояние покоя, поддерживает ценотический режим замкнутости.

К периодически (временно) неустойчивым фитоценозам следует отнести те ценозы, доминанты-эдификаторы которых в годы многолетних засух переходят в состояние многолетнего покоя, а на их месте появляются временные ценозы из эксплерентных многолетников или пациентных однолетников.

С возвратом периода обильных осадков доминанты-эдификаторы выходят из состояния покоя, восстанавливая фитоценоз в состояние близкое к исходному.

Сукцессионно неустойчивые фитоценозы характеризуются тем, что их доминанты-эдификаторы в той или иной степени не соответствуют сложившимся условиям произрастания, т.е. являются экологически реликтовыми, поэтому в годы засушливого периода они изреживаются и в годы последующего обилия осадков они не восстанавливают

своего обилия, а разрастаются и становятся доминантами другие экологически актуальные виды.

Все эти градации неустойчивости луговых фитоценозов Барабинской лесостепи, их разности и механизмы их неустойчивости будут детально рассмотрены на конкретных примерах позднее в рамках проблемы 16 - Мониторинг лугов (разногодичная изменчивость, климатогенная динамика, сукцессия).

АНТРОПОГЕННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ

При оценке устойчивости луговых фитоценозов к выпасу она сводится к выявлению того на какой ступени пастбищной дигрессии (ПД) из травостоя выпадает доминант исходного фитоценоза, и на какой ступени ПД фитоценоз утрачивает ценотический режим замкнутости.

К сожалению, пастбищеустойчивым доминантом является щучка дернистая, которая в Окской пойме сохраняет свое преобладание даже при интенсивном выпасе (ПД 5-6). Типчак на короткопоемно-остепненных лугах (тип 9) сохраняет свое господство при умеренном выпасе (ПД 4-5). Исходные доминанты остальных типов лугов Окской поймы уже при умеренном выпасе полностью выпадают из травостоя или сильно изреживаются.

Под воздействием умеренного и интенсивного выпаса разрастаются и получают преобладание пастбищеустойчивые дернообразующие злаки: на короткопоемных лугах - мятлик узколистный, на среднепоемных - щучка дернистая, на умеренно долгопоемных - полевица ползучая.

Они поддерживают ценотическую замкнутость. Однако, при интенсивном выпасе наряду с ними фитоценозы содержат индикаторы ценотической незамкнутости (виды эксплентного ползучего разнотравья или однолетники (Куркин, Ярошенко 1992).

В отличие от выпаса подкормки лугов повышенными дозами азотных удобрений (N_{60-100} и выше) ослабляет режим задернения и усиливает режим затенения, поскольку разрастаются верховые и полуверховые злаки, формирующие сомкнутые высокорослые травостои, а оказавшиеся под их пологом низовые дернообразующие злаки изреживаются. Бобовые при этом полностью исчезают из травостоя в связи с тем, что их затенение подавляет развитие клубеньковых бактерий, а обилие нитратов в почвенном растворе оказывает на клубеньковые бактерии прямое токсическое воздействие (Куркин, Медведева, 1983).

Литература

Куркин К.А. Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М.:Наука, 1973.

Куркин К.А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов // Ботанический журнал, 1994. № 1.

Куркин К.А. Прямое и опосредованное действие азотных удобрений на растительность лугов Окской поймы // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2011. Вып. 5.

Куркин К. А. , Комахин П. И. Разногодичная изменчивость остепненных лугов с типчаком (*Festuca vinealis*) в пойме р. Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1998. Вып. 6.

Куркин К.А., Медведева А.С. Экологические механизмы трансформации краткочернозёмных лугов под воздействием орошения, удобрения и режимов отчуждения // Экология, 1983. № 6.

Куркин К. А., Ярошенко З.Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Экологическая классификация лугов Окской поймы // Ботанический журнал, 1992. № 9.