

УДК 581.55

ГРАНИЦЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ *

К. В. КИСЕЛЕВА, С. М. РАЗУМОВСКИЙ, А. П. РАСНИЦЫН

*Ботанический сад МГУ, Главный ботанический сад АН СССР,
Палеонтологический институт АН СССР, Москва*

Мнение, что границы сообществ представляют собой не линию, а экотон, справедливо лишь в применении к участкам сукцессионных комплексов с мелкими элементами. Такого рода комплексность чрезвычайно широко распространена и при работе со стандартными пробными площадями обычно игнорируется или воспринимается как внутренняя структура в рамках широко понимаемой ассоциации. Реальная дискретность растительного покрова может быть выявлена лишь при работе с однородными (предельно узко понимаемыми) ассоциациями, объем которых объективно диктуется динамическими критериями (ассоциация как стадия сукцессии).

Линейность границ, теоретически вытекающая из детерминированности ценотической системы, проявляется в полной мере лишь в случае эндогенно неподвижных границ между сообществами разных сукцессионных рядов. Эти границы вполне резки и в ценотическом и во флористическом отношениях. Границы, перемещающиеся в ходе сукцессии, ценотически резки в периоды подготовки смены, но превращаются в экотон во время сукцессионного скачка; в обоих случаях эти границы не являются флористическими.

Вопрос о степени резкости границ между фитоценозами и даже о самом существовании этих границ до сего времени нельзя считать вполне ясным. По нашему мнению, эта неясность в значительной степени обусловлена несколько односторонним подходом к растительному покрову как к явлению лишь пространственному. Ниже делается попытка рассмотреть вопрос о границах, используя некоторые дополнительные возможности, предоставляемые для этого динамической фитоценологией. Фактической основой для высказываемых авторами положений (в известной мере дискуссионных) послужили полевые материалы, собранные главным образом в Средней России и Северном Зауралье.

Проблема границ тесно связана с вопросом об объеме граничащих единиц. Как известно, объем основной таксономической единицы растительного покрова — ассоциации — понимается разными авторами весьма различно, поскольку при статическом подходе к ее выделению какие-либо объективные критерии на этот счет отсутствуют. Динамическая фитоценология позволяет внести в этот вопрос некоторую определенность.

Сукцессия (эндогенная смена сообществ) представляет собой последовательную смену господства в одном или всех ярусах сообщества, и ее стадией естественно считать время господства одного вида в каждом ярусе. Отражение стадии в пространстве — элементарная таксономическая единица покрова, которую мы и называем в дальнейшем ассоциацией, может быть определена следующим образом: «ассоциация есть совокупность сообществ, сходных по господствующему виду каждого яруса и по флористическому составу в целом». Флористическое сходство определяет еще два существенных признака ассоциации: 1) биологическую равноценность местообитаний, занимаемых участками ассоциации;

* Статья публикуется в развитие исследований по Международной биологической программе.

2) место ассоциации в определенном сукцессионном ряду (что будет разъяснено далее). Однако оба эти признака сами по себе мало пригодны для диагностических целей.

Сразу же отметим, что участки столь узко понимаемой ассоциации часто имеют очень небольшую площадь. Эта ассоциация по объему более или менее соответствует «социации» шведской и московской школ, фации франко-швейцарской (но не американской синдинамической!) школы, «микроруппировке» П. Д. Ярошенко и «парцелле» Н. В. Дылиса и др. (1964).

Известно, что живые организмы, длительно эволюционировавшие в контакте друг с другом, приобретают определенные, в большей или меньшей степени детерминированные формы взаимодействия между собой (см. например, статьи в сборнике «Механизмы биологической конкуренции», 1964). Поэтому характер воздействия их друг на друга и на окружающую среду в значительной степени детерминирован, направление эндогенного изменения среды существования определенного ценоза и его самого (направление сукцессии определенной ассоциации) строго фиксировано.

Предположение о детерминированности ценотических взаимодействий и о фиксированном направлении сукцессии каждой ассоциации хорошо подтверждается установленным фактом схождения, но не расхождения сукцессионных рядов (рядов ассоциаций, последовательно сменяющих друг друга в сукцессии); если бы некоторые ассоциации могли в отсутствие внешних нарушающих воздействий изменяться в нескольких направлениях, то сукцессионные ряды в этих точках оказывались бы расходящимися (рис. 1).

Таким образом, детерминированность ценоза и его членов, определенность форм воздействия последних на свою среду и друг на друга кажется весьма вероятной. Этот факт весьма важен с точки зрения проблемы ценотических границ. Существование детерминированной нормы реакции на фитоценологическое окружение, в частности, у доминантов ассоциации, по-видимому, должно обуславливать детерминированность экологической амплитуды самой ассоциации. Другими словами, ассоциации оказываются способными выдерживать определенный размах колебаний факторов среды, а при дальнейшем изменении последних быстро уступают место другим ассоциациям. В результате даже при постепенных, градиентных изменениях среды ассоциации будут сменять друг друга в пространстве скачкообразно, т. е. границы между ними должны быть резкими.

Однако в действительности вполне резкими по флористическим и ценотическим признакам оказываются далеко не все границы. Параллельное исследование динамики сообществ и характера их границ показывает, что вполне резки лишь неподвижные границы между участками сукцессионно не связанных ассоциаций. Резкость неподвижных границ часто маскируется их извилисто-мелкоостровным характером (Ниценко, 1948). Нередко рисунок границы настолько сложен, что лишь тщательное картирование в очень крупном масштабе позволяет его расшифровать. При беглом осмотре или описании профилей создается впечатление более или менее широкой переходной полосы — «экотона» (рис. 2).

Значительно чаще в природе приходится сталкиваться с подвижными границами. Участки ассоциаций, непосредственно сменяющих друг друга во времени, обычно соседствуют и в пространстве, образуя сукцессионные комплексы («сопряженные комплексы» Е. П. Коровина, 1934).

Смена ассоциаций может происходить двумя способами. Один из них («диффузный») состоит в постепенном заселении всей территории участка ювенильными экземплярами доминанта последующей ассоциации. Эти экземпляры в течение длительного времени находятся под пологом соответствующего яруса и не оказывают заметного влияния ни на фито-

Евтрофная гидросерия

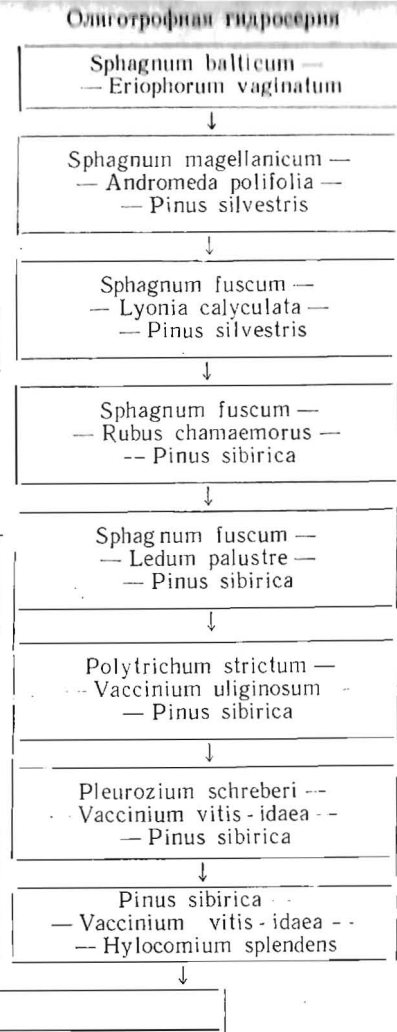
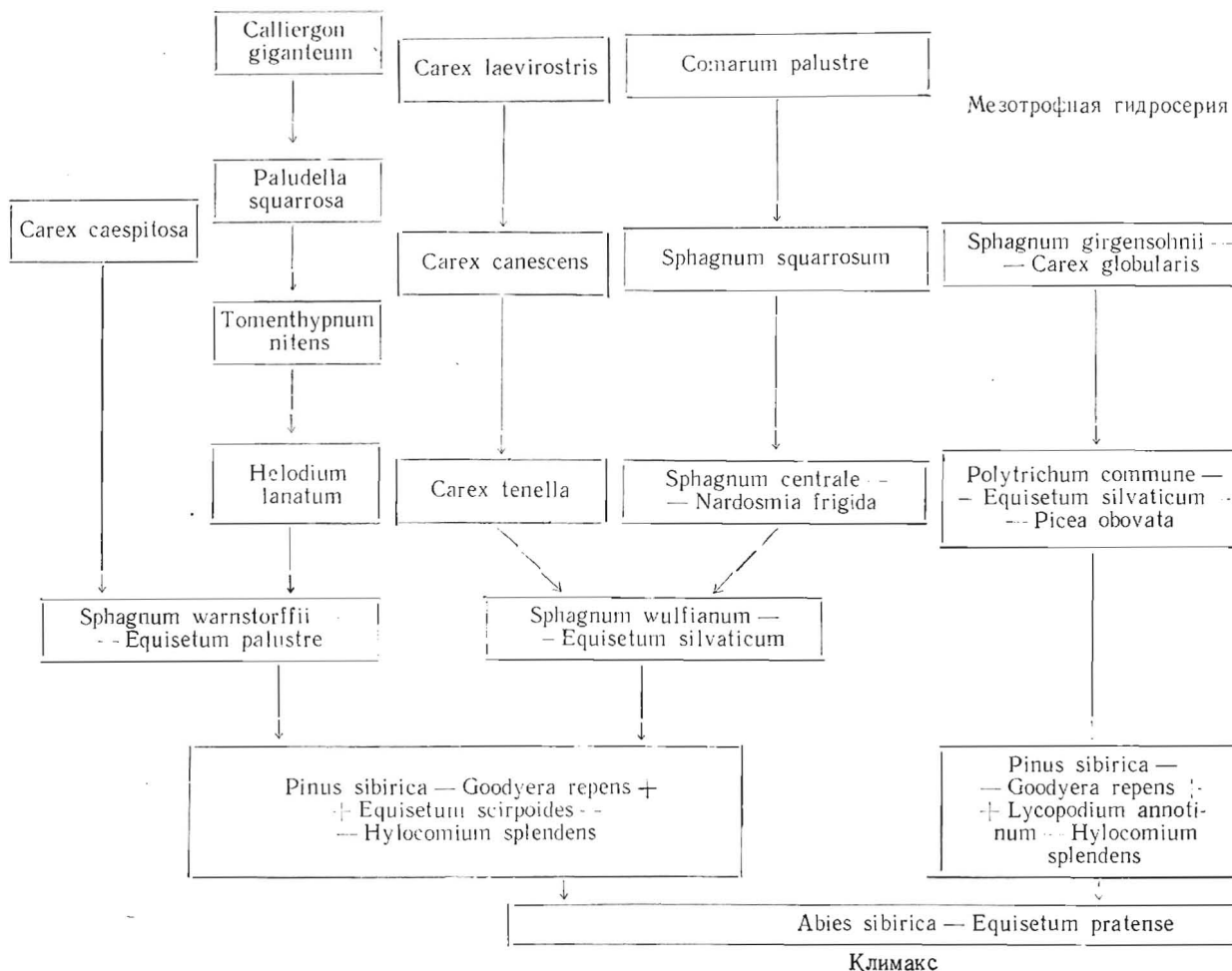


Рис. 1. Схема евтрофной гидрархной сукцессии в Северном Зауралье

среду, ни на облик сообщества. Когда существующая ассоциация в достаточной мере изменит среду в благоприятную для них сторону, они начинают быстро развиваться и вытесняют прежний доминант, который остается лишь в виде немногочисленных особей, вкрапленных в фон нового доминанта. Диффузный способ смены обычно наблюдается в тех случаях, когда новый доминант способен к массовому образованию и легкому распространению диаспор. Примерами диффузной смены могут служить зарастание суходола кустарниками по прекращении сенокосения и смена ковров кукушкина льна зелеными мхами в мезотрофной гидросерии.

При другом («фронтальном») способе смена происходит путем наступления доминантов последующей ассоциации по всей границе

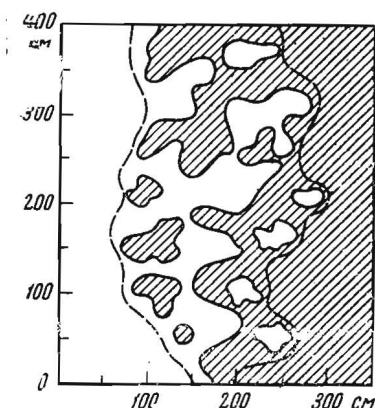


Рис. 2. Типичный участок извилисто-мелкоостровной неподвижной границы (схема)

Пунктиром ограничена полоса, воспринимаемая как экотон

между участками. Этот способ используется обычно видами, предпочитающими вегетативное размножение (волосистая осока, большинство сфагновых мхов). Существенно, что и фронтальная смена идет не непрерывно. Она также начинается лишь после того, как предыдущая ассоциация соответствующим образом изменит среду. До этого момента за фронт чужого участка проникают лишь отдельные побеги последующего доминанта, питаемые особями, находящимися по другую сторону границы. В период смены позади перемещающейся границы остаются (в небольшом обилии) особи вытесненного доминанта.

В обоих случаях процесс сукцессии складывается из чередования двух фаз — длительного стабильного господства, во время которого подготавливается смена, и самой, сравнительно быстро протекающей

смены. Временно-стабильная граница ассоциаций представляет в миниатюре тот же извилисто-островной рисунок, что и неподвижные границы между сукцессионными комплексами. Ее также можно рассматривать как экотон, ширина которого в этом случае измеряется немногими дециметрами. Однако во всех случаях не оставляет особых затруднений разграничение ассоциаций и картирование границ в масштабе 1:100, а в случае надобности и в более крупном:

Значительно реже (но все же достаточно часто) можно наблюдать границы, находящиеся в состоянии передвижения. Они вполне нерезки и представляют собой не линию, а переходную полосу, в которой доминанты обеих ассоциаций образуют неразделимую смесь. Ширина этой полосы весьма различна и, естественно, зависит от скорости передвижения границы. При диффузной смене весь участок ассоциации может в течение короткого времени иметь вид переходной полосы.

Необходимость хотя бы периодического возникновения переходной полосы вытекает из самого факта существования сукцессии. В то же время наличие этой полосы, служащей ареной смены, не уменьшает ценотической дискретности самих сменяющихся ассоциаций. Поэтому позволительно сказать, что ассоциация — наименьшая ценотически дискретная единица.

Из приведенного выше описания смены следует, что любой участок ассоциации всегда содержит некоторое количество экземпляров видов предыдущих и последующих ассоциаций. Эти немногочисленные, но постоянно присутствующие растения связывают ассоциации одного сукцессионного ряда в некоторое флористическое целое. В результате наи-

меньшей флористически дискретной единицей оказывается не ассоциация, а сукцессионный комплекс, очерченный неподвижными флористически резкими границами. Сукцессионный комплекс приблизительно соответствует «ассоциации» франко-швейцарской школы (характеризуемой набором характерных видов и содержащей «фации» с различным господством) и «кругу сообществ» Швикерата (Шмитхюзен, 1966). Таким образом, сукцессионно подвижные границы между ассоциациями никоим образом нельзя считать границами флористическими.

Постоянно-неподвижные резкие границы между участками сукцессионно не связанных ассоциаций неравноценны. Если эти ассоциации принадлежат двум сходящимся сукцессионным рядам, наступит момент, когда по обе стороны неподвижной границы возникнет одна и та же климаксовая ассоциация, а граница таким образом исчезнет. Такие границы, эндогенно устранимые самим растительным покровом, разделяют сукцессионные комплексы одной сукцессионной системы (под ней понимается совокупность сообществ, смены которых приводят к одной и той же климаксовой ассоциации, т. е. совокупность сходящихся сукцессионных рядов). Сукцессионная система вполне соответствует «климакс-комплексу» Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928).

Напротив, граница между ассоциациями независимых рядов (сукцессионных комплексов разных сукцессионных систем) эндогенно неустраима. Существование неустраимых границ обусловлено ограниченностью возможностей экогенеза — преобразования растительностью условий местообитания. Как известно, движущей силой экогенетических сукцессий служит перевес накопления мертвого органического вещества над его разложением в условиях чрезмерной сухости или влажности. Накопление неразложившегося органического вещества вызывает мезофилизацию местообитания и происходит до тех пор, пока не установится равновесие накопления и разложения, т. е. состояние климакса. Однако в ходе этого процесса первоначальные различия местообитаний не могут быть устранены полностью. В случае избыточного увлажнения мезофилизация достигается путем накопления торфа и выравнивания рельефа до тех пор, пока поверхность торфа не окажется достаточно удаленной от зеркала грунтовых вод, чтобы процессы накопления и разложения уравнивались; масштабы этого процесса неограничены. При недостаточном увлажнении накопление гумуса в почве повышает ее влагоемкость опять-таки до тех пор, пока не будет достигнуто упомянутое равновесие; но повышение влагоемкости не беспречно и ограничивается физическими свойствами почвы. Никакое увеличение содержания гумуса не способно, по-видимому, компенсировать далекое положение зеркала грунтовых вод. Поэтому та степень мезофилизации, которая характерна для климакса, установившегося на первично переувлажненных территориях, вероятно недостижима для сукцессионных рядов первично ксерофильных местообитаний. Равновесие накопления и разложения органики (климакс) достигается здесь на ином уровне, предположительно при меньших скоростях обоих процессов.

Таким образом, хотя в пределах каждой климатической однородной территории теоретически можно допустить существование и одной и нескольких сукцессионных систем, все же наиболее вероятно, что их две, тем более, что во всех специально изученных в этом отношении случаях число сукцессионных систем было именно таким *.

Что касается географических, в первую очередь климатических факторов, невозможность их полного биогенного блокирования очевидна, и следует ожидать существования географически замещающих друг друга групп (пар) сукцессионных систем.

* Для некоторых районов авторы (Киселева, Разумовский, 1963) ранее указывали существование трех систем, однако в действительности две из них оказались группами рядов одной сукцессионной системы.

Каждая такая группа систем (ботанико-географический район), представляющая наиболее крупную единицу фитоценологической иерархии, очерчена климатически обусловленной эндогенно неустранимой границей, резкой как во флористическом, так и в ценотическом отношениях. Район совпадает по объему с «областью климакса» Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951) в трактовке Шмитхюзена (1966) и «флористическим районом» К. В. Киселевой (1964).

Соподчинение единиц динамической фитоценологии и характер их границ иллюстрируется таблицей.

Единица	Подвижность границы	Флористическая резкость	Ценотическая резкость
Ботанико-географический район	Неподвижная неустранимая	Резкая	Резкая
Сукцессионная система	Неподвижная неустранимая	Резкая	Резкая
Сукцессионный комплекс	Неподвижная устранимая	Резкая	Резкая
Ассоциация	Периодически подвижная	Нерезкая	Резкая в период неподвижности; нерезкая во время передвижения

Как видим, степень резкости границ прямо связана со степенью их подвижности. Подвижные границы вполне нерезки во флористическом отношении и не всегда резки в ценотическом; неподвижные границы вполне резки в обоих отношениях. Эти выводы в значительной степени расходятся с распространенными в литературе представлениями о нерезкости растительных границ или вообще об отсутствии объективных границ между сообществами. Попытаемся выяснить причины этого расхождения.

В классической геоботанике, характеризующейся статическим подходом к сообществу (в практике исследования) и методикой сознательного заложения пробных площадей, вопрос о границах сообществ освещался недостаточно. Господствующая точка зрения сводится к тому, что эти границы более или менее нерезки и представляют собой не линии, а переходную полосу, ширина которой зависит от градиента факторов абиотической среды. Резкие границы рассматриваются как исключение, связанное большей частью с резкими границами местообитаний (Шенников, 1964).

Основная причина, породившая эту точку зрения, лежит в постоянном смещении двух принципиально различных явлений: комплексности и мозаичности (внутренней горизонтальной структуры ассоциации). Возможность такого смещения создается уже упоминавшейся субъективностью в определении объема ассоциации.

В практике полевой работы граница между комплексностью и мозаичностью в сущности определяется размером стандартной пробной площади, применяемой автором. Комплексы, элементы которых во много раз меньше этой площади, воспринимаются как мозаика. Размер пробной площади в свою очередь связан с понятием «ареал-минимум ассоциации» — минимальной площадью выявления признаков ассоциации и в первую очередь — ее видового состава. Размер ареал-минимума, таким образом, всецело зависит от представлений автора об объеме ассоциации (Goodall, 1952). Этот размер определяется путем последовательного увеличения пробной площади до тех пор, пока при этом не перестанет увеличиваться видовой список. Этот момент наступает, в частности, тогда, когда на пробной площади окажутся участки всех ассоциаций сукцессионного комплекса.

Е. М. Лавренко (1952, 1959) в соответствии с упомянутой обычной практикой прямо указывает в качестве критерия для различения микрокомплексов от мозаичных ассоциаций размер элементов (диаметр от нескольких дециметров до нескольких метров — мозаичность; от нескольких метров до десятков метров — комплексность!), а также функцию этого размера — степень взаимовлияния растений соседствующих элементов.

П. Д. Ярошенко (1958) считает, что элементы мозаики однородны, а элементы комплекса мозаичны. Однако этот критерий не позволяет отличить комплекс, составленный мозаичными ассоциациями, от сложного комплекса, состоящего из комплексов ассоциаций, лишенных мозаичной структуры. Мелкие участки этих ассоциаций могут быть приняты (и обычно принимаются) за элементы мозаики. А. П. Шенников (1964) считает обязательным для мозаичной ассоциации наличие единого edificatorного яруса, общего для всех элементов мозаики. Таким образом, он относит к мозаичным ассоциациям и те сукцессионные комплексы, ассоциации которых представляют возрастные стадии одного древостоя.

Более целесообразным представляется предложение Пуре (Rooge, 1955): «если элемент мозаики способен образовывать в очень сходной или идентичной форме чистые сообщества независимо от других элементов, с которыми он обычно связан, его следует описывать независимо; если элемент входит в состав различных мозаик, его опять-таки нужно считать независимой единицей».

С точки зрения динамики можно различать три варианта «мозаики» (в широком смысле):

1. Неподвижная мозаика. Она может существовать лишь за счет различий абиотической среды, не преодолеваемых жизнедеятельностью растений, и следовательно представляет собой топографический комплекс ассоциаций разных сукцессионных рядов — «независимый комплекс» Е. П. Коровина (1934).

2. Мозаика с элементами, однозначно сменяющими друг друга во времени (при отсутствии нарушений). Не требует пояснений, что в этом случае мы имеем дело с сукцессионным комплексом.

3. Мозаика с циклической сменой элементов во времени. Только этот случай, установленный Уаттом (Watt, 1947), и следует считать собственно мозаичностью, т. е. структурой в рамках ассоциации.

Применяя оба критерия (привязанность к определенной комбинации и цикличность) к сообществам, обычно считаемым мозаичными ассоциациями, легко видеть, что большинство из них оказывается комплексами — чаще сукцессионными, реже — топографическими. Если стандартные пробные площади (размером порядка ара) закладываются без предварительной расшифровки комплексности (а дело почти всегда обстоит именно так), часть из их описаний неизбежно будет относиться не к участкам ассоциаций, а к комплексам ассоциаций одного сукцессионного ряда или разных рядов. Пробную площадь в гектар, целиком располагающуюся на участке одной ассоциации, вообще трудно себе представить.

В зависимости от степени сукцессионной зрелости комплексных участков описания, сделанные в пределах одного сукцессионного ряда, будут различными по спектру ассоциаций и соотношению их площадей. При достаточном количестве описаний они образуют непрерывный ряд с плавным изменением обилия каждого из видов. Объективное расчленение этого ряда описаний, разумеется, невозможно. Тем не менее их делят, получая в результате те самые ассоциации (в объеме московской школы), резкость границ между которыми справедливо отрицают континуалисты. Картина осложняется еще присутствием на части пробных

площадей участков других сукцессионных рядов (топографическая комплексность). Статистическая обработка большого числа описаний дала бы картину «континуума» не вполне однородного, так как при сознательном заложении пробных площадей одни из них оказываются гомогенными, другие содержат комплексы с очень мелкими элементами (исключаются комплексы, элементы которых соизмеримы с пробной площадью).

Из сказанного следует, что при сознательном выборе мест для описания можно выявить реальную дискретность покрова лишь при соблюдении двух условий: 1) используя в качестве рабочей единицы однородную ассоциацию (в объеме социации); 2) пользуясь для ее установления не стандартными площадями, а предварительно оконтуриваемыми однородными участками любой формы и сколь угодно малого размера.

В геоботанике, как известно, существует и другое направление, сторонники которого стремятся устранить из полевого исследования субъективный момент. Это достигается случайным заложением пробных площадей и статистической обработкой описаний. Однако в вопросе о характере границ различия обоих направлений не столь велики, как это может показаться.

Методика заложения пробных площадей путем случайной выборки, естественно, создает картину однородного континуума, «поскольку часть площадей неизбежно попадает на пограничные участки между фитоценозами и тем самым мы получим таксономический континуум даже там, где растительный покров состоит из фитоценозов, хорошо группирующихся в типы» (Александрова, 1966). В этом случае, естественно, вообще не приходится говорить ни о границах ассоциаций, ни о самих ассоциациях. Именно эта картина возникает, в частности, при обработке материала по методике школы Л. Г. Раменского. Однако современные американские континуалисты (школа Кэртиса) снова вводят в объективную методику случайного заложения площадей сознательный элемент, выбраковывая площади, оказавшиеся на границе сообществ. Остающиеся для статистической обработки «экологически и физиологически гомогенные» пробные площади, насколько можно судить, вполне соответствуют сознательно закладываемым площадям классической геоботаники. Часть из них действительно однородна, а часть представляет комплексы с мелкими элементами. Их статистическая обработка дает поэтому ту же картину неоднородного континуума с созвездиями. Степень этой неоднородности (относительной дискретности) получаемых результатов могла бы быть повышена уменьшением размеров пробных площадей, так как при этом процент однородных площадей возрастал бы в геометрической прогрессии. Однако сама методика случайной выборки, основанная на убеждении об отсутствии в природе объективных границ, никогда не сможет их выявить. Эта методика по своей сути заранее предопределяет результаты исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. 1966. Сб.: Философские проблемы современной биологии. «Наука».
- Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. 1964. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 69, вып. 4.
- Киселева К. В. 1964. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 69, вып. 4.
- Киселева К. В., Разумовский С. М. 1963. Бот. журнал, 48, № 9.
- Коровин Е. П. 1934. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М.—Л.
- Лавренко Е. М. 1952. Тр. БИН АН СССР, сер. 3 (геоботаника), вып. 8.—1959. Сб.: Полевая геоботаника, т. 1, М.—Л.
- Механизмы биологической конкуренции. Сб. статей. 1964, ИЛ.
- Ниченко А. А. 1948. Бот. журнал, 33, № 5.
- Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику. Изд-во ЛГУ.
- Шмитхюзен И. 1966. Общая география растительности. «Прогресс».
- Ярошенко П. Д. 1958. Бот. журнал, 43, № 3.

- Braun-Blanquet J. 1928. Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Biol. Studienbücher, 7, Berlin.—1951. Pflanzensoziologische Einheiten und ihre Klassifizierung. Vegetation, 3.
Goodall D. W. 1952. Biol. Rev., 27, 194.
Poore M. E. 1955. J. Ecol., 43, 245.
Watt A. S. 1947. J. Ecol., 35, 1.

Статья поступила в редакцию
4.V.1967

BOUNDARIES BETWEEN PLANT COMMUNITIES AND DYNAMICS OF VEGETATION

K. V. KISSELEVA, S. M. RAZUMOVSKY and A. P. RASNITZYN

*Botanical Garden, University of Moscow; Mean Botanical Gardens, Acad. Sci.;
Institute of Palaeontology, Acad. Sci.*

Summary

The boundaries between communities are sharply expressed only when they are stable. The boundaries moving in the course of succession are not sharp with respect to floristic composition. These conclusions are true only for associations determined by dynamic criteria (association as a stage of succession). The principle of general uncertainty of limits refers to microcomplexes mistakenly erroneously as associations.
