УДК 581.524.3 (049.32)

А.А. ТИТЛЯНОВА, А.Д. САМБУУ. СУКЦЕССИИ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ. – НОВОСИБИРСК: ИЗД-ВО СО РАН, 2016. 191 С.

Г.С. Розенберг

Сукцессии относятся к разряду необратимых изменений экосистем. Четкого и однозначного определения этого понятия, к сожалению, пока нет. Например, Ю. Одум (1975, с. 324)[1] понимает сукцессию достаточно узко, относя к ней только автогенные процессы, Р. Риклефс (1979, с. 355) – только вторичную сукцессию, Р. Уиттекер (1980, с. 176) считает, что «сукцессия – это экоклин во времени», Б.М. Миркин с соавторами (1989, с. 178), – что «сукцессия – постепенные необратимые... изменения состава и структуры сообщества, вызываемые внутренними [автогенная сукцессия] или внешними [аллогенная сукцессия] причинами», другие авторы рассматривают сукцессию как многомерное и непрерывное явление в пространстве различных характеристик изменений. Новая монография одного из признанных отечественных лидеров изучения биотического круговорота, профессора А.А. Титляновой и ее ученицы, доктора биологических наук из Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН А.Д. Самбуу вносит в эту «картину мнений» свои «краски», свой «колорит». Основная особенность их взгляда на сукцессию состоит в том, что «именно биотический круговорот с его сетевой структурой, захватывающей живые и мертвые растения, продукты жизнедеятельности и распада, работу огромного количества бактерий, грибов и всего почвенного населения, диктует характер сукцессионных процессов, их сходство и различие в разных биомах» (с. 20).

И здесь следует сразу сказать еще об одной особенности данной работы (с. 9): книга называется «Сукцессии в травяных экосистемах», а не «Сукцессии травяных экосистем», так как собственно «травяные экосистемы» рассматриваются авторами как название биома, в котором протекают сукцессионные процессы в различных травяных экосистемах. Все это излагается и подробно комментируется в «Предисловии автора» (с. 9-12), написанном А.А. Титляновой, и в первой главе «Сукцессии экосистем» (с. 13-20).

© 2016 *Розенберг Г.С.*

Розенберг Геннадий Самуилович, докт. биол. наук, проф., чл.-корр. РАН, директор Института экологии Волжского бассейна РАН; 445003, Россия, Тольятти, ул. Комзина, 10; genarozenberg@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.10.2016

[1] В списке цитированной литературы настоящей рецензии отсутствуют работы, процитированные в рецензируемой монографии

Вторая глава «Сукцессии и биотический круговорот» (с. 21-42) – это своеобразный конспект основных теоретических представлений о биотическом круговороте – сетевой принцип организации биотического круговорота, взаимовлияние процессов, связанных с надземной и подземной биотой, роль этих связей в сукцессионных процессах, модельное обобщение взаимодействий надземного и подземного ярусов экосистем. Именно здесь (на материалах этой главы) и можно подискуссировать с авторами. Прежде всего, отмечу, что количественное описание биотического круговорота опирается на балансовые (аддитивные) соотношения, а это, с точки зрения изучения свойств экосистем является показателем простых параметров сложных систем (Розенберг, 2013). Представляется, что для интерпретации сукцессионных процессов важнее говорить о сложных характеристиках сложных систем [например, об устойчивости биотического круговорота или изменениях биоразнообразия (Елизаров, 1997)]. Хотя, справедливости ради, соглашусь с авторами в том, что «огромное количество взаимодействий в сфере корни–надземная часть, надземная и подземная продуктивность, поедание, выедание живой или мертвой фитомассы, влияние патогенных грибов, микоризы, быстрые процессы освобождения азота и фосфора под воздействием амеб и нематод, реальные пищевые паутины и огромное количество столь же важных, но совершенно неизученных взаимодействий не внушают надежды разобраться посредством моделирования во всем многообразии влияний этих факторов на сукцессию» (с. 41-42).

Еще один момент, на который хотелось бы обратить внимание. Экология – это междисциплинарная, но, в большей степени, биологическая дисциплина. Сукцессия, круговорот вещества в природе – явно экологические процессы. Однако, к сожалению, даже «внутри» биологических дисциплин наблюдается желание каждый раз «изобретать свой велосипед». Так, гидробиологи достаточно подробно рассматривают роль микробной «петли» в продукционных процессах в планктонных сообществах и предлагают оригинальные теоретические конструкции для ее описания (Копылов и др., 2007; Копылов, Косолапов, 2011); А.А. Титлянова и А.Д. Самбуу также рассуждают о «петлях» в описании биотического круговорота, подчеркивая, что «у нас еще слишком мало данных для характеристики круговорота паутины [*пищевая сеть. – Г.Р.*] и *нет теории* [*выделено мной. – Г.Р.*], позволяющей выделить то сочетание петель, для которого баланс вещества будет близок к нулю» (с. 21). Или, например, ставшие уже классическими модели автогенных сукцессий (Connell, Slatyer, 1977; Botkin, 1981; Миркин, Наумова, 2012, с. 266-267) – благоприятствования, толерантности, ингибирования и нейтральности, – как представляется, хорошо «ложатся» на описываемые далее пять примеров сукцессий в рамках «травяного биома» (главы 4-8), но также не используются авторами. Наконец, «пройдусь» и по очень краткому обзору математических моделей сукцессионных процессов в травяных экосистемах. Авторы обсуждают лишь пять англоязычных работ, из которых одна – это 14-страничный обзор моделей (Van der Putten et al., 2009) в журнале "Oecologia", имеющих отношение к сукцессиям. Если принять во внимание, что эти 2,5 страницы текста призваны «познакомить читателей с сегодняшним положением дел, не отнимая у него надежды на эффективное изучение экологическими методами взаимодействия представителей биоты надземного и подземного ярусов» (с. 42) и приводимая на них информация далее практически нигде не используются, можно считать их достаточными для обоснования вывода – «требуется тесная связь в работе между эмпириками и модельерами» (с. 41).

Глава 3 «Природные условия, объекты и методы исследования сукцессии» содержит основные сведения о природных условиях районов исследования (Назаровская котловина в Красноярском крае и котловины в Республике Тыва (Тува) – Турано-Уюкская, Центрально-Тувинская и Убсунурская), объектами исследования стали первичная

сукцессия на техногенных отвалах, сукцессия под влиянием затопления Саяно-Шушенской ГЭС, пастбищная, пирогенная и залежная сукцессии. В соответствии с программой и методами исследований для каждой стадии сукцессии определялись запасы фитомассы (по фракциям – надземная живая, надземная мертвая [включая ветошь], подстилка, подземная живая и подземная мортмасса), величины годовой надземной и подземной продукции.

Наиболее интересными в рецензируемой монографии представляются следующие пять глав, в которых подробно описаны примеры сукцессий в травяных экосистемах. В главе 4 «Сукцессия затопления прибрежных экосистем» (с. 52-83) обсуждаются динамические процессы, связанные с затоплением прибрежных фитоценозов в ходе создания и эксплуатации Саяно-Шушенского водохранилища на р. Енисей. Исследования проводились на четырех ключевых участках, причем один из них находился в 6 км от береговой линии и не затоплялся (своего рода, контроль). Авторы различают катастрофическую (выпадение из прибрежных фитоценозов большинства видов, населявших их до создания водохранилища) и восстановительную фазы сукцессионного процесса (изменения под влиянием режима [достаточно случайного] работы водохранилища). Кроме того, они вводят представления о «сукцессионных стратегиях» растений (отличая их от эколого-ценотических стратегий [жизненных и размножения]) – поведение видов растений в катастрофических и восстановительных фазах сукцессии. Основной вывод, к которому приходят авторы, состоит в том, что в прибрежной зоне [фактически, экотонной (Соловьева, Розенберг, 2006)] возможно три варианта развития «сукцессионных событий»: (а) создание фитоценозов на основе «старых» оставшихся [«устойчивых» по типу сукцессионной стратегии] и «новы» внедрившихся видов, (б) то же, что и в (а), но с добавлением и превалированием видов, принесенных водой и закрепившихся на участке, и (в) то же, что и в (а), но с добавлением и превалированием «вернувшихся» видов; таким образом, сукцессия прибрежной растительности «отбирает и оставляет виды, наиболее приспособленные к данным условиям существования» (с. 83). На языке классической экологии и фитоценологии (Уиттекер, 1980; Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 2012), – это прекрасный пример *гологенеза*.

В пятой главе «Сукцессия самозарастания техногенных отвалов» (с. 84-108) дан пример первичной сукцессии на катенах в северной лесостепи Красноярского края (Назаровская котловина) и в степной зоне Тувы (Тувинская котловина, вблизи г. Кызыл); проанализирована динамика видовой структуры и фитомассы фитоценозов, организация различных звеньев биотического круговорота (сукцессия микроорганизмов и некоторых групп беспозвоночных). Первые стадии зарастания новых субстратов – это, фактически, проявление сингенеза [изменения необратимы и постепенны, происходят под влиянием взаимоотношений между видами сообщества и дифференциации экологических ниш, процесс природный, но его «пусковым механизмом» могут быть и антропогенные факторы (Миркин, 1985, с. 77)]. Этот пример также демонстрирует справедливость правила Пригожина–Стенгерс[2] (с. 107, 173), которое говорит об отсутствии в сильнонеравновесной области (на начальной стадии первичной сукцессии) универсального закона поведения всех подсистем анализируемой травяной экосистемы. Возможно, такой «закон» следует искать не в области детерминированного, а случайного [псевдослучайного (Розенберг, 2013, т. 1, с. 461-474)] описания экосистемы.

Следующая глава «Пастбищная сукцессия» (с. 109-138) посвящена изучению воздействия выпаса на растительность степей Тувы. Влияние выпаса на растительные сообщества является одним из самых важных

[2] Подчеркиваю правильность написания этой фамилии (в том числе и в списке литературы) и её склонений – Изабелла Стенгерс (Isabelle Stengers)

факторов нарушений биосферы, вызывающих не только снижение видового богатства и их продуктивности, но и ряд изменений экосистемного характера – эрозию почв, пыльные бури и пр. (Миркин, Наумова, 2012, с. 283-285). Авторы изучали пять вариантов пастбищной сукцессии: восстановительные (тяжелая нагрузка → нулевая нагрузка, тяжелая нагрузка → слабая нагрузка), дигрессионные (постоянная сильная нагрузка, постоянная слабая нагрузка) и дигрессионно-демутационные сукцессии (тяжелая нагрузка → умеренная нагрузка → сильная нагрузка). Это позволило для данной территории вскрыть механизмы пастбищной сукцессии (синхронизация, устойчивость, упругость, квазистационарность и пр.), которые не противоречат общим представлениям, но несут «региональный колорит». Особый интерес здесь представляет сукцессионный анализ, так называемых, «черных земель» (мест старых стоянок, кошар, водопоев и прогонов животных, практически, лишенных растительности; с. 134-136); их восстановление – это пример постпастбищной демутации [восстановительная сукцессия при заповедовании участка пастбища (Миркин, Наумова, 2012, с. 277-278)]. Авторы справедливо категоричны в своем выводе (с. 136): «чтобы предотвратить возникновение новых "черных земель", необходимо вернуться к пастбищеобороту и изучить приемы традиционного скотоводства, при котором появление "черных земель" не допускалось». Можно утверждать, что на языке классической экологии и фитоценологии, – это пример *гейтогенеза*.

Седьмая глава «Пирогенная сукцессия» (с. 139-149) описывает процессы восстановления экосистем после палов и пожаров (фактически, это пример *эндоэкогенеза*). Справедливо отмечается, что «в отличие от выпаса огонь может продвигаться очень быстро и захватывать большое пространство,.. однако он воздействует на фитоценозы на большом пространстве одинаково, в то время как влияние выпаса разнородно в пространстве и во времени» (с. 16). Характерной особенностью наблюдаемых пирогенных сукцессий степной растительности является отсутствие в травостое сорных видов и низших растений (правда, эти выводы относятся к ситуации, когда изучалось влияние однократного сжигания растительности; по литературным данным, регулярные палы или пожары могут вести к смене доминирующих видов). Интересным представляется сравнение механизмов пирогенных сукцессий в лесах [например, (Раков и др., 2011)] и травяных экосистемах.

В главе 8 «Залежные сукцессии» (с. 150-170) описываются результаты наблюдений на пяти участках по градиенту увлажнения (луговая, настоящая, два участка сухой и опустыненная степи), на которых возделывание пшеницы было прекращено одновременно в 1994 г.; наблюдения проводились на 4, 7, 11 и 17-й годы сукцессии. Синхронизация исследованных процессов в этих залежных сукцессиях – это один из основных выводов исследования. Залежные сукцессии носят нелинейный характер, скорость сукцессии убывает (рис. 28 на с. 160), флористический состав меняется интенсивнее, чем состав доминантов (табл. 8.13-8.15). Здесь был бы полезен анализ изменения жизненных стратегий видов (хотя частично, на «языке» сорняков-рудералов он проведен; табл. 8.10, с. 161). Наконец, авторы подчеркивают, что механизмом самоорганизации залежной сукцессии является структура биотического круговорота.

Завершает монографию «Заключение» (с. 171-177), в котором собраны воедино все выводы по отдельным главам, «Благодарности» (с. 178) и список литературы из 168 публикаций (с. 179-186). Здесь еще раз подчеркивается, проходящая рефреном через все главы мысль о том, что основным механизмом самоорганизации сукцессий является сетевая структура биотического круговорота, которая «с одной стороны, ограничивает численность и массу определенной группы организмов, а с другой – предоставляет организмам, в том числе растениям, не один, а несколько вариантов внедрения или возвраще-

ния в биогеоценоз в ходе сукцессии» (с. 177).

Заканчивая рассмотрение этой очень интересной работы о сукцессиях растительных сообществ, замечу, что данный аспект изучения экосистем очень многогранен и целый ряд специфических типов сукцессий остался за рамками рецензируемой работы [*циклические сукцессии* – с возвратом к исходному состоянию при цикличности больше 10 лет (например, гологенез растительности речных пойм; Миркин, 1974), *ландшафтные сукцессии* (саморазвитие целых ландшафтов на примере формирования островов в водохранилищах Днепра; Зимбалевская, 1987), *программированные сукцессии* (при создании искусственных экосистем – травосмесей; Миркин и др., 1986; Розенберг, 2009) и др.]. Сукцессионный процесс ведет к наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой экосистеме. Еще раз напомню, что термин «климакс» был предложен в 1901 г. американскими исследователями Г. Уитфордом (Harry Nichols Whitford) и Г. Каулесом (Henry Chandler Cowles). Последний проводил свои исследования, по образному выражению Ю. Одума, в «природной лаборатории сукцессии» – на песчаных дюнах оз. Мичиган[3], что позволило сформулировать главное теоретическое положение: растительные сообщества образуют разные ряды развития – *сукцессионные серии*, исследование которых и является, по мнению Каулеса, основной задачей экологии. Подробный разбор пяти примеров сукцессий растительных сообществ, приводимых в рецензированной монографии, подтверждает это положение. Наконец, приведу слова Р. Маргалефа (1992, с. 161), который, как всегда парадоксален: «Климакс оборачивается просто названием утопии, созданной группой экологов. Но это-то и хорошо, поскольку он может служить идеальным пределом или асимптотой, которая может быть, по существу, эталоном действия обратной связи на экосистемном уровне. <…> Можно понять Браун-Бланке, который писал, что, возможно, не существует других областей, кроме изучения сукцессии, где так переплетаются факты и фантазии».

Список литературы

Елизаров А.В. Сукцессионная динамика разнообразия и устойчивости степных экосистем Евразии в зависимости от климатических условий. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 1997, 16 с.

Зимбалевская Л.Н. Сукцессии, мониторинг и прогнозы водных экосистем. *Гидробиол. журн.*, 1985, т. 21, № 3, с. 3-9.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011, 332 с.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Гусев Е.С. Микробная «петля» в планктонных сообществах озер разного трофического статуса. *Журн. общ. биол.*, 2007, т. 68, № 5, с. 350-360.

Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992, 214 с.

Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974, 174 с.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985, 137 с.

References

Botkin D.B. Causality and succession. *Forest Succession: Concepts and Applications.* N.Y. et al.: Springer-Verlag, 1981, p. 36-55.

Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Naturalist*, 1977, vol. 111, p. 1119-1144.

Elizarov A.V. Successional dynamics of diversity and the sustainability of steppe ecosystems of Eurasia depending on climatic conditions. Abstract of Cand. Biol. Sci. Samara, 1997, 16 p. (in Russian)

Kopylov A.I., Kosolapov D.B. The microbial loop in the pelagic communities of marine and freshwater ecosystems. Izhevsk: KnigoGrad, 2011, 332 p. (in Russian)

Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Romanenko A.V., Krylov A.V., Korneva L.G., Gusev E.S. The microbial loop in the pelagic communities of lakes with different trophic status. *Journ. of General Biology*, 2007, vol. 68, no. 5, pp. 350-360. (in Russian)

Margalef R. A view of the Biosphere. Moscow: Science, 1992, 214 p. (in Russian)

[3] На с. 104-107 авторы подробно разбирают исследование первичной сукцессии на песчаных дюнах в Нидерландах (Neutel et al., 2007), в которой показано, как складывается сеть гетеротрофов в этих условиях

Миркин Б.М., Горская Т.Г., Никулина Г.А., Розенберг Г.С. О некоторых закономерностях дифференциации ценопопуляций культурных трав в ходе сукцессии травосмеси. *Бот. журн.*, 1986, т. 71, № 5, с. 558-598.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989, 223 с.

Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А. Начальные стадии пирогенной сукцессии в городских лесах Тольятти (флористический аспект). *ELPIT 2011. Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов*: сб. пленарных докл. III Международ. экологич. конгресса (V Международ. нау.-технич. конф.), науч. симпозиум «Биотические компоненты экосистем». Тольятти: ТГУ, 2011, т. 2, с. 196-200.

Розенберг Г.С. Модель потенциальной эффективности сукцессионных процессов в травосмесях. *Изв. Самар. НЦ РАН*, 2009, т. 11, № 1(7), с. 1640-1646.

Розенберг Г.С. Введение в теоретическую экологию. В 2-х т.; Изд. 2-е, исправленное и дополненное. Тольятти: Кассандра, 2013, т. 1, 565 с.; т. 2, 445 с.

Соловьева В.В., Розенберг Г.С. Современное представление об экотонах или теория экотонов. *Успехи совр. биол.*, 2006, т. 126, вып. 6, с. 531-549.

Botkin D.B. Causality and succession. *Forest Succession: Concepts and Applications*. N. Y. et al.: Springer-Verlag, 1981, p. 36-55.

Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Naturalist*, 1977, vol. 111, p. 1119-1144.

Mirkin B.M. The patterns of development of vegetation of floodplains. Moscow: Science, 1974, 174 p. (in Russian)

Mirkin B.M. Theoretical foundations of modern phytocenology. Moscow: Science, 1985, 137 p. (in Russian)

Mirkin B.M., Gorskaja T.G., Nikulina G.A., Rozenberg G.S. About some patterns of differentiation of populations of cultivated herbs at succession mixtures. *Botanical Journ.*, 1986, vol. 71, no. 5, pp. 558-598. (in Russian)

Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology. Moscow: Science, 1989, 223 p. (in Russian)

Rakov N.S., Saksonov S.V., Senator S.A. The initial stage of pyrogenic succession in the Togliatty urban forests (floral aspect). *ELPIT 2011. Ecology and life protection of industrial-transport complexes*: Proceedings of the III International Environmental Congress (V International Scientific-Technical Conference), scientific symposium «Biotic components of ecosystems». Togliatty, 2011, vol. 2, pp. 196-200. (in Russian)

Rozenberg G.S. Introduction to the theoretical ecology. In 2 volumes; Ed. 2nd, revised and enlarged. Togliatty: Kassandra, 2013, vol. 1, 565 p.; vol. 2, 445 p. (in Russian)

Rozenberg G.S. Model of potential efficiency of successional processes in mixed grass crops. *Proceedings of Samara scientific Center of Russian Academies of Science*, 2009, vol. 11, no. 1(7), pp. 1640-1646. (in Russian)

Solovyova V.V., Rozenberg G.S. The modern idea about the ecotones or ecotones theory. *Biology Bulletin Reviews*, 2006, vol. 126, issue 6, pp. 531-549. (in Russian)

Zimbalevskaja L.N. Succession, monitoring and predictions of water ecosystems. *Hydrobiological Journ.*, 1985, vol. 21, no. 3, pp. 3-9. (in Russian)

Argenta A. TITLYANOVA, Anna D. SAMBUU. SUCCESSION IN GRASSLANDS. – NOVOSIBIRSK: PUBLISHING HOUSE OF THE SIBIRIAN BRANCH OF THE RAS, 2016. 191 p.: A REVIEW

Rozenberg Gennadiy Samuilovich

Doctor of Biology, Prof., Corresponding Member, Russian Academy of Sciences, Director of Institute of ecology of the Volga river basin of Russian Academy of Sciences; 10, Komzina Str., Togliatti, 445003, Russia; genarozenberg@yandex.ru

Received for publication 25.10.2016