

УДК 911.2:574.9

МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЕЛЬТЫ АМУ-ДАРЬИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЯЮЩЕГОСЯ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА

© 2014 г. Г.Ю. Трофимова

Учреждение Российской академии наук Институт водных проблем РАН

Поступила в редакцию 02.12.2011

В статье представлены результаты исследования динамики структурных составляющих видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи – трав одно- и двулетних и трав многолетних – в условиях изменяющегося гидрологического режима 1947–1981 гг. Установлены механизмы конкуренции и сосуществования, обеспечившие постоянство разнообразия травянистых растений дельты, а также механизмы самоорганизации поддержания стабильности растительного покрова, действовавшие до начала Аральского кризиса.

Дельтовая равнина реки Аму-Дарьи до начала 1960-х гг. находилась в условно-естественном режиме существования. Ее обводнение было связано с естественными колебаниями гидрологического режима реки. Однако с середины 1950-х гг. в бассейне Аму-Дарьи началось масштабное преобразование природной среды. Для увеличения площадей орошаемых земель в верхнем и среднем течении реки Аму-Дарьи был построен Каракумский канал (1956 г.). Его протяженность к настоящему времени составляет 1.1 тыс. км, а величина расхода воды стала сравнима с аналогичными показателями других рек Центральной Азии. С 1958 г. начал действовать Вахшский магистральный канал, с 1962 г. – Аму-Бухарский канал, а с 1974 г. – Каршинский канал, по которому осуществляется переброска амударьинских вод в бассейн реки Кашкадарьи [1]. В бассейне реки Аму-Дарьи быстрыми темпами осуществлялось строительство коллекторно-дренажных сетей.

Для регулирования стока Аму-Дарьи были построены Тахиаташский (1974 г.) и Туямуюнский (1982 г.) гидроузлы и созданы 35 водохранилищ [2]. В результате быстрого роста безвозвратных изъятий стока в бассейне Аму-Дарьи его поступление в низовья существенно сократилось. По данным 1932–1960 гг. сток в створе у кишл. Саманбай (Чатлы), расположенного в вершине дельты, составил в среднем 61% от притока из зоны формирования, а по данным 1961–1988 гг. – всего 28% [11].

Дельтовая равнина Аму-Дарьи относится к области древнего природного соленакопления. Ежегодные разливы речных вод, обычные ранее, на обширном равнинном пространстве в условиях жаркого пустынного климата при малом количестве осадков способствовали естественному увеличению запасов солей в почвогрунтах. Однако с уменьшением величины стока, поступающего в дельту Аму-Дарьи через створ Саманбай, существенно ухудшилось и качество речных вод. С начала 1960-х и до конца 1980-х гг. здесь наблюдалось устойчивое увеличение среднегодовых значений минерализации речных вод, максимальные значения которых были отмечены в 1980-х гг., а именно: в 1982 г. – 1.864 г/л; 1986 г. – 1.505 г/л; 1989 г. – 1.525 г/л [33].

В результате резкого сокращения поступления речного стока в дельту и повышения минерализации речных вод изменились влажность и солевой режим почв, произошла деформация и деградация растительности, возникли нарушения и в других составляющих экосистемы дельты Аму-Дарьи.

Цель данного исследования – выявить механизмы, обеспечившие сохранение структурно-функциональной организации видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи и стабильность структурных составляющих видового богатства в условиях быстротекающих кризисных явлений в дельте на протяжении 1944–1981 гг. до начала активной фазы Аральского кризиса.

В качестве ведущих экологических факторов рассматриваются водный фактор и засоление. Их действие проявлялось на территории так называемой современной или “живой” дельты Аму-Дарьи. Все используемые в данном исследовании литературные данные и данные из фондовых материалов относятся именно к этой части Приаральской дельты. Это позволяет нам считать, что “массив выявления данных по флоре ... сопоставим с масштабом, на котором проявляется действие факторов среды” [23]. Сама флора при этом рассматривается как система “исторически сложившейся, экологически обусловленной совокупности видов” [41].

Для изучения структуры флоры травянистых растений экосистемы дельты Аму-Дарьи был применен исследовательский принцип “чёрного ящика” [30]. Это означает, что наблюдается информация на входе экосистемы (средний сток и его минерализация) и информация на выходе (видовой состав травянистых растений дельты Аму-Дарьи). Задача наблюдателя сводится к нахождению связей структуры флоры и внешних экологических факторов. При таком подходе экосистема изучается “в полном смысле слова – как единое целое, внутренние взаимодействия при этом не нарушаются” [40].

Корректность полученных в данном исследовании результатов гарантирована существованием неизменного на протяжении 1944–1981 гг. структурного инварианта видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи [29–30, 34].

Материал и методы. Современная дельта Аму-Дарьи занимает лишь часть Приаральской дельты, которая, в свою очередь, также является частью аллювиальной равнины, сформированной в процессе многократных изменений направления русла реки [28]. Именно этой части дельты соответствует естественная гидрографическая сеть и природный режим. Как указывают М.М. Рогов и др. [28], современная дельта Аму-Дарьи начинается на юге у теснины Тахиаташ в районе нынешнего Тахиаташского гидроузла, а на севере граничит с южным берегом Аральского моря. На правобережье граница дельты проходит вдоль западной периферии орошаемого массива канала Кызкеткен к восточной оконечности останцово-возвышенности Кусканатау, а затем – на северо-восток к устью рукава Казах-Дарья. На левобережье граница дельты проходит вдоль правого берега магистрального ирригационного канала им. Ленина до Кунграда, далее – по каналу им. Орджоникидзе и выходит вдоль южного побережья оз. Судочье к чинку плато Устюрт. В описанных

границах площадь территории дельты Аму-Дарьи по состоянию на середину 1965 г. составляла около 9000 км².

Схема территории дельты Аму-Дарьи по состоянию на 1944 г. приведена в работе В.Л. Шульца [39], по состоянию на 1965 г. – в работе М.М. Рогова и др. [28], карты территории дельты по состоянию на 1978 г. и 1988 г. приведены в работе В.И. Кравцовой и П.Р. Реймова [19].

На основе анализа гидрологических данных 1944–1989 гг. из открытых научных публикаций [12–14] по гидропостам, расположенным в низовьях Аму-Дарьи (кишл. Саманбай (Чатлы) и Кызылджар, аул Темирбай (Инженерузяк)), автором была выделена последовательность **временных** периодов (1944–1960, 1961–1970, 1971–1977, 1978–1981, 1982–1989 гг.) [32], которой соответствует убывающая последовательность средних значений речного стока, поступавшего в дельту через створ Саманбай (табл. 1).

Таблица 1. Динамика показателей среднего стока с 1944 по 1989 г.

№ п/п	Период (гг.)	Средний сток (км ³ /год)
1	1944–1960	45.6
2	1961–1970	36.1
3	1971–1977	18.5
4	1978–1981	12.3
5	1982–1989	5.0

При выделении периодов учитывались как стабильность поступления водных масс в дельту и направленность тренда на протяжении всего периода, так и обобщенный анализ состояний почвенного и растительного покровов дельты по литературным источникам [3, 5–8, 10, 16, 17, 22, 24, 26, 27, 31, 36, 43]. Таким образом, каждому временному периоду соответствовало определенное состояние экосистемы дельты Аму-Дарьи. Подробная характеристика каждого периода по гидрологическим и флористическим параметрам приведена в [32].

Каждый период был рассмотрен как зона нормальной жизнедеятельности (зона оптимума) для некоторого конечного набора видов травянистых растений из 265 видов, зафиксированных в дельте Аму-Дарьи в рассматриваемый период. Флористический список был составлен на основе обработки данных из опубликованных геоботанических описаний Н.И. Акжигитовой А.А. Ашировой, А. Бахиева, О.Н. Бондаренко, К.Н. Бутова,

Р.С. Верник, Б. Жолыбекова, А.Д. Ли, З.А. Майлун, В.У. Макарчук, Г. Менияхметова, И.Ф. Момотова и М. Таджитдинова. Использовались также данные из геоботанических описаний, полученных в ходе полевых исследований, проводившихся в дельте Аму-Дарьи сотрудниками и аспирантами Лаборатории динамики наземных экосистем под влиянием водного фактора Института водных проблем РАН Н.М. Новиковой (1979 г. и 1985 г.), Ж.В. Кузьминой и С.Е. Трещиным (1985 г.) [43].

Основу флористического списка дельты Аму-Дарьи составляют травянистые растения (79%). Наиболее часто встречаемыми травянистыми растениями являются тростник обыкновенный (*Phragmites australis*); прибрежница солончаковая (*Aeluropus littoralis*); верблюжья колючка обыкновенная (*Alhagi pseudalhagi*); карелиния каспийская (*Karelinia caspia*); солодка голая (*Glycyrrhiza glabra* L.) (табл. 2).

Структура флоры дельты Аму-Дарьи представлена травами одно- и двулетними (38%) и травами

многолетними (41%) в соответствии с упрощенной системой жизненных форм, которая наиболее часто используется при анализе растительного покрова Каракалпакии и низовьев Аму-Дарьи. Структурные составляющие видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи каждого периода связаны между собой формулой [34]:

$$\frac{\max(H_1, H_2)}{\min(H_1, H_2)} \approx 1.5,$$

где H_1 – число видов одно- и двулетних травянистых растений в периоде, а H_2 – число видов многолетних травянистых растений в этом же периоде.

Данная формула является структурным инвариантом видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи и не зависит от числа видов трав в экосистеме дельты разных периодов и тем более от обилия каждого вида. Из формулы следует, что в структуре видового состава травянистых растений разных периодов поочередно доминировали по числу видов разные составляющие

Таблица 2. Представленность флоры травянистых растений дельты Аму-Дарьи 1947–1989 гг. по степени приспособленности видов к существованию в условиях повышенной концентрации солей

№ п/п	Наименование групп	Число видов в группе	Виды, наиболее часто встречаемые в дельте Аму-Дарьи	Частота встреч вида, %
1.	Травянистые галофиты	76	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. <i>Aeluropus littoralis</i> (Gouan) Parl. <i>Alhagi pseudalhagi</i> (Bieb.) Fisch. <i>Karelinia caspia</i> (Pall.) Less. <i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	47.2 38.4 35.4 29.5 21.6
2.	Солеустойчивые эфемеры и эфемероиды	26	<i>Senecio subdentatus</i> Ledeb. <i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski <i>Carex physodes</i> Bieb. <i>Tetracme recurvata</i> Bunge <i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. & Spach	8.5 3.1 2.8 2.4 2.3
3.	Солеустойчивые и солевывносильные растения	52	Солеустойчивые растения: <i>Calamagrostis dubia</i> Bunge <i>Sonchus asper</i> (L.) Hill <i>Dodartia orientalis</i> L. <i>Lepidium obtusum</i> Basin. Солевывносильные растения: <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Trachomitum scabrum</i> (Russan.) Pobed. <i>Stipagrostis pennata</i> (Trin.) de Winter <i>Acroptilon repens</i> (L.) DC.	13.2 7.8 4.6 3.6 10.4 4.7 3.6 2.8
4.	Гликофитные растения	53	<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers. <i>Heliotropium argusoides</i> Kar. & Kir. <i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort. <i>Argusia sogdiana</i> (Bunge) Czer.	2.0 2.0 1.5 1.5

щие. Например, в структуре видового богатства травянистых растений в 1947–1960, 1978–1981 и 1982–1989 гг. число видов трав одно- и двулетних в 1.5 раза превышало число видов трав многолетних. В 1961–1970 и 1971–1977 гг. число видов трав многолетних в 1.5 раза превышало число одно- и двулетних видов трав. Смена доминирующих по числу видов групп травянистых растений дельты Аму-Дарьи в разные периоды происходила скачкообразно [34].

Существование инварианта в составе флоры, с одной стороны, свидетельствует об устойчивости видового разнообразия травянистых растений экосистемы дельты Аму-Дарьи на протяжении рассматриваемого периода. С другой стороны, изменения числа видов трав одно- и двулетних H_1 и числа видов трав многолетних H_2 по разным периодам представляют собой противофазные колебания [34], что противоречит закону конгруэнтного притяжения Г.Е. Михайловского [21], который гласит, что "...система, взаимодействие в которой сводится лишь к отталкиванию (принцип конкурентного исключения Гаузе) не может быть устойчивой и обречена на гибель. Для ее стабилизации должны существовать и противоположные силы (принцип сосуществования)".

Покажем, что противофазные колебания между видовым богатством одно- и двулетних травянистых растений и видовым богатством многолетних травянистых растений можно разложить в сумму конкурентных колебаний и колебаний сосуществования между структурными составляющими видового богатства травянистых растений другого уровня организации.

Для этого на основе сведений об экологии видов из научных публикаций [3, 4, 9, 18, 42], справочников [15, 38] и информации, имеющейся в эколого-географической базе данных Южного Приаралья [35], флористический список дельты Аму-Дарьи 1947–1989 гг. был классифицирован по степени приспособленности травянистых видов к существованию в условиях повышенной концентрации солей. В результате были выделены четыре группы видов и определен видовой состав каждой группы (табл. 2).

К первой группе были отнесены травянистые галофиты – специфические обитатели засоленных почв, способные использовать концентрированный почвенный раствор [3]. В процессе исторического развития у растений этой группы, как отмечает А.А. Шахов [37], возникли и сформировались наследственные свойства и приспособления к высокому содержанию солей в почве. Некоторые из галофитов в процессе историческо-

го развития приспособились накапливать соли в своих тканях, другие – локализовывать соли в специальных структурных приспособлениях, а третьи – выделять соли наружу [3, 4, 9, 37].

Группа солеустойчивых эфемеров и эфемероидов, не являющихся галофитами, не столь многочисленна как предыдущая (табл. 2). Как указывает Н.И. Акжигитова [4], эфемерово-эфемероидная растительность в равнинной части Средней Азии встречается в сходных с галофильной растительностью топографических условиях. При этом ряд эфемеров встречается в сообществах галофитов. В процессе исторического развития эфемеры приспособились к длительному воздействию минерализованных почвенных растворов и приобрели некоторые особенности, характерные для галофитов: слегка мясистую структуру листьев; более удлиненный период вегетации. В отличие от галофитов, большая часть которых является растениями весенне-летне-осенней вегетации, у эфемеров и эфемероидов цикл развития приурочен к влажному и прохладному периоду года – осенне-весеннему, отчасти зимнему.

К третьей группе были отнесены солеустойчивые растения, не являющиеся травянистыми галофитами, солеустойчивыми эфемерами или эфемероидами, а также солевывносливые растения. Солеустойчивые растения по А.А. Шахову [37] – это растения, уже приспособившиеся к засолению, а солевывносливые растения – это растения, приспособляющиеся к засолению. Следовательно, и те и другие также обладают некоторой способностью к существованию в условиях повышенной концентрации солей [37].

Остальные виды трав, не вошедшие в первые три группы, образовали четвертую группу – группу видов гликофитных травянистых растений.

Для каждой группы по каждому выделенному периоду были определены значения структурных составляющих: число одно- и двулетних видов трав и число многолетних видов трав. Сравнительный анализ полученных данных позволил установить, что:

1. В структуре видового разнообразия группы травянистых галофитов, солеустойчивых эфемеров и эфемероидов каждого периода число многолетних видов трав меньше числа видов одно- и двулетних трав.
2. В структуре видового разнообразия группы солеустойчивых, солевывносливых гликофитных растений каждого периода число видов трав одно- и двулетних меньше числа видов трав многолетних.

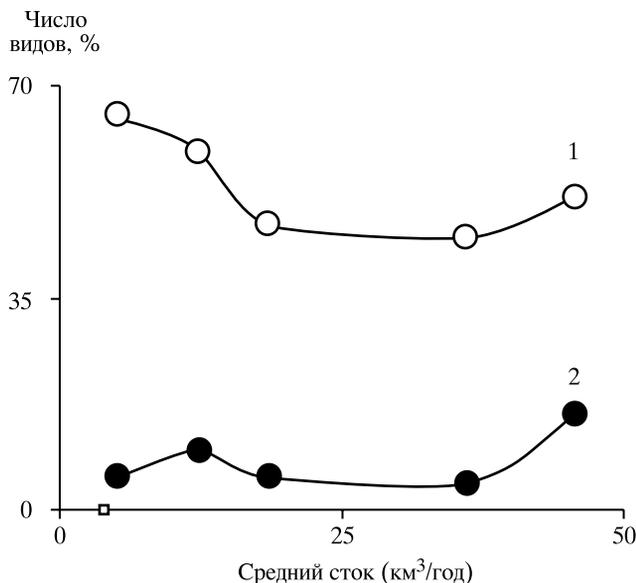


Рис. 1. Графики зависимостей видового богатства группы травянистых галофитов (1), солеустойчивых эфемеров и эфемероидов (2) от стока по данным 1944–1989 гг.

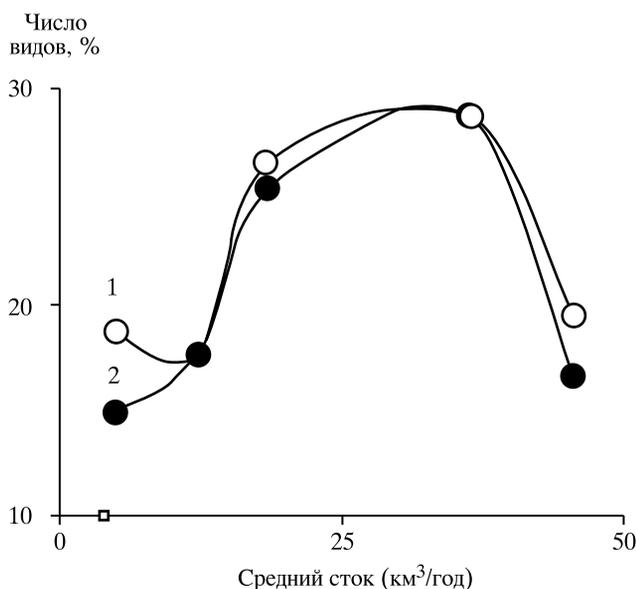


Рис. 2. Графики зависимостей видового богатства (1) солеустойчивых, солевых и (2) гликофитных травянистых растений от стока по данным 1944–1989 гг.

временным периодам демонстрируют синхронные колебания (рис. 2), за исключением периода 1982–1989 гг.

На основании сходства структур видового богатства и динамики видового богатства по разным периодам объединим в одну группу травянистые галофиты, солеустойчивые эфемеры и эфемероиды, характерные для каждого периода, которую обозначим через M_1 . Обозначим через M_2 группу остальных видов трав, включающую в себя группы солеустойчивых, солевых гликофитных травянистых растений, свойственные в каждом временном периоде.

В группах M_1 и M_2 каждого периода снова были определены значения структурных составляющих. Число видов одно- и двулетних трав в этих группах обозначим через $H_1(M_i)$, $i = 1, 2$, а число видов многолетних трав обозначим через $H_2(M_i)$, $i = 1, 2$. Тогда число видов одно- и двулетних трав в структуре видового богатства травянистых растений каждого периода можно выразить соотношением $H_1 = H_1(M_1) + H_1(M_2)$, а число видов многолетних трав соотношением $H_2 = H_2(M_1) + H_2(M_2)$.

При сравнительном анализе значений H_1 и H_2 , составляющих видовое богатство травянистых растений дельты Аму-Дарьи в периоде, со значениями $H_1(M_1)$ и $H_2(M_2)$ в этом же периоде было установлено:

1. Если в периоде $H_1(M_1) > H_2(M_2)$, то в этом периоде $H_1 > H_2$ и наоборот, за исключением периода 1982–1989 гг.

2. Если в периоде $H_2(M_2) > H_1(M_1)$, то в этом периоде $H_2 > H_1$ и наоборот, за исключением периода 1982–1989 гг.

Это означает, что смена доминирующей по числу видов в составе флоры травянистых растений дельты Аму-Дарьи разных периодов зависит лишь от значений, которые принимают в периоде $H_1(M_1)$ и $H_2(M_2)$. Динамика видового богатства одно- и двулетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров, эфемероидов и многолетних травянистых растений из группы остальных видов трав представлена на рис. 3 в виде конкурентных колебаний.

Значения $H_1(M_2)$ и $H_2(M_1)$ не оказывают влияния на смену доминирующей по числу видов в составе флоры травянистых растений, однако именно они обеспечивают стабилизацию численного значения 1.5 в формуле структурного инварианта. Действительно, доминирующая по числу видов составляющая H_j , $j = 1, 2$ в структуре видового богатства травянистых растений

3. Кривые зависимостей видового богатства травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов по разным периодам демонстрируют синхронные колебания (рис. 1), за исключением периода 1982–1989 гг.

4. Кривые зависимостей видового богатства группы солеустойчивых и солевых растений и гликофитных растений по разным

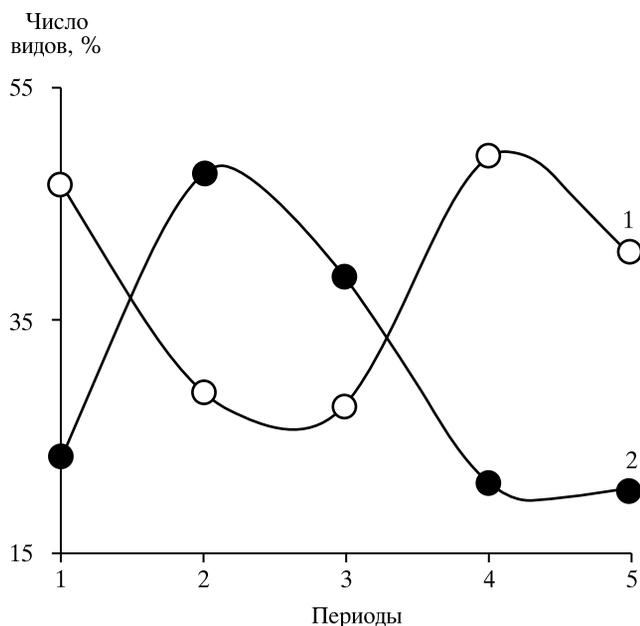


Рис. 3. Динамика видового богатства одно- и двулетних травянистых растений группы M_1 и видового богатства многолетних травянистых растений группы M_2 по данным 1947–1989 гг.: 1 – $H_1(M_1)$; 2 – $H_2(M_2)$.

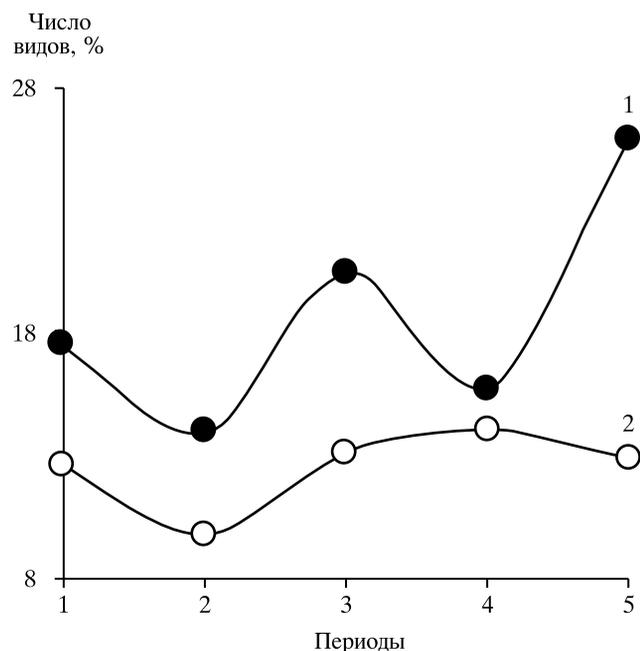


Рис. 4. Динамика видового богатства многолетних травянистых растений группы M_1 и видового богатства одно- и двулетних травянистых растений группы M_2 по данным 1947–1989 гг.: 1 – $H_2(M_1)$; 2 – $H_1(M_2)$.

дельты Аму-Дарьи в периоде однозначно определяет и доминирующую составляющую $H_j(M_j)$, $j = 1, 2$ в этом же периоде и наоборот. Значение отношения $\frac{\max(H_1, H_2)}{\min(H_1, H_2)}$ остается постоянным в

разных периодах и равно 1.5, а значение отношения $\frac{\max\{H_1(M_1), H_2(M_2)\}}{\min\{H_1(M_1), H_2(M_2)\}}$ меняется от периода

к периоду. Следовательно, значения $H_1(M_2)$ и $H_2(M_1)$ обеспечивали стабилизацию численного значения 1.5 в формуле структурного инварианта на протяжении 1947–1981 гг. Динамика видового богатства многолетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов $H_2(M_1)$ и видового богатства одно- и двулетних травянистых растений группы остальных видов трав $H_1(M_2)$ до начала 1980-х гг. отражена на рис. 4 в виде колебаний сосуществования.

Далее исследуется относительная динамика структурных составляющих видового богатства травянистых растений разных уровней дельты Аму-Дарьи. За точку отсчета принимаются данные 1947–1960 гг. Изменения, не превышающие 10%, в данном исследовании будут считаться несущественными.

Изменения числа видов одно- и двулетних трав и многолетних трав в группах M_1 и M_2 по отношению к аналогичным показателям предыдущего периода представлены в табл. 3.

Относительная динамика структурных составляющих видового богатства травянистых растений другого уровня рассматривается на примере группы остальных видов трав M_2 . Для этого классифицируем виды группы M_2 каждого периода по степени их солеустойчивости. В результате классификации были выделены четыре подгруппы группы M_2 . К *первой подгруппе* были отнесены солеустойчивые травянистые растения сильно засоленных и умеренно засоленных почв, а к *второй подгруппе* – солеустойчивые травянистые растения слабозасоленных почв. *Третья подгруппа* была образована солевывносливыми и несолевывносливыми травянистыми растениями слабозасоленных почв [37]. В последнюю, *четвертую подгруппу* группы M_2 были включены абсолютно несолевывносливые виды травянистых растений. Классификация видов на подгруппы, справочная информация по которым у автора отсутствовала, была проведена на основе данных анализов почв и грунтовых вод под растительными сообществами дельты Аму-Дарьи, описания которых хранятся в базе данных [35]. Алгоритм выделения подгрупп, безусловно, является эвристическим.

Обозначим подгруппы через M_2^j , $j = 1, 2, 3, 4$ в соответствии с порядком их выделения. В каждой подгруппе каждого периода были определены число видов одно- и двулетних трав $H_1(M_2^j)$, $j = 1, 2, 3, 4$ и число видов многолетних трав $H_2(M_2^j)$,

Таблица 3. Относительная динамика структурных составляющих травянистой флоры разных уровней дельты Аму-Дарьи по отношению к аналогичным показателям предыдущего периода

Периоды	1961–1970	1971–1977	1978–1981	1982–1989
$H_1(M_1)$	–	–	+	–
$H_2(M_1)$	0	0	–	+
$H_1(M_2)$	0	0	–	–
$H_2(M_2)$	+	–	–	0
$H_1(M_2^1)$	–	+	–	0
$H_1(M_2^2)$	–	0	0	0
$H_1(M_2^3)$	+	–	+	–
$H_1(M_2^4)$	–	+	–	0
$H_2(M_2^1)$	+	–	–	+
$H_2(M_2^2)$	+	–	–	–
$H_2(M_2^3)$	+	–	–	+
$H_2(M_2^4)$	+	–	–	–

Примечание: (+) – положительные изменения, (–) – отрицательные изменения, (0) – отсутствие изменений.

$j = 1, 2, 3, 4$. Изменения значений $H_1(M_2^j)$ и $H_2(M_2^j)$, $j = 1, 2, 3, 4$ по отношению к аналогичным показателям предыдущего периода также представлены в табл. 3.

Результаты и их обсуждение. При исследовании динамики структурных составляющих видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи были выявлены механизмы конкуренции и сосуществования.

Действие механизма конкуренции проявилось в виде конкурентных колебаний между видовым богатством одно- и двулетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов $H_1(M_1)$ и видовым богатством многолетних травянистых растений из группы остальных видов трав $H_2(M_2)$ по разным периодам на протяжении 1947–1989 гг. (рис. 3). Это означает, что одно- и двулетние травянистые галофиты и солеустойчивые эфемеры и эфемероиды, с одной стороны, и многолетние травянистые растения из группы остальных видов трав, с другой стороны, конкурировали на территории дельты в условиях изменяющегося гидрологического режима, а изменение числа видов в этих группах по периодам лишь отражает эту конкуренцию в виде противофазных колебаний. В результате постепенно формируется видовой состав травянистых растений, соответствующих конкретным абиотическим условиям среды.

Рассмотрим в качестве примера изменения в видовом составе одно- и двулетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов по периодам убывания средних значений речного стока. Для каждого периода определим число видов растений, встреченных только в данном периоде; число видов растений, встреченных

в любых двух; в любых трех; в любых четырех периодах из пяти рассматриваемых в статье периодов, включая данный период; число видов растений, встреченных в геоботанических описаниях всех периодов. Видовое богатство одно- и двулетних травянистых растений группы M_1 каждого периода примем за 100%, тогда доля видов трав, встреченных только в данном периоде, постепенно снизилась с 33% в 1947–1960 гг. до 9% в 1982–1989 гг., а доля видов трав, встреченных в любых двух периодах из пяти, включая данный период, снизилась с 27% до 18%, соответственно. Доля видов трав, встреченных в любых трех периодах из пяти, включая данный период, а также в любых четырех периодах из пяти, включая данный период, наоборот, возросла от первого периода к последнему. И, наконец, доля видов, встреченных в геоботанических описаниях всех периодов, увеличилась с 13% в 1947–1960 гг. до 27% в 1982–1989 гг. Таким образом, ядро формирующегося видового состава одно- и двулетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов составили виды, зафиксированные во всех рассматриваемых периодах: *Atriplex tatarica*, *Bassia hyssopifolia*, *Climacoptera lanata*, *Lactuca tatarica*, *Salsola foliosa*, *Salsola paulsenii*. К списку следует добавить виды, встреченные не менее чем в любых трех или четырех периодах, а именно: *Ceratocarpus arenarius*, *Lappula semiglabra*, *Salsola nitraria*, *Senecio subdentatus*, *Salicornia europaea*, *Chenopodium rubrum*, *Climacoptera aralensis*, *Suaeda salsa* и др. Эти изменения происходили на фоне постепенного сокращения абсолютного числа видов одно- и двулетних травянистых растений группы M_1 по периодам.

В данном исследовании также было показано, что конкурентные колебания между числом видов одно- и двулетних трав группы M_1 и числом видов многолетних трав группы M_2 однозначно определяют противофазные колебания другого уровня, а именно между видовым богатством трав одно- и двулетних H_1 и видовым богатством трав многолетних H_2 по разным периодам в структуре видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи.

Действие механизма сосуществования проявилось в виде колебаний сосуществования (рис. 4) между видовым богатством одно- и двулетних травянистых растений группы остальных видов трав и видовым богатством многолетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов. Эти колебания отражают процесс самосохранения на протяжении рассматриваемых периодов видового состава одно- и двулетних травянистых растений из группы остальных видов трав и видового состава многолетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов, то есть видового состава травянистых растений текущего устойчивого состояния, соответствующего структурному инварианту.

Конкурентные колебания и колебания сосуществования между структурными составляющими группы травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов группы остальных видов трав обеспечили структурную устойчивость видового богатства травянистых растений экосистемы дельты Аму-Дарьи в условиях изменяющегося гидрологического режима на протяжении 1947–1981 гг. Это означает, что впервые для наземной экосистемы было подтверждено действие закона конгруэнтного притяжения, сформулированного Г.Е. Михайловским для водных экосистем [21].

Рассмотрим данные относительной динамики структурных составляющих видового богатства травянистых растений разных уровней по выделенным временным периодам.

Как следует из данных, представленных в табл. 3, видовое богатство многолетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов $H_2(M_1)$ и видовое богатство одно- и двулетних травянистых растений из группы остальных видов трав $H_1(M_2)$ не изменялись на протяжении 1947–1977 гг. Это означает, что эти структурные составляющие флоры дельты Аму-Дарьи сохранили число своих видов в изменяющихся условиях среды, то есть проявили стабильность. Суммарное число видов $H_2(M_1) + H_1(M_2)$ также оставалось стабильным на протяжении 1947–1977 гг. Следовательно, динамика видового богатства многолетних травянистых растений из

группы M_1 и динамика видового богатства одно- и двулетних травянистых растений из группы M_2 по разным периодам может быть представлена в виде слабых (в пределах 10%) синхронных колебаний или колебаний сосуществования на протяжении 1947–1977 гг.

Из данных, представленных в табл. 3, также следует, что существенные колебания числа видов по разным периодам были характерны для одно- и двулетних травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов $H_1(M_1)$ и многолетних травянистых растений из группы остальных видов трав $H_2(M_2)$. Это означает, что одно- и двулетние травянистые галофиты и солеустойчивые эфемеры и эфемероиды, а также многолетние травянистые растения из группы остальных видов трав оказались наиболее чувствительными к изменению ведущих экологических факторов на протяжении 1947–1981 гг.

Рассмотрим данные относительной динамики структурных составляющих в подгруппах M_2^j , $j = 1, 2, 3, 4$ группы остальных видов трав M_2 .

В видовом богатстве многолетних травянистых растений в подгруппах M_2^j , $j = 1, 2, 3, 4$ в 1961–1970 гг. были отмечены существенные и притом только положительные изменения. Они были вызваны сокращением поступления речного стока в дельту Аму-Дарьи на 20% по отношению к аналогичному показателю предыдущего периода. В результате число видов многолетних травянистых растений из группы остальных видов трав увеличилось в 2.4 раза, в то время как видовое богатство травянистых растений экосистемы дельты Аму-Дарьи этого периода увеличилось лишь в 1.2 раза по отношению к аналогичному показателю предыдущего периода. В 1971–1977 гг. и в 1978–1981 гг. при значительном сокращении поступления речного стока в дельту Аму-Дарьи в видовом богатстве многолетних травянистых растений в подгруппах M_2^j , $j = 1, 2, 3, 4$ были отмечены существенные и притом только отрицательные изменения. В результате число видов многолетних травянистых растений из группы остальных видов трав уменьшилось в 1.8 раза и в 2.7 раза соответственно, а видовое богатство травянистых растений экосистемы дельты Аму-Дарьи уменьшилось лишь в 1.5 раза по каждому периоду.

Синхронные колебания, зафиксированные среди видового богатства многолетних травянистых растений в подгруппах M_2^j , $j = 1, 2, 3, 4$, существенно усиливались в ответ на сокращение поступления водных масс в дельту Аму-Дарьи и увеличение их минерализации. Такая модель поведения числа видов многолетних травянистых растений была направлена на увеличение шансов

выживания всей экосистемы дельты Аму-Дарьи в неблагоприятных экологических условиях, т.е. на самосохранение [20] экосистемы дельты и видового богатства травянистых растений, в частности. Следовательно, многолетние травянистые растения из группы остальных видов трав являлись для экосистемы дельты Аму-Дарьи “расходным материалом”, запас которого был создан в 1961–1970 гг. и которым экосистема пожертвовала в первую очередь при неблагоприятных экологических условиях 1971–1977 и 1978–1981 гг.

В видовом богатстве одно- и двулетних травянистых растений в подгруппах M_2^j , $j = 1, 2, 3, 4$ по разным периодам были выявлены разнонаправленные изменения. Как указывалось выше, суммарное число видов одно- и двулетних травянистых растений $H_1(M_2)$ в этих периодах не изменялось, вплоть до 1978–1981 гг. (табл. 3). Следовательно, механизм поддержания стабильности видового богатства одно- и двулетних травянистых растений группы остальных видов трав $H_1(M_2)$ в условиях сокращения поступления речного стока в дельту Аму-Дарьи осуществлялся “посредством избыточности функциональных компонентов” [25]. Подчеркнем, что стабилизация числа многолетних видов травянистых растений группы травянистых галофитов и солеустойчивых эфемеров и эфемероидов $H_2(M_2)$ также обеспечивалась действием этого механизма.

Существенные количественные изменения в одних структурных составляющих видового богатства травянистых растений дельты Аму-Дарьи как отклик на возмущающее воздействие внешних факторов, а также их отсутствие в других структурных составляющих видового богатства травянистых растений по разным периодам указывают на управляемость флористической системы дельты с помощью механизма самосохранения и механизма поддержания стабильности.

Выявленные типы механизмов управления устойчивостью видового богатства травянистых растений позволили экосистеме дельты Аму-Дарьи успешно противостоять возмущающим факторам среды – водному фактору и фактору засоления в 1940–1970-х гг., до перехода Аральского кризиса в активную фазу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдиров Ч.А., Константинова Л.Г., Курбанбаев Е.К., Константинова Г.Г. Качество поверхностных вод низовьев Аму-Дарьи в условиях антропогенного преобразования пресноводного стока. Ташкент: ФАН, 1996. 112 с.
2. Авакян А.Б., Широков В.М. Рациональное использование и охрана водных ресурсов. Екатеринбург: Виктор, 1994. 320 с.
3. Акжигитова Н.И. Галофильная растительность – Halophyta // Растительный покров Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1973. С. 211–302.
4. Акжигитова Н.И. Галофильная растительность Средней Азии и ее индикационные свойства. Ташкент: ФАН, 1982. 192 с.
5. Аширова А.А. Растительность долины и дельты Амударьи и ее хозяйственное значение. Ашхабад: Ылым, 1971. Т. 1. 192 с.
6. Бахиев А. Экология и смена растительных сообществ низовьев Аму-Дарьи. Ташкент: ФАН, 1985. 192 с.
7. Бахиев А., Бутов К.Н., Таджитдинов М.Т. Динамика растительных сообществ юга Приаралья в связи с изменением гидрорежима Аральского моря. Ташкент: ФАН, 1977. 84 с.
8. Бахиев А., Новикова Н., Мамутов Н. Пастбища и сенокосы низовьев Амударьи. Нукус: Каракалпакстан, 1989. 68 с.
9. Быков Б.А. Основные особенности галофильной флоры и растительности Средней Азии и Казахстана // Изв. АН Каз.ССР. Сер. биол. Алма-Ата, 1981. № 1. С. 1–9.
10. Верник Р.С., Майлун З.А., Момотов И.Ф. Растительность низовьев Амударьи и пути ее рационального использования. Ташкент: Наука, 1964. 212 с.
11. Георгиевский В.Ю., Владимирова Т.И. Ресурсы поверхностных вод бассейна Амударьи и их изменения // Мониторинг природной среды в бассейне Аральского моря. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. С. 52–58.
12. Гидрологический ежегодник. Л.: Гидрометеиздат, 1951–1957. Вып. 1–4, 9; Ташкент, 1969, 1971–1973. Вып. 1–2; Душанбе, 1974–1979. Вып. 1–2.
13. Ежегодные данные о качестве поверхностных вод суши. Ташкент, 1989, 1990, 1991. Т. 4. Кн. 1.
14. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Душанбе, 1980; Л.: Гидрометеиздат, 1982, 1983; Ташкент, 1985, 1989, 1990; Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД, 1986–1990.
15. Ережепов С.Е. Флора Каракалпакии, её хозяйственная характеристика, использование и охрана. Ташкент: ФАН, 1978. 300 с.
16. Жоллыбеков Б. Изменение почвенного покрова приморской дельты Амударьи при аридизации. Нукус: Билим, 1991. 132 с.
17. Израэль Ю.А., Янин А.Л., Полад-заде П.А. и др. Современное состояние и предложения по кардинальному улучшению экологической и санитарно-эпидемиологической обстановки в районе Аральского моря и низовьев рек Амударьи и Сырдарьи // Гидрология и метеорология. 1988. № 9. С. 5–22.
18. Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: АН УзССР, 1961. Т. 1. 452 с.

19. *Кравцова В.И., Реймов П.Р.* Картографирование динамики гидрогенных экосистем Южного Приаралья по космическим снимкам // Вест. МГУ. Сер. геогр. 1994. № 2. С. 47–57.
20. *Малинецкий Г.Г., Потанов А.Б.* Нелинейная динамика и хаос. М.: КомКнига, 2009. 240 с.
21. *Михайловский Г.Е.* Описание и оценка состояний планктонных сообществ. М.: Наука, 1988. 214 с.
22. Мониторинг природной среды в бассейне Аральского моря / Под. ред. Израэля Ю.А., Анохина Ю.А. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. 216 с.
23. *Морозова О.В.* Таксономическое богатство Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М.: Наука, 2008. 328 с.
24. *Новикова Н.М.* Динамика экосистем дельтовых равнин Турана // Экосистемы речных пойм: структура, динамика, ресурсный потенциал, проблемы охраны. М.: РАСХН, 1997. С. 197–266.
25. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т.1. 328 с.
26. *Панкова Е.И., Айдаров И.П. и др.* Природное и антропогенное засоление почв бассейна Аральского моря (география, генезис, эволюция). М., 1996. 188 с.
27. *Рафиков А.И., Тетюхин Г.Ф.* Снижение уровня Аральского моря и изменение природных условий низовьев Аму-Дарьи. Ташкент, 1981. 200 с.
28. *Рогов М.М., Ходкин С.С., Ревина С.К.* Гидрология устьевой области Аму-Дарьи. Тр. гос. океанограф. ин-та. М.: Моск. отделение гидрометеоздата, 1968. Вып. 94. 268 с.
29. *Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 320 с.
30. *Сочава В.Б.* Теоретическая и прикладная география. Новосибирск: Наука, 2005. 288 с.
31. *Таджитдинов М., Мениахметов Г.* Тростник обыкновенный (*Phragmites communis* Trin.) и его использование в народном хозяйстве // Растительные ресурсы низовьев Амударьи. Ташкент: ФАН, 1967. С. 139–193.
32. *Трофимова Г.Ю.* Влияние речного стока Амударьи на количество кормовых видов в её дельте (1944–1989 гг.) // География и природные ресурсы. 2008. № 1. С. 169–174.
33. *Трофимова Г.Ю.* Изменение гидрохимического режима Амударьи в ее дельтовой части за последние 50 лет // Эколого-географические исследования в речных бассейнах. Воронеж, 2004. С. 166–169.
34. *Трофимова Г.Ю.* Структурные инварианты видового богатства растений // ДАН. 2009. Т. 26. № 3. С. 427–429.
35. *Трофимова Г.Ю.* Эколого-географическая база данных Южного Приаралья. М.: РАСХН, 2003. 60 с.
36. *Хакимов Ф.И.* Почвенно-мелиоративные условия опустынивающихся дельт. Пушино, 1989 г. 220 с.
37. *Шахов А.А.* Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с.
38. *Шербаев Б.Ш.* Флора и растительность Каракалпаккии. Нукус: Каракалпакстан, 1988. 304 с.
39. *Шульц В.Л.* Реки Средней Азии. Ленинград: ГИМИЗ, 1965. 692 с.
40. *Эшби У.Р.* Общая теория систем как новая научная дисциплина // Исследования по общей теории систем. М.: 1969. С. 125–142.
41. *Юрцев Б.А.* О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. III раб. сов. “По сравнительной флористике”. Кунгур, 1988. СПб.: Наука, 1994. С. 15–33.
42. *Novikova N.M.* Ecological basis for botanical diversity conservation within the Amudarya and Syrdarya river deltas // Sustainable Land Use in Deserts. Berlin: Springer, 2001. P. 84–94.
43. *Novikova N.M., Kust G.S., Kuzmina J.V., Trofimova G.Yu. et al.* Contemporary plant and soil cover changes in the Amu-Dar’ya and Syr-Dar’ya river deltas // Ecolog. res. and monitoring of the Aral Sea deltas. Paris: UNESCO, 1998. P. 55–80.

Mechanisms of structural stability of the richness of herb plants species under the conditions of the changing hydrological regime in the Amu-Darya delta in 1944–1989

G.Yu. Trofimova

Institute of Water Problems, Russian Academy of Sciences

The article presents some results of the research of the dynamics of structural components of the plant species richness in the Amu-Darya delta – annual and biennial herbs and perennial herbs – under the changing hydrological conditions of the territory. The competition mechanism and coexistence mechanism which have provided structural stability of the herb plants species richness of the Amu-Darya delta in 1947–1981 are defined. According to the results of the research of relative dynamics of structural components of the herb plants species richness in the Amu-Darya delta, we defined the mechanism of self-preservation and the mechanism of maintenance of stability working prior to the Aral Sea crisis.