

КЛИМАТОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ: ФЛУКТУАЦИИ ИЛИ СУКЦЕССИИ?

О.А. АНЕНХОНОВ

CLIMATICALLY INDUCED CHANGES IN PLANT COMMUNITIES: FLUCTUATIONS OR SUCCESSIONS?

O.A. ANENKHONOV

*Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, 670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Institute of General and Experimental Biology, SB RAS, 670047 Ulan-Ude, Sakhyanovoi str., 6
Fax: +7 (3012) 433-034; e-mail: ioeb@biol.bsnet.ru, anen@yandex.ru*

Подчеркивается необходимость разграничения понятий «флуктуации» и «сукцессии» для оценки последствий климатогенных изменений растительности. Отмечено, что ряд понятий, применяемых для характеристики динамических процессов, соответствуют холистической концепции, а в рамках индивидуалистической они теряют феноменологическую сущность и необходимы из прагматических соображений. Предполагается, что для выявления наличия сукцессионных процессов может использоваться анализ хроносиквенсов, а для оценки направленности процессов — анализ динамики экогрупп и функциональных типов растений.

Ключевые слова: динамика растительности, сукцессии, флуктуации, изменения климата.

The need for separating such terms as «fluctuations» and «successions» for assessing consequences of climatically induced vegetation changes is emphasized. Despite significance, the ambiguity of these terms meaning is noted. The ambiguity is connected with existing different mechanisms of vegetation dynamics, which, in general, are described by two concepts — holistic and individualistic. Attempting to analyze some of terms (e.g., fluctuations, successions, chronosequences, successional step, successional threshold) commonly applied to vegetation dynamics performance, we assume that they are relevant to a holistic concept. In case of vegetation dynamics going as described by an individualistic concept, the phenomenological immanence of the above mentioned terms disappears. They turn into «just terms» and should be only implicated for pragmatic reasons. Besides, we could conclude that chronosequence analysis gives opportunity to reveal a dynamic process as a succession properly. From the other side, in order to determine the direction of dynamic processes, analysis of ecological groups and functional plant types is appropriate.

Key words: vegetation dynamics, succession, fluctuation, climate change.

Вопросы динамики растительного покрова представляют собой одно из актуальнейших направлений современной науки о растительности. Такое положение связано, с одной стороны, с многообразием и значительной ролью антропогенных факторов в функционировании экосистем, и, с другой стороны, с пристальным вниманием мирового сообщества к экологическим проблемам, вызванным изменениями в климатической системе Земли (Sala et al., 2000; и др.). Из числа последних наиболее важными являются: (i) экстраординарные климатические события (ураганы, ливни, наводнения, засухи и т.п.), приводящие к катастрофическим эколого-экономическим по-

следствиям; (ii) долговременные климатические тренды (глобальное потепление, аридизация), в результате которых постулируется изменение параметров биоразнообразия и состояния экосистем на локальном, региональном и зональном уровнях. Этим процессам посвящена обширная литература (Fingerprints of Climate Change, 2001; Walker et al., 2006; Hampton et al., 2008; Horikawa et al., 2009; и мн. др.). Тем не менее, знания о климатогенных динамических процессах в разных типах растительности все еще недостаточны, ввиду чего остаются неясными многие концептуальные аспекты текущих и прогнозируемых изменений экосистем.

Согласно Б.М. Миркину и Л.Г. Наумовой (1998), флуктуации (= флюктуации) представляют собой компонент временной структуры фитоценозов, характеризующий их разногодичные состояния. Важнейшей их чертой признается относительная обратимость. В отличие от флуктуаций, сукцессии представляют собой направленные и, как правило, необратимые изменения сообществ. Для разграничения флуктуаций и сукцессий Т.А. Работнов (1992) предложил «норму восстановления» равную 10 годам. Этот критерий, хотя его формальность вполне очевидна, в определенной мере находит подтверждение при анализе внутрисезонных и межгодовых различий динамики растительных сообществ, находящихся под влиянием, например, пойменного режима (Bornette et al., 1994), или экспериментального внесения азотных удобрений (Иноуэ, Tilman, 1995). Однако в случае динамики растительных сообществ под воздействием глобальных и относительно постепенных изменений климата вопрос о том, что считать флуктуациями, а что — уже сукцессиями в большинстве случаев ускользает от внимания исследователей и остается открытым. Причиной такого положения, очевидно, является то, что хотя оба этих феномена и являются различными «классами изменений», но между собой они связаны континуумом (Миркин, Наумова, 1998). Между тем, ответ на этот вопрос имеет значение для понимания того — имеем ли мы дело с обратимыми или необратимыми последствиями воздействия климатических изменений на растительный покров и, соответственно, — какого растительного покрова нам следует ожидать в будущем? Исходя из этого, можно прогнозировать — какие модели использования экосистем, ландшафтов следует развивать в практической хозяйственной и природоохранной деятельности, какие потери следует предполагать? Какие меры следует предпринимать уже сейчас, чтобы климатические изменения не накладывались на антропогенные как эффект синхронизации? С общих позиций, эти предпосылки требуют прагматического подхода — выработку *формальных* градаций, разделяющих континуальный динамический климатогенный процесс в растительности на этапы. В фитоценологии такой подход нашел выражение во введении термина «хроносиквенс» (chronosequence) — как хорошо отличаемой фазы или стадии сукцессии, благодаря которому возможно исключить «климатический шум» межгодичных колебаний (Bakker et al., 1996; и др.). Переход сообществ через формальный порог между хроносиквенсами можно расценивать в качестве индикатора необратимости динамическо-

го процесса, т.е. принятия его уже в качестве сукцессии. Отсюда вытекает необходимость выбора критериев того — что считать хроносиквенсом, и что — порогом.

Исходя из того, что флуктуации представляют собой ненаправленные (по существу — циклические или колебательные) изменения сообществ, «размах колебаний» которых не превышает пределов, допустимых для данного типа сообществ, можно считать, что такое состояние динамического равновесия сообществ и является хроносиквенсом. Теоретически, амплитуда флуктуационных колебаний должна иметь «точку невозврата», которая и является порогом. Расширение амплитуды колебаний может осуществляться, например, при реализации механизма сукцессии, основанного «на каскадном нарастании изменений» (Смелянский, 1993: 43). После перехода через «порог» сообщество (если рассматривать его как систему) переместится в новое состояние, то есть станет другим сообществом, — это и будет сукцессионным шагом, знаменующим переход от одного хроносиквенса к другому. Данное представление в общем виде описывается марковскими и немарковскими цепями и укладывается в холистическую концепцию сукцессии (McIntosh, 1981), развитие которой нашло отражение в работах, базирующихся на системном подходе (Смелянский, 1993). В случае же реализации процесса динамики растительности по пути, описываемому индивидуалистической концепцией сукцессии, проявляется отмеченная выше континуальность связи флуктуаций и сукцессий. При этом такие понятия как «порог» («точка невозврата») и «сукцессионный шаг» для характеристики динамического процесса в растительности уже неприменимы. Тогда стирается и грань, различающая понятия «флуктуация» и «сукцессия», а аналогом «сукцессионного шага», или точнее — его эрзацем (необходимым только из прагматических соображений), можно признать различия между сообществами одного и того же топографического контура при разных «временных срезах» — то есть разность параметров сообществ, «снятых» с каким-либо интервалом времени. Понятие «хроносиквенса», по-видимому, применимо и в этом случае, хотя степень его условности повышается. Как известно, индивидуалистическая концепция отражает континуальность растительности как одно из ее имманентных свойств. Р. Макинтош (McIntosh, 1985), а вслед за ним Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (1998) и другие, указывали на правомочность параллельного сосуществования обеих упомянутых концепций.

Как видно из вышеизложенного, для различения флуктуаций и сукцессий, протекающих по типу цепей, ключевое значение имеет понятие «порога», поэтому попытаемся вкратце рассмотреть его сущность. В работе Б.М. Миркина и др. (1989) отмечены элементы, изменения которых характеризуют флуктуационную динамику. Мы подразделяем эти элементы на конституциональные (возрастная неоднородность популяций, диффузия по пространству) и функциональные (конкурентное взаимодействие, рост и развитие). Собственно процесс флуктуационных изменений луговых (и, по-видимому, всех травяных) сообществ наглядно описал Т.А. Работнов (1984: 201): «Флуктуации в основном проявляются в изменении продуктивности и структуры травостоев, а также в количественном соотношении между видами растений, связанном с различием по годам числа особей и их жизненного состояния». Довольно многочисленные частные и обзорные работы (например, Kammer, 2002; Восточноевропейские леса ..., 2004; и др.) представляют разнообразные аспекты флуктуационной динамики, но пока не позволяют сделать генерализованных выводов. Как мы полагаем, характеристику флуктуаций, данную Т.А. Работновым (цит. соч.) можно несколько обобщить: динамические изменения сообществ (не только флуктуации, но и сукцессии) осуществляются путем роста/снижения парциальной активности (по Б.А. Юрцеву, 1987) видов и/или групп видов (экологических, функциональных типов растений и т.п.) в сообществах. По-видимому, такое представление динамических изменений рассматривается как очевидное и специально не оговаривается. Тем не менее, исходя из такого понимания, «порогом», по-видимому, может считаться такое изменение, при котором существенно и необратимо меняются параметры активности «ключевых» видов (групп видов), то есть видов, определяющих функционирование сообщества. Важнейшими же функциональными аспектами жизнедеятельности сообществ являются биотический круговорот вещества и энергии (Базилевич, Титлянова, 2008), выражающийся в продукции и деструкции биомассы, и продукция диаспор (спор, семян, пропагул и т.п.) как отражение репродуктивного успеха растений, обеспечивающего их дальнейшее существование. Очевидно, что из этих аспектов для оценки состояния сообществ на данный момент времени релевантным показателем является продукция фитомассы. Таким образом, в качестве «ключевых» следует расценивать те виды (или группы видов), которые вносят наибольший

вклад в продуцирование фитомассы сообществ. Данное заключение сравнительно просто применимо для травяных сообществ, но там, где господствуют, например, древесные жизненные формы ситуация осложняется. Поэтому, по крайней мере в бореальной зоне с сезонным климатом, необходим отбор «ключевых» видов в составе травяного (травяно-кустарничкового) яруса как более динамичного, чем древесный, компонента сообществ. В итоге, можно предполагать, что динамика продуктивности «ключевых видов» (которую, очевидно, следует оценивать вместе с параллельным учетом динамики продуктивности всего сообщества в целом) в состоянии быть показателем, отражающим сукцессионные изменения сообщества.

Общепринятым в науке о растительности (как и в общей экологии) является разделение сукцессий на первичные и вторичные. В случае анализа климатогенной динамики важным является рассмотрение вторичных сукцессий, что обусловлено двумя причинами: 1) на первичных местообитаниях сукцессия протекает под контролем, в первую очередь, условий питания и увлажнения экотопа, а влияние долговременных климатических трендов здесь несущественно; в сформированных сообществах, напротив, экотоп уже относительно стабилен и инициатором аллогенной сукцессии выступают климатические изменения; 2) естественные первичные местообитания локальны и занимают сравнительно мелкие площади, в основном они формируются в виде «вкраплений» среди существующих экосистем; с другой стороны, сформированный растительный покров имеет наибольшее распространение, экологическое и хозяйственное значение. Согласно обобщению Б.М. Миркина (1985), сукцессии можно подразделить на 2 типа: аллогенные и автогенные. Все климатогенные сукцессии относятся к типу аллогенных. Следует также отметить, что оценка динамики растительности может включать два аспекта: 1) временной (собственно сукцессия) — динамика исходно гомогенной растительности в пределах одного экотопологического контура; 2) пространственный (последствия сукцессий) — изменение композиции растительности на уровне территорий различной размерности: изменение соотношения площадей сообществ различных синтаксонов за счет редукции (вплоть до исчезновения) одних, и экспансии других; а также изменения конфигурации контуров, занимаемых теми или иными типами сообществ. Таковы некоторые базовые предпосылки типологических и пространственных аспектов сукцессий, протекающих в связи с изменениями климата.

В англоязычной литературе при описании сукцессий растительности распространено использование понятия «паттерны» (например, «vegetation patterns»), обычно подразумевающего состояние состава и структуры сообщества (или комбинаций сообществ) в тот или иной период его существования, в масштабе, выбираемом в зависимости от задач исследования (Грейг-Смит, 1967; Kershaw, 1974; Stowe, Wade, 1979; и др.). С.Н. Кирпотин, основываясь на представлениях Ф. Капры (2000, и др.), приводит весьма общее определение: «паттерн организации — это некий собирательный образ, отражающий наиболее существенные принципы объектов определенного класса» (Кирпотин, 2005: 63). В нашем случае, в качестве паттернов для разграничения флуктуационной и сукцессионной динамики можно принять синтаксоны растительности. Их видовой состав представляет собой флористические паттерны, а соотношения между группами видов — фитоценотические паттерны. Такие паттерны, как по отдельности, так и в комбинированном виде, при расположении их в хронологические ряды представляют собой последовательность хроносиквенсов. Для оценки климатогенной динамики растительности показателен анализ соотношений между экологическими группами, а также между функциональными типами растений (Vox, 1996; Woodward, Cramer, 1996; Esther et al., 2010). Это вытекает из того, что как экологические группы растений, так и функциональные типы растений (система которых является прагматическим дериватом системы жизненных форм — Миркин, Наумова, 1998: 27) отражают разные аспекты связи сообществ с экотопическими условиями, которые формируются на существующем климатическом фоне. Несомненная климатическая «чувствительность» указанных групп растений позволяет рассматривать их в качестве индикаторов направленности сукцессии, обусловленной изменениями климата. Выбор же ранга синтаксонов для анализа динамики растительности будет зависеть, как отмечено выше, от конкретных целей исследования. При этом, относительно малые изменения будут индцироваться изменениями на низших уровнях синтаксономии, по-видимому, ассоциаций, субассоциаций, вариантов. Как глубокие изменения растительного покрова можно расценивать изменения, индцируемые на уровне синтаксонов более высокого ранга. Нетрудно заметить, что вопрос о различении флуктуаций и сукцессий должен возникать при анализе относительно малых изменений.

Для расчетов результатов сукцессий уже разработаны многочисленные подходы, обзор которых

выходит далеко за пределы настоящей работы. Здесь мы попытаемся отметить те из них, которые имеют значение для анализа динамики растительности в связи с изменениями климата. Например, показаны возможности применения марковских и немарковских цепей при анализе климатогенных сукцессий в лесостепных и лесных сообществах (Логофет и др., 2005; Логофет, 2010), предложен метамодельный подход с использованием моделирования сукцессии по типу фазовых переходов (Исаев и др., 2010). Количественный анализ флуктуаций возможен, в частности, с использованием коэффициентов автокорреляции (Миркин и др., 1989). Разработаны и компьютерные программы, позволяющие оценивать многофакторные процессы в растительности (например, «Vegetation Dynamics Development Tool» и др.). Как показано в обзорной работе J.P. Bakker et al. (1996), имеются также методы, позволяющие учитывать динамические процессы в сообществах, не дифференцируя их на флуктуационные и сукцессионные: оценка усредненного обилия групп функционально эквивалентных видов во времени; изменение относительного обилия синтаксономических элементов во времени. С другой стороны, применяя метод нелинейного регрессионного анализа изменения параметров обилия отдельных видов во времени, можно на видовом уровне выявлять различия между трендами (сукцессиями) и флуктуациями (Huisman et al., 1993; и др.). Такая возможность особенно важна с точки зрения рассматриваемого в настоящей работе вопроса.

Bakker J.P. et al. (1996), выполнив тщательный анализ результатов исследований динамики растительности, заключили, что несмотря на наличие многочисленных подходов и методов анализа, наиболее подходящим для разделения трендов (сукцессий) и флуктуаций все же остается метод постоянных пробных площадок. В связи с этим, необходимо заложить репрезентативную сеть площадок, причем представляется, что наиболее эффективным было бы заложение их: 1) в экотонных зонах, таких как, например, лесостепь; 2) в условиях среды, отражающих зональные типы на равнинах и ландшафтообразующие типы в крупных горных системах. Программа таких исследований может включать изучение экологических групп и функциональных типов на этих площадках во времени, с применением отмеченных выше количественных методов разграничения флуктуаций и сукцессий. При этом, для отражения сукцессионных процессов в растительности будет важным также учет динамики продуктивности «ключевых видов» на фоне продуктивности всего сообщества,

а оценка направленности сукцессионного процесса может осуществляться путем анализа динамики участия в сообществе экологических групп и функциональных типов растений. Наличие синтаксономических «адресов» для заложенных пробных площадок позволит рассматривать их в качестве моделей — «паттернов», на основе чего будет возможным оценивать масштабы и глубину текущих динамических процессов в растительности и, кроме того, осуществлять экстраполяции как географического, так и прогнозного плана. Здесь уместно отметить, что специальный анализ, проведенный С.Н. Cook et al. (2010), дает основания считать, что дистанционные исследования всегда будут нуждаться в верификации на прямых исследованиях природных объектов. В частности, ими показано, что данные спутниковых снимков позволяют оперативно измерять параметры растительности, но их «калибровка» по-прежнему требует быстрых и малозатратных наземных оценок. Длительный мониторинг постоянных пробных площадок со сравнительным анализом его результатов поможет, во-первых, подтвердить (либо опровергнуть) устоявшееся (но, как нам представляется, до сих пор недостаточно обоснованное на фактическом

материале) положение о том, что экотоны более чувствительны к внешним воздействиям, во-вторых — определить характер и направление климатогенной динамики растительности в экотонных и зональных условиях, и, в третьих, будет способствовать пониманию того — являются ли наблюдаемые изменения лишь флуктуациями, или уже сукцессиями. Несомненно, что для реализации такой программы необходима широкая кооперация, согласованные методически и методологически действия, обмен информацией и регулярное обсуждение результатов наблюдений.

Резюмируя все вышесказанное в аспекте вопроса, вынесенного в заголовок настоящей статьи, скажем, что климатические изменения вызывают разномастные динамические процессы в растительности. Часть из них представляют собой флуктуации и сукцессии как таковые с феноменологической точки зрения, часть же может быть отнесена к тем или к другим сутобо из прагматических соображений, на основе формального решения, принимаемого по степени различия хроносиквенсов.

Автор выражает благодарность Л.В. Кривобокову за конструктивное обсуждение данной работы. Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ № 10-04-91159_ГФЕН_а.

ЛИТЕРАТУРА

- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск, 2008. 381 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2-х кн. / Под ред. О.В. Смирновой. М., 2004. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений / Пер. с англ. М., 1967. 359 с.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г. Метамоделльные подходы к описанию критических явлений в лесных экосистемах // Лесоведение. 2010. № 2. С. 3–13.
- Капра Ф. Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем / Пер. с англ. М., 2000. 336 с.
- Кирпотин С.Н. Морфолого-геометрический подход к изучению пространственной структуры природных тел: от организма до ландшафта. Томск, 2005. 254 с.
- Логофет Д.О. Марковские цепи как модель сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. 2010. № 2. С. 45–59.
- Логофет Д.О., Денисенко Е.А., Годубятников Л.Л. Сукцессии в лесостепи в условиях изменения климата: модельный подход // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 2. С. 136–145.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.
- Работнов Т.А. Луговедение. 2-е изд. М., 1984. 320 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М., 1992. 350 с.
- Смелянский И.Э. Механизмы сукцессии // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. Вып. 1. С. 36–45.
- Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / Матер. II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. А., 1987. С. 13–28.
- Bakker J.P., Olff H., Willems J.H., Zobel M. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7. P. 147–156.
- Bornette G., Amoros C., Befly C.C., Befly J.L. Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhfne River channels // Vegetatio. 1994. Vol. 110. P. 171–184.
- Box E.O. Plant functional types and climate at the global scale // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7. № 3. P. 309–320.
- Cook C.N., Wardell-Johnson G., Keatley M. et al. Is what you see what you get? Visual vs. measured assessments of vegetation condition // Journal of Applied Ecology. 2010. Vol. 47. № 3. P. 650–661.
- Esther A., Groeneveld J., Enright N.J. et al. Sensitivity of plant functional types to climate change: classification tree analysis of a simulation model // Journal of Vegetation Science. 2010. Vol. 21. № 3. P. 447–461.
- Fingerprints of climate change — adapted behavior and shifting species ranges / Ed. by Walter G.-R., Burda C.A., Edwards P.J. New York, 2001. 338 p.
- Hampton S.E., Izmet'eva L.R., Moore M.V., et al. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake — Lake Baikal, Siberia // Global Change Biology. 2008. Vol. 14. P. 1–12.

- Horikawa M., Tsuyama I., Matsui T., et al. Assessing the potential impacts of climate change on the alpine habitat suitability of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) // Landscape Ecology. 2009. Vol. 24. P. 115–128.
- Huisman J., Olff H., Fresco L.F.M. A hierarchical set of models for species responses analysis // Journal of Vegetation Science. 1993. Vol. 7. P. 693–706.
- Inouye R.S., Tilman D. Convergence and divergence of old-field vegetation after 11-yr of nitrogen addition // Ecology. 1995. Vol. 76. P. 1872–1887.
- Kammer P.M. Developmental responses of subdominant grassland species to current weather conditions and their relevance for annual vegetation changes // Folia Geobotanica. 2002. Vol. 37. P. 185–204.
- Kershaw K.A. Quantitative and dynamic plant ecology. 2-nd Edition. New York, 1974. 508 p.
- McIntosh R.P. Succession and ecological theory // Forest succession: Concept and application / Ed. by D.C. West, H.H. Shugart, D.B. Botkin. New York, 1981. P. 10–23.
- McIntosh R.P. The background of ecology. Concept and theory. Cambridge, 1985. 383 p.
- Sala O.E., Chapin III S., Armesto J.J., et al. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100 // Science. 2000. Vol. 287. P. 1770–1774.
- Stowe L.G., Wade M.J. The detection of small-scale patterns in vegetation // Journal of Ecology. 1979. Vol. 67. P. 1047–1064.
- Walker M.D., Wahren H., Hollister R.D., et al. Plant communities responses to experimental warming across the tundra biome // Proceedings of National Academy of Sciences. 2006. Vol. 103. № 5. P. 1342–1346.
- Woodward F.I., Cramer W. Plant functional types and climatic changes: Introduction // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7. № 3. P. 306–308.