

осоковых зарослей. Как правило, это фитоценозы на тяжелых суглинках, со средним проективным покрытием около 80 %, монодоминантные, сплошного характера. Высота тростниковых зарослей на побережье степных водохранилищ не превышает 1,5 м. В зарослях осоки тростник едва достигает высоты 1 м.

На мелководных участках заливов Таловского водохранилища отмечается развитие комплекса водно-болотной растительности. В его состав входят сплошные тростниковые заросли, осоковое разнотравье, которое сопровождается вдоль берега пойменным лесом с участием деревьев и кустарников различных видов ив.

10. Заболоченные луга и кустарники. Экотон характерен для обширных понижений прибрежной зоны водохранилищ лесостепной зоны. В результате подтопления формируются болотные, плохо аэрируемые почвы, на которых развиваются древесные и многолетние корневищные растения.

Заболоченные луга образуются в верховьях и заливах водоемов, для фитоценозов характерно преобладание осок (*Carex acuta* L., *C. vesicaria* L., *C. riparia* L., *C. rostrata* L.), наличие хвощей (*Equisetum palustris* L., *E. fluviatile* L.). Сплошные заросли осочников указывают на постоянное избыточное увлажнение. Изредка на заболоченных лугах преобладает двукисточник тростниковый (*Phalariodes arundinaceae* (L.) Rausch.). Для так называемых осоковых болот характерно отсутствие мхов. В верховьях водохранилищ развиты кустарниковые ивняки в сопровождении осочников.

11. Влажные луга и кустарники. Растительность этого экотона располагается на верхней границе экотонной зоны искусственных водоемов, то есть на относительно возвышенных элементах микрорельефа. Кратковременное затопление таких участков происходит только в период весеннего половодья. В условиях повышенного уровня грунтовых вод формируются лугово-черноземные почвы и остаточные луговые черноземы. Здесь развивается растительность, сформированная корневищными, рыхлодерновинными или плотнокустовыми злаками, осоками и луговым разнотравьем, образующими плотный травостой.

Фитоценозы распределены по элементам микрорельефа и характеризуются контурной или плавной, но ясно заметной мозаикой. Для влажных лугов у водоемов,

созданных в лесостепной зоне, характерны богаторазнотравные фитоценозы, а также сообщества камыша лесного. Часто в условиях этого экотона развиваются злаково-разнотравные сообщества с доминированием мятлики узколистного и пырея ползучего. Широко распространены злаково-разнотравно-бобовые сообщества с пестрым аспектом от пятен клевера ползучего и земляничного на фоне мятлики узколистного или пырея ползучего.

Экотонная зона «вода-суша» характеризуется чрезвычайной динамичностью экологических условий [6, 7]. Распределение видов растений зависит от степени увлажнения грунта, глубины и длительности затопления. Колебание уровня воды является определяющим фактором, влияющим на формирование растительности экотонных малых водохранилищ и динамику структуры сообществ. Мониторинг растительности экотонов важен для прогнозирования процессов зарастания экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Залетаев В.С. Мировая сеть водно-наземных экотонных и ее функции в биосфере и роль в глобальных изменениях // Экотон в биосфере. М. : Изд-во РАСХН, 1997. С. 77–90.
2. Папченков В.Г. О переувлажненных землях и их классификации на примере Среднего Поволжья // Экология, 1999. № 2. С. 121–129.
3. Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидробиотанические понятия и сопутствующие им термины // Гидробиотаника: методология и методы. Материалы школы по гидробиотанике (Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск; 2003. С. 27–38.
4. Печенюк Е.В. Атлас высших водных и прибрежно-водных растений. Воронеж : Воронежский госуниверситет, 2004. 129 с.
5. Юрова Э.А. Миниатюрные травы отелей пресных водоемов // Ботанический журнал, 1998. Т. 83. № 10. С. 58–65.
6. Соловьева В.В., Розенберг Г.С. Современное представление об экотонах или теория экотонов // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 6. С. 531–549.
7. Соловьева В.В. Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов : дис. ... д-ра биол. наук по специальности 03.00.16. – экология. Самара, 2007. 494 с.

HYDRO-BOTANICAL CHARACTERISTICS OF THE RIVERSIDE ECOTONES OF LESSER WATER-STORAGE BASINS IN THE MIDDLE VOLGA REGION

© 2014

V.V. Solovyova, Doctor of biological sciences, associate professor, professor of Department of Botany, General Biology, Ecology, Biological and Ecological Education
Samara State Academy of Social Sciences and Humanities, Samara (Russia)

Annotation: The author gives detailed description of the habitats of riverside and water plants in the conditions of the ecotone water-land. The paper also presents general characteristics of 11 types of ecotones which were identified while studying lesser water-storage basins in the Middle Volga region.

Keywords: plants; ecotones; riverside; water bodies; water-storage basin.

УДК 630*182.23/(091)

ЧТО ТАКОЕ «ЭКОТОН»?

©2014

В.В. Соловьева, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, общей биологии, экологии и биоэкологического образования

Поволжская государственная социально-гуманитарная академия, Самара (Россия)

Аннотация: В статье дается история развития понятия «экотон» и современное представление об экотоне в науке. Указываются критерии выделения экотона в природе, определение «экотонной системы» и методологические принципы изучения экотонных экосистем.

Ключевые слова: экотон; переходная зона; ветланд; экотонная экосистема.

В экологической литературе сегодня существует по меньшей мере 20 определений понятий «экотон». Впервые он («oikos» – дом, «tonus» – напряжение) был

введен в 1903 году Б. Ливингстоном [1]. Автор термина подчеркивал особое «напряжение» жизни, то есть количественное развитие и повышение видового богатства

в переходных зонах между сообществами в сравнении со смежными участками, а также частое экзогенное стрессовое воздействие абиогенных факторов на среду.

В 1905 году термин «экоTON» был предложен Ф. Клементсом [2] с несколько иной трактовкой: контактная «микрoзона» между растительными сообществами для обозначения переходных зон биоценозов как самостоятельного уровня организации живой материи. Американский эколог также предложил понятие «экоклин» для обозначения постепенного перехода между биоценозами, в котором градиенты настолько сглажены, что обнаруживаются с трудом, протяженность их весьма значительна, видовой состав крайне беден, проникновение из смежных сообществ затруднено, но биомасса и удельная продукция очень велики [3]. ЭкоTONы и экоклины имеют и другие отличия [4, 5].

Являясь экологическим по содержанию, термин «экоTON» спустя более века со времени своего появления активно развивается, что сопряжено со становлением экологии как науки, ее методологического и теоретического аппарата и продолжающейся дискуссией о многих фундаментальных категориях и основных объектах изучения. Развитие понятия «экоTON» шло от узкого значения применительно к конкретным растительным сообществам до категории «экоTONная экосистема» [6, 7].

Подобно безразговому термину «экoсистема» понятие «экоTON» несет некоторые черты безмерности, что терминологически очень удобно и может быть применено для единиц разного уровня и масштаба – как крупных биомов, так небольших биоценозов, конкретных фитоценозов, занимающих от нескольких метров до десятков километров. На современном этапе проблема изучения экоTONов, их организации и закономерности развития необычайно важны в фитоценологическом, биоценологическом и ландшафтном отношениях, поэтому при выделении экоTONов в природе учитываются как биоценологические, так и ландшафтные признаки. Это подтверждает интегрированный характер экологического понятия «экоTON».

Развернутое определение термина «экоTON» применительно к ландшафтоведению приводит Ф.Н. Мильков: «экоTON – это переходная полоса между смежными ландшафтными комплексами, характеризующаяся повышенной интенсивностью обмена между ними веществом и энергией, разнообразием экологических условий и, как следствие, высокой концентрацией органической жизни» [8].

Исходя из содержания понятия «экоTON» – это всегда переходная полоса или переходная зона.

Существует мнение, что расширение круга ученых, занимающихся изучением экоTONов, привело к неоправданному расширению объема понятия экоTON и широкой его экстраполяции [9]. К категории экоTONов были отнесены очень разнообразные участки земной поверхности, объединяемые общим свойством переходности между какими-либо определенными объектами: окраины городов, границы сельскохозяйственных районов и вообще любые зоны высоких градиентов факторов среды. По мнению М.В. Ермохина [9], из «хорошего» термина, описывающего конкретные структурные части биогеоценозов, «экоTON» превращается в дань научной моде, во всеобъемлющее понятие, что затрудняет его однозначную идентификацию с реальными природными объектами. Тем не менее, в современном процессе научного исследования в биогеоценологии и географии тенденция к широкому пониманию термина уже укоренилась, и с этим необходимо считаться.

Термин «экоTON» в широком своем понимании приобрел универсальный характер и нашел свою нишу при изучении закономерностей рационального природопользования, при решении проблем социальной экологии. В.С. Залетаев [6], отмечает, что экологическая дестабилизация природной среды служит источником и базой развития процесса экотонизации природных

систем и всей ландшафтной обочлки. Этот процесс характерен для зон экологических катастроф в Сахеле (Африка), в бассейне Аральского моря (Средняя Азия), в Чернобыле (Восточная Европа) и др., но проявляется на значительно большей территории [10, 11].

На рубеже XX–XXI веков термин активно используется и продолжает развиваться в геоботанике и фитоценологии, географии и зоогеографии, гидробиологии и гидробиотанике, экологии и геоэкологии. ЭкоTONы являются объектами изучения многих зарубежных ученых [12, 13, 14, 15, 16].

Ощущение выдающейся значимости проблемы экоTONов проникло в сознание экологов и географов в конце 1980-х годов, в эпоху бурного научно-технического развития, когда успехи технических и технологических новшеств нередко стали сопровождаться катастрофическими нарушениями природных систем, особенно ранимых на переходных, экотонных территориях [6]. В 1990-е годы в России из печати выходит множество научных работ, посвященных различным аспектам изучения экоTONов, появляются новые термины, дополняющие и развивающие понятие экоTON. Так, Э.Г. Коломыц [17], изучая бассейн Верхней и Средней Волги, использует термин трансконтинентальный экоTON – достаточно широкая пограничная полоса между бореальными (преимущественно таежно-лесными) и суббореальными (лесостепными и степными) поясами растительных формаций. Современное определение понятию «экоTON» дано на основании регулярно проводимых дискуссий по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (МАВ). ЭкоTON – переходная область между смежными экологическими системами, обладающая рядом характеристик, однозначно зафиксированных в пространственно-временных координатах и определяемых силой связей и интенсивностью взаимодействия между соседними экосистемами.

На экотонных территориях образуются экотонные системы. «Они обладают особым составом, структурой и механизмами устойчивости, отличающимися от зональных. ЭкоTONы определяют возможность континуальности биогеоценологического покрова, осуществляя функцию соединения (собственно, они играют роль «швов») различных природных или агротехнических систем и одновременно исполняют роль природных мембран и буферную функцию, а также функцию рифугиумов для ряда видов организмов» [10, с. 11].

В одних случаях, понятия «экоTON» и «экоTONная экосистема» совпадают, в других – нет. Поэтому экологам следует различать их и корректно использовать, конкретизируя объекты и цели проводимых исследований. Экотонные системы обладают географической специфичностью организации, занимают географически выделяемые территории и в этом смысле могут рассматриваться как географическое явление и объект биогеографического и геоэкологического изучения.

Экологический подход к изучению экоTONов как экотонных систем позволил выявить их биосферную роль. ЭкоTONы – это не только границы или «швы» – соединения, но и русла геохимических и энергетических потоков, и каналы, в которых возрастает интенсивность всех биологических процессов – жизнедеятельности организмов и динамики численности популяций [10]. Значение этих весьма важных функций экотонных систем не сразу было понято экологами, поскольку специальных исследований экоTONов (особенно наземных и водно-наземных) в необходимом объеме до 1980-х годов не проводилось. Однако, несмотря на это, можно отметить, что в последнее десятилетие сложился системный подход к содержанию понятия «экоTON»

ЭкоTONы являются составной частью катены как совокупности экотопов по гидрохимическому стоку «в ряду последовательно расположенных на склонах или вокруг водоемов элементарных природных комплексов» [17]. Изучение структуры и сукцессионного со-

стояния растительности в пределах катены проводится методом ординации и экологического профилирования с учетом экотонных систем.

Верхней границей экотонной зоны на границе «вода-суша» являются наземные фитоценозы, испытывающие на себе воздействие водоема в виде подтопления (подъема уровня грунтовых вод). На практике в каждом конкретном случае маркерами верхней границей экотонной экосистемы выступают те или иные индикаторные виды растений или фитоценозы. Границы литоральной зоны в водоемах условны и зависят от гидрологических объектов. Экотоны литоральной зоны выполняют ключевую роль в экосистемном ряду.

На основании исследований многих авторов и собственных результатов М.В. Ермохин [9] предлагает шесть основных критериев выделения прибрежно-водных экотонов: 1) критерий переходных форм; 2) функционального контакта; 3) преобладания по биомассе амфибионтных и гетеротопных форм; 4) полидоминантности; 5) краевого эффекта; 6) количества структурообразующих форм.

В полных экотонах, в отличие от других типов маргинальных структур, возрастает роль совместно действующих факторов наземной и водной среды. Исследования экологической структуры маргинальных участков М.В. Ермохиным в переходной зоне вода-суша на примере р. Медведица в пределах Саратовской области показали, что не каждую маргинальную структуру или зону перекрывания биоценозов можно считать истинным экотонном в современном понимании этого термина, а только те, которые соответствуют вышеперечисленным критериям.

Очень близок к понятию «экотон» по своей универсальности появившийся в отечественной литературе в конце прошлого века англоязычный термин «ветланд». Термином ветланды («wetland» – сырая земля) обозначаются переходные местообитания на естественном профиле земной поверхности с градиентом увлажнения грунта, ограниченные умеренно увлажненными землями с одной стороны и постоянно обводненными глубоководными зонами водоемов и водотоков с другой [7]. Отмечая, что создателем всех ветландов является гидрорежим, а в качестве индикаторов или маркеров их границ выступает воздушно-водная растительность, В.Г. Папченков выделяет «нижнюю» и «верхнюю» границы ветландов. Обратим внимание, что автор, опираясь на многолетний опыт геоботанических исследований экосистем, связанных с сырыми, болотными и мелководными местообитаниями, не использует понятие «экотон», подчеркивая специфику ветландов по сравнению с наземными экотонами. Обе категории указывают на переходный характер местообитаний, однако термины «экотон» и «ветланд» неоднозначны по содержанию. «Экотон» – более широкое понятие, которое применяется к любым пограничным экосистемам, как к водным, так и наземным. Следует отметить, что ветланд, являясь более узким понятием по отношению к экотону, намного шире термина «болото», так как включает мелководья водоемов и водотоков, истоки рек, сырые заболоченные пойменные луга и леса, а также болота. Рассматривая ветланды как один из вариантов экотонов, применительно к прибрежно-водным экотонным системам, В.Г. Папченков предложил подробную экологическую типологию внутриконтинентальных переувлажненных земель (ветландов). На примере Среднего Поволжья автор классифицирует ветланды в системы, классы и типы, объединяя их в две надсистемы (прибрежные и внебереговые или болотные) и в три системы (речные, водоемов и болот). Каждая из систем включает несколько классов и подклассов, а они в свою очередь, набор типов ветландов, исходящих из конкретных условий обитания.

Экотоны образуют мировую сеть, более сложную, чем зонально-поясное деление биосферы. Географические

закономерности пространственной организации мировой сети экотонов еще недостаточно исследованы, но очевидно, что распространение и функционирование экотонных систем географически детерминировано и подчиняется давлению как зональных, так и некоторых универсальных экологических закономерностей.

Новым импульсом для исследований экотонов послужило включение наземно-водных границ в сферу особого научного интереса, благодаря их исключительному значению в функционировании обоих граничащих биоценозов и практической возможности для формирования качества воды. Познание закономерностей развития экотонов на границе «вода-суша» актуально в связи с антропогенной дестабилизацией (нарушением естественного режима, качества вод и сокращением биоразнообразия) и экологическими проблемами речных бассейнов. Научный интерес представляет выявление структурно-функциональных особенностей прибрежных экотонных экосистем (ПЭС). *Под ПЭС понимается ординационный ряд биоценологических образований между сопряженными экосистемами водоема и суши, которые, интегрируясь во времени и пространстве с абиотическими условиями среды, представляют собой новое системное качество с эмерджентными свойствами, не характерными для смежных экосистем.* Основными методологическими принципами изучения ЭС являются: 1) сопряженность, 2) системность, 3) динамичность, 4) разнообразие.

1. Критерием выделения экотонов в природе является не столько растительность, сколько *сопряженный контакт* смежных участков, испытывающих частое стрессовое воздействие экологических факторов на среду. В этих контактных зонах происходит вещественно-энергетический межэкосистемный обмен смежных территориальных единиц.

2. Для познания закономерностей изменений условий среды и реакции компонентов экосистем на эти изменения необходимо изучение ЭС, в зависимости от комплекса факторов с целью выявления ведущих и второстепенных. Проводя исследования вдоль градиента среды, мы получаем возможность изучать растительность и ландшафты как целостное образование (континуум) или «сцепление» *подсистем* в зависимости от физико-географических и экологических факторов в экосистемном ряду.

3. Наряду с интенсивностью вещественно-энергетического обмена важным признаком ЭС является *динамичность* среды. Она проявляется в разнообразии ландшафтных условий, наличии здесь специфических видов биоты, не свойственных смежным экосистемам и служащих индикаторами или маркерами границ экотона. При исследовании устойчивости и изменчивости среды большое значение приобретают динамические свойства каждого компонента экосистемы. Это подчеркивает необходимость изучения экотонных явлений различного генезиса (климатогенного, эдафогенного, фитогенного и др.).

4. Нестабильность среды определяет эволюцию разнообразия. При постоянно варьирующем от года к году климате с чередованием более благоприятных и менее благоприятных условий специализация в отношении к этим колебаниям становится главным фактором дифференциации экологических ниш. Показатели изменений видового и ценогического *разнообразия в экотонной зоне* можно использовать для оценки устойчивости экосистем к антропогенному воздействию, а также стадий их развития или деградации.

ПЭС на границе «вода-суша» включают наземные экосистемы в зоне подтопления (берег), увлажняемое побережье и часть литоральной зоны, объединяя эти элементарные экосистемы абиотическими потоками вещества, переносимыми преимущественно водой. Непосредственно в зоне контакта воды и суши формируются экосистемы переувлажненных земель, или вет-

ландов. В силу специфического положения для перечисленных экосистем характерны частые флуктуации факторов среды, связанные с сезонной динамикой уровня воды.

Как показал анализ многочисленных работ, комплексный подход к изучению экотонов различными исследователями ведет к полному и всестороннему познанию экотонных систем и интеграции научных достижений различных областей знаний в рамках экотональной экологии (рисунок 1). Ее задачами являются разработка критериев выделения экотонов; выявление их типологических особенностей; упорядочение данных о размерности, структуре, генезисе, функционировании и динамике разнообразных экотонных систем, географическом распространении и закономерностях их трансформации. Выполнение перечисленных задач базируется на таких фундаментальных науках, как геоботаника и ландшафтоведение. Достижения этих наук привели к накоплению большого фактического материала, анализ и обобщение которых входит в задачу синэкологии.

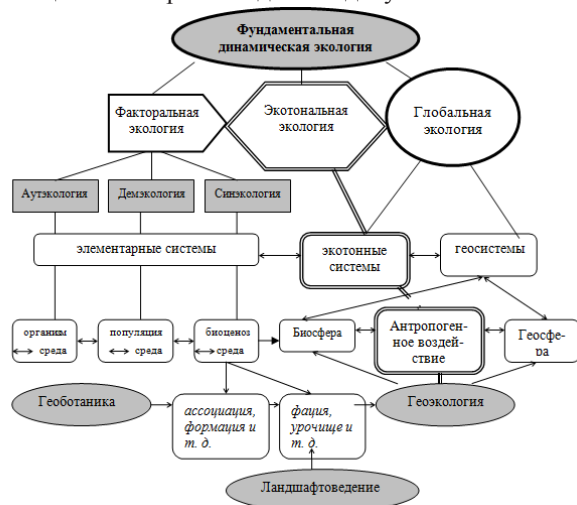


Рисунок 1. Экотональная экология в системе фундаментальных наук

Разработка критериев выделения экотонов разного уровня, в том числе прибрежно-водных, имеет важное теоретическое и прикладное значение. Результаты исследований современного состояния растительности и ландшафтов необходимо рассматривать с геоэкологических позиций взаимодействия геосферы и биосферы с учетом специфики деятельности человека при освоении природных ресурсов. В условиях антропогенной экотонизации биосферы изучение динамических процессов экотонов особенно актуально. Это позволит подойти к осознанию биосферной роли экотонов и к решению проблем научно обоснованного управления экотонными системами [6]. Все это позволяет согласиться с выделением в экологии,

наряду с факторальной, нового раздела – *экотональной экологии*.

Объектом исследования в этом случае являются маргинальные структуры, экотоны и экотонные экосистемы. В рамках экотональной экологии заслуживают внимания переходные системы на локальном, региональном (провинциальном), зональном и даже планетарном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Livingston B.E. The distribution of the upland societies of Kent County, Michigan. *Bot. Gas.*, 1903, 35:36.
2. Clements F.S. *Research Methods in Ecology*. Lincoln, Nebraska: Univ. Publ. Co., 1905. 334 p.
3. Clements F.E. Nature and structure of the climax. *Journ. Ecol.*, 1936. 25, P. 253–284.
4. Быков Б.А. *Экологический словарь*. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.
5. Уиттекер Р. *Сообщества и экосистемы*. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
6. Залетаев В.С. Актуальные проблемы изучения экотонов // *Экотоны в биосфере*. М.: Изд-во РАСХН, 1997 а. С. 5–10.
7. Papchencov V.G. On Wetlands and Their Classification: An Example from the Middle Volga Region // *МАИК «Наука/ Interperiodica»* 1999. P. 108–111.
8. Терминологический словарь по физической географии /Ф.Н. Мильков, А.В. Бережной, В.Б. Мохно, под ред. Ф.Н. Милькова. М.: Высшая школа, 1993. 287 с.
9. Ермохин М.В. *Экологическая структура маргинальных участков речных биоценозов в переходной зоне вода-суша*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2000. 18 с.
10. Залетаев В.С. Структурная организация экотонов в контексте управления // *Экотоны в биосфере*. М.: Изд-во РАСХН, 1997 б. С. 11–29.
11. Криволицкий Д.А. *Экотональная экология и выживание популяций животных в условиях радиоактивного загрязнения* // *Экотоны в биосфере*. М.: Изд-во РАСХН, 1997. С. 29–34.
12. Cowardin L.M., Carter V., Golet F.C., Laroe E.T. *Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States*. FWS3OBS-79/31. – Washington DC. 1979. 131 p.
13. Wilen B.O. The U.S. Fish and Wildlife Service's National Wetlands Inventers // *Biol. Rapt. US Dep. Inter. Frisch and Wildlife Serve*. 1990, № 18.
14. Jenik I. Ecotone and ecolcline: two questionable concepts in ecology // *Ecologia (CSFP)*, 1992, vol. 11, № 3, 243–250.
15. Kusler J.A., Mitsch W.J., Larson J.S. *Wetlands* // *Sic. Amer.* 1994. V.270. №1. P. 50–56.
16. Klementová E., Juracová M. // *Život. Prosted.* 2003. 37, № 4. С. 200–203.
17. Коломыц Э.Г. *Бореальный экотон и географическая зональность: атлас-монография*. – М.: Наука, 2005. – 390 с.

WHAT IS «ECOTONE»?

©2014

V.V. Solovyova, Doctor of biological sciences, professor of Department of Botany, General Biology, Ecology, Biological and Ecological Education
 Samara State Academy of Social Sciences and Humanities, Samara (Russia)

Annotation: The article traces the history of the concept «ecotone» and gives the modern scientific interpretation of ecotone. The author specifies the criteria for identifying ecotone, explains what ecotonal system is and dwells upon methodological principles of studying ecotonal ecosystems.

Keywords: ecotone; transition area; wetland; ecotonal ecosystem.