

О КОНЦЕПЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ И ЕЕ РОЛИ В ПРАКТИКЕ КОНСТРУИРОВАНИЯ АДАПТИВНЫХ АРИДНЫХ ПАСТБИЩНЫХ АГРОЭКОСИСТЕМ*

З.Ш. ШАМСУТДИНОВ, В.М. КОСОЛАПОВ, Э.З. ШАМСУТДИНОВА,
М.В. БЛАГОРАЗУМОВА, Н.З. ШАМСУТДИНОВ

Концепция экологической ниши занимает центральное положение в современной экологии (Ю. Одум, 1975). Понятие экологической ниши в известной мере объясняет, каким образом различные виды могут нормально функционировать в конкретном экотопе. В контексте традиционной концепции экологической ниши сообщество можно представлять как обширное *n*-мерное гиперпространство, в пределах которого каждая видовая популяция эволюционирует в таком направлении, чтобы соответствовать своему положению в нем (G. Huthinson, 1957). В последние годы наряду с традиционной концепцией ниши появилась концепция нейтрализма, активно развиваемая S.P. Hubbell и его сторонниками (G. Bell, 2001; J. Whitfield, 2002). Согласно ей, виды сосуществуют благодаря сходству. Чтобы достичь стабильного сосуществования, надо быть максимально похожими по демографическим характеристикам, иметь сходную удельную скорость популяционного роста и скорость заселения освободившегося участка. Ряд авторов попытались объединить в рамках одной модели представления о нейтралистических и нишевых механизмах функционирования видов в сообществе (D. Gravel с соавт., 2006). В настоящее время экологи все чаще говорят о двух типах сообществ (А.М. Гиляров, 2010). Сообщества первого типа организованы в соответствии с принципом расхождения видов по разным экологическим нишам. Их существование возможно только потому, что различаются их ниши. Сообщества второго типа способны сосуществовать весьма долго, если экологически идентичны, то есть в расчете на одну особь у разных видов сохраняется одна и та же вероятность размножаться, вымирать, заселять свободные пространства. Предполагается, что если виды долго живут в одном и том же месте, то они уже по определению достаточно близки экологически. Излагаемый в статье экспериментальный материал о создании многовидовых многоярусных кустарниково-полукустарничково-травянистых пастбищных агроэкосистем в аридных условиях Центральной Азии укладывается в традиционную концепцию расхождения видов по разным экологическим нишам. Для формирования флористически и ценотически полночленных многовидовых пастбищных агроэкосистем использованы типичные для южных пустынь кормовые кустарники саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), солянка малолистная (*Aellenia subaphylla*); полукустарник терескен серый (*Eurotia ceratoides*); полукустарнички прутняк простертый (*Kochia prostrata*), солянка восточная (*Salsola orientalis*), камфорума Лессинга (*Camphorosma lessingii*), полынь развесистая (*Artemisia diffusa*); ксерофильные многолетние травы мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), осока толстостолбиковая (*Carex pachystylis*). Формирование многовидовых кустарниково-полукустарничково-травянистых пастбищных агрофитоценозов на основе зонально типичных доминантных видов кормовых растений обеспечивает ускоренное восстановление биоразнообразия и утраченной кормовой производительности на деградированных аридных пастбищных землях. Весенне-летние и осенне-зимние пастбищные агроэкосистемы, сформированные из растений с разными ритмами развития, типом корневой системы, степенью устойчивости к засухе и жаре, более долговечны и продуктивны, нежели природные пастбищные экосистемы пустынь Центрально-Азиатского региона. Многовидовые пастбищные агроэкосистемы также намного разнообразнее по составу кормовых растений, которые лучше поедаются и полнее удовлетворяют физиологическую потребность животных в питательных веществах.

Ключевые слова: природные пастбища, конструирование пастбищ, пастбищные агрофитоценозы, экологическая ниша.

Концепция экологической ниши занимает центральное положение в современной экологии (1). Она была сформулирована при попытке определить роль вида в сообществе (2). Экологическая ниша связывает растительные организмы, животных и мир микроорганизмов, формируя устойчиво функционирующее целое. Понятие экологической ниши в известной мере объясняет, каким образом различные виды могут нормально функционировать, совместно произрастая и используя водно-минеральные ресурсы в условиях конкретного экотопа. За последние 60 лет внимание

* Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты № 15-05-08025, 17-04-01035.

исследователей к концепции экологической ниши сильно возросло.

Цель настоящей статьи — обосновать перспективы конструирования высокопродуктивных самовозобновляющихся многовидовых пастбищных агроэкосистем в аридных районах Центральной Азии.

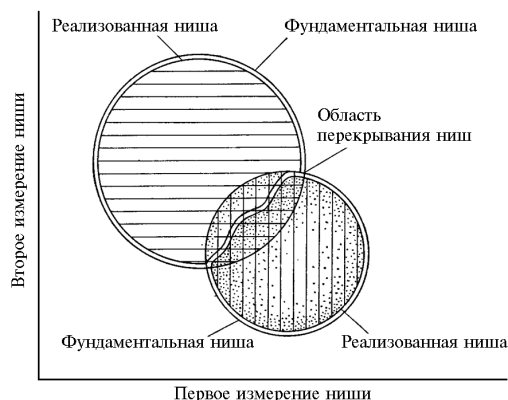


Рис. 1. Соотношение между реализованной и фундаментальной нишами для двух видов. Внешняя окружность ограничивает (в двух измерениях) области нишевого пространства, где потенциально способны существовать оба вида. При этом они вытесняют друг друга из части области перекрытия фундаментальных ниш. Реализованная ниша — реально занимаемый видом объем в соответствующем пространстве (7).

часть многомерного пространства, отдельные оси которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования. Нишу, имеющую n значимых измерений, описывают как n -мерное пространство, или гиперпространство, последовательно добавляя по одному измерению. G.E. Hutchinson ввел понятия фундаментальной ниши (охватывает все множество оптимальных условий, в которых вид может обитать в отсутствие конкуренции), и реализованной ниши (фактический комплекс условий, в которых вид обычно существует) (рис. 1). Реализованная ниша меньше или равна фундаментальной (3). Экологические ниши дискретны (фундаментальные ниши не перекрываются), а видовое богатство сообщества зависит от общего занимаемого им пространства и среднего размера каждой ниши. Экологическую нишу вида определяют с помощью функции использования одного из ресурсов (распределение активности вида) вдоль его градиента (7). Гиперпространство ниш одних видов включает в себя части гиперпространств других. Если перекрытие очень незначительно или ресурсы сверхобильны, то виды с перекрывающимися нишами могут сосуществовать в практически раздельных нишах. Если ниши перекрываются в большей степени и ресурсы в зоне перекрывания не в состоянии удовлетворить потребности особи, то более приспособленный вид будет ограничивать обилие менее приспособленного. В итоге в перекрывающихся частях возможно конкурентное исключение. В обширном n -мерном гиперпространстве, занимаемом сообществом, каждая видовая популяция эволюционирует, чтобы соответствовать своей части этого пространства. Ниша конкретного вида определяется его положением и реакцией на факторы гиперпространства сообщества (3).

В последние годы появились новые подходы к изучению структурной организации сообществ (8, 9). Серьезным импульсом послужила кон-

Термин «ниша» ввел J. Grinnell (цит. по 3) для обозначения самой малой единицы распространения вида, Ч. Элтон (4) определил ее как место организма в биотической среде. Предполагалось, что у редких видов экологические ниши не перекрываются. Э. Пианке (2) и Ю. Одум (1) развивали концепцию конкурентного исключения. По Г.Ф. Гаузе (5), экологическая ниша — пространство, которое два вида не могут занимать вместе в течение неограниченно долгого времени. По G.E. Hutchinson (6), при определении экологической ниши необходимо учитывать все физические, химические и биологические переменные среды. Экологическую нишу любого вида можно представить как

цепция нейтрализма, активно развиваемая S.P. Hubbell (10-12) и другими авторами (13, 14). S.P. Hubbell предложил гипотезу нейтральности, согласно которой разные виды деревьев сосуществуют благодаря сходству, а не различиям. Чтобы достичь стабильного сосуществования, растениям надо быть максимально похожими по демографическим характеристикам, иметь сходную удельную скорость популяционного роста и скорость заселения освободившегося участка. Концепция нейтрализма была разработана на примере дождевых лесов тропиков (о-в Барро-Колорадо, зона Панамского канала), где не существует заметного разделения экологических ниш между видами деревьев (15). Она допускает возможность сосуществования видов и не требует их обязательного расхождения по разным экологическим нишам. Виды, входящие в одно сообщество, могут обитать вместе благодаря схожести своих экологических свойств (16). При этом нейтральность проявляется не на уровне видов, а на уровне особей (13, 14). Согласно S.P. Hubbell (11), главный механизм поддержания высокого видового богатства тропических лесов — зависимость смертности проростков от плотности растений. По предположению ряда авторов, этот механизм может иметь место в лесах умеренного пояса (17, 18). I. Volkov с соавт. (19) подвели под модель Hubbell основательный математический фундамент. В то же время высказывалось мнение (20, 21), что нейтралистическая концепция приложима к частным случаям и не может претендовать на статус общей теории. Были попытки (23, 24) объединить представления о нейтралистических и нишевых механизмах функционирования видов в сообществах. Например, P.V. Adler с соавт. (24) предложили модель, связывающую концепцию нейтрализма с традиционными представлениями о нишевой структуре сообщества. В основу модели положена идея P. Chesson (25), который рассматривал нейтральность как крайний случай более общей теории, учитывающей прежде всего расхождение видов по разным нишам.

За последние два десятилетия показана роль экологических ниш в поддержании и сохранении биоразнообразия растительных сообществ (26), оптимизации популяционного и ценотического разнообразия (27), в сукцессии в лесных сообществах (28, 29). Концепцию экологических ниш использовали в фитоиндикации (30), при дифференциации экологических ниш травянистых растений в фитогенном поле пустынного древесного растения (31), для поддержания видового и внутривидового популяционного разнообразия видов рода *Artemisia* (32), в обосновании устойчивого развития аридного кормопроизводства (33), в изучении проблемы инвазионной экологии растений (34, 35), при оценке аллелопатических свойств заносных видов растений (36) и конкурентоспособности инвазионных видов (34), при оценке действия ценотического стресса на компоненты агрофитоценоза (37), а также исследовании популяционного разнообразия лесной куницы (38) и формирования морфологического разнообразия млекопитающих (39).

В экологии все чаще обсуждаются два типа сообществ (40). Первые организованы по принципу расхождения видов по разным экологическим нишам (*niche assembled communities*), вторые — в основном на расселении (*dispersal assembled communities*), вероятности попадания вида в конкретное место и дальнейшего выживания вне зависимости от сходства с ближайшими соседями. Предполагается, что если виды долго живут в одном и том же месте, то они по определению очень близки экологически.

Пример подхода, соответствующего традиционной концепции экологических ниш, — рассмотренное нами формирование пастбищных агроэкосистем на основе высева фитоценотически сбалансированных смесей

разных по экологии и биологии кормовых растений в условиях пустыни Карнабчуль. Он обеспечивает сукцессионное восстановление биоразнообразия и кормовой производительности пастбищных агроэкосистем на месте деградированных земель. Ранее (33, 41) мы экспериментально показали, что в этих условиях более полное освоение фундаментальной экологической ниши и ее ресурсов достигается при моделировании по типу естественных зональных биогеоценотических структур. Они состоят из смеси экологически и биологически различающихся кормовых кустарников, полукустарников, полукустарничков и трав. Взаимодействие видов, экотипов, сортов кормовых растений, подобранных с учетом зональных типов биогеоценозов (2), экобиологической и фитоценотической совместимости, как правило, дает синергидный эффект (41).

В использовании внешних ресурсов ниши Л.Г. Раменский (42) различал взаимодействия видов по типу дополнений. К.А. Куркин (43) развил принцип дифференциации экологических ниш по типам взаимодополняемости видов в процессе формирования узловых пастбищных экосистем. При конструировании пастбищных агроэкосистем в аридных районах Центральной Азии и России важное значение имеет флуктуационный тип. Чтобы поддержать оптимальную продуктивность таких пастбищ, необходимо выявить виды кормовых растений, произрастающие в разных условиях, но выполняющие одну и ту же функцию в пастбищных экосистемах и способные к взаимозамещению при изменении внешних условий.

Н.Т. Нечаева (44) указывает, что группы из разных видов пустынных осок (*Carex physodes*, *C. subphysoides*, *C. pachystylis*), произрастающих совместно в предгорной полупустыне Туркменистана, дают в разные годы сходную по качеству и количеству фитомассу. Такие сообщества построены по типу эколого-функциональных агрегаций близких видов, когда два и более вида выступают в ценозе как экологическая сумма видов, в которой выделяется тот представитель этого сообщества (вид), который более приспособлен к конкретному состоянию среды (45). Изменчивость среды вызывает отклик биоценотических структур. Для аридных территорий необходимо создавать многокомпонентные смеси кормовых растений по типу взаимозамещающих видов, стабилизирующих продуктивность пастбищных агроэкосистем. Так, на предгорных и подгорных равнинах Центральной Азии эффективны смеси прутняка простертого, солянки восточной, полыни развесистой с участием мятлика луковичного и эфемеров (46).

Сезонный тип взаимодополнения базируется на сочетании в пастбищных агроэкосистемах видов, экотипов, сортов кормовых растений с разными ритмами роста и развития (длительно вегетирующих, кратко вегетирующих, эфемерных феноритмотипов). К видам, вегетирующим в течение всего года или его большей части, можно отнести кормовые кустарники — саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), солянку Палецкого (*Salsola paletzkiana*), белый саксаул (*Haloxylon persicum*), солянку малолистную (*Aellenia subaphylla*), борджок (*Ephedra strobilacea*); полукустарнички — прутняка простертый (*Kochia prostrata*), солянку восточную (*Salsola orientalis*), камфоросму Лессинга (*Camphorosma lessingii*), солянку почечконосную (*Salsola gemmascens*); из однолетников — сочные солянки. Кратко вегетирующие виды кормовых растений, произрастающие весной и в начале лета, — астрагалы (*Astragalus*), джугун (*Calligonum*), сухие солянки, некоторые многолетние злаки, эфемероиды (*Poa bulbosa*) и эфемеры (*Bromus tectorum*, *Malcolmia grandiflora*, *Eremopyrum orientalis*, *Leptaleum filifolium* и др.).

Фенологическая разнородность видов дает длительное увеличение количества пастбищного корма. Примером достаточно высокой сезонной

продуктивности пастбищ в предгорных районах Центральной Азии может быть сочетание эфемероидов мятлики луковичного (*Poa bulbosa*) и осоки толстостолбиковой (*Carex pachystylis*), вегетирующих с февраля до начала мая, и однолетних солянок (*Climacoptera lanata*, *Gamanthus gamacarpus*, *Halmocnemis villosa*) с сезоном вегетации с мая до конца ноября (47).

Сукцессионный тип взаимодополняемости предполагает смену менее долголетних видов более долголетними, что обеспечивает быстрое достижение максимума продуктивности за счет менее долголетних видов. Целесообразно подбирать виды, высокопродуктивные и относительно устойчивые к комплексу абиотических стрессов. К видам, формирующим со 2-го года жизни достаточно высокий урожай кормовой массы в составе пастбищных агроэкосистем, относятся прутняк простертый, камфоросма Лессинга, солянка малолистная, солянка восточная. За 3-6 лет они наращивают кормовую массу, далее в течение 6-12 лет наступает плато в продуктивности, затем она постепенно снижается: сначала камфоросма Лессинга, затем прутняк простертый, солянка малолистная и солянка восточная уступают место саксаулу черному, солянке Палецкого, солянке Рихтера, эфедре шишконосной практически без изменения нижнего порога продуктивности агрофитоценоза (не менее 6-8 ц/га сухой кормовой массы). В сукцессионном замещении видов в долголетних пастбищных агроэкосистемах могут участвовать эфемеры и однолетние солянки.

Ярусная взаимодополняемость обеспечивает освоение разных экологических ниш и интенсификацию использования экологических ресурсов в аридных зонах Центральной Азии и России (47). При экологической реставрации деградированных агроландшафтов этот принцип реализуется при высеве смеси разных жизненных форм и видов кормовых растений. Экологически и биологически различающиеся виды дифференцируются в процессе формирования пастбищных экосистем по разным экологическим нишам и взаимодействуют между собой во времени и пространстве.

Функциональная дифференциация экологических ниш может сыграть значительную роль в определении продуктивности и устойчивости агроэкосистем, стать существенным резервом для восстановления и повышения продуктивности деградированных пастбищных земель. При конструировании пастбищных агроэкосистем на деградированных землях, как правило, используют кормовые кустарники и полукустарники, не способные создать устойчивую к выпасу дернину. Мялик луковичный и осока толстостолбиковая (или каждый из этих видов в отдельности) могут образовывать дернину, предотвращающую пастбищную дигрессию. Другим примером функционального дополнения служит утилизация ксерогалофильными кустарниками (саксаул черный) конденсационной влаги при полуторной и двойной максимальной гигроскопичности почвы.

До середины XX века преобладало мнение о невозможности восстановления биоразнообразия и кормовой производительности пустынных пастбищ, однако позднее такая технология была предложена (41, 46). Есть мнение, что все современные аридные экосистемы — это вторичные антропогенные образования (48). Под воздействием перевыпаса, выжигания, распашки они стали неполночленными в видовом и ценозическом отношении, их структура упростилась, ботанический состав травостоя стал беднее, заполнение биогоризонтов аридных сообществ снизилось. В таких сообществах экологические ниши остаются свободными, а ресурсы тепла, влаги и минерального питания используются не полностью. Поэтому их кормовая продуктивность всегда ниже по сравнению с флористически полночленными фитоценозами (49).

Флористическая и ценотическая неполноценность и наличие неиспользуемых экологических ниш в существующих эфемероидных и эфемероидно-полынных пастбищных экосистемах были показаны в наших предыдущих работах (33, 41). Эфемероидные осоково-мятликовые сообщества занимают небольшие экологические ниши (рис. 2, А), эфемероидно-полынные сообщества — несколько большие (см. рис. 2, Б). Эти природные фитоценозы довольствуются ресурсами, имеющимися в небольшом объеме воздушной и почвенной среды. Конструируемые многовидовые и многоярусные пастбищные агроэкосистемы, состоящие из зонально типичных кормовых кустарников, полукустарников и полукустарничков с проникающими глубоко в почву корнями, обеспечивают освоение новых экологических ниш и потребление запасов влаги и питательных элементов из значительно большего объема почвы (см. рис. 2, В).

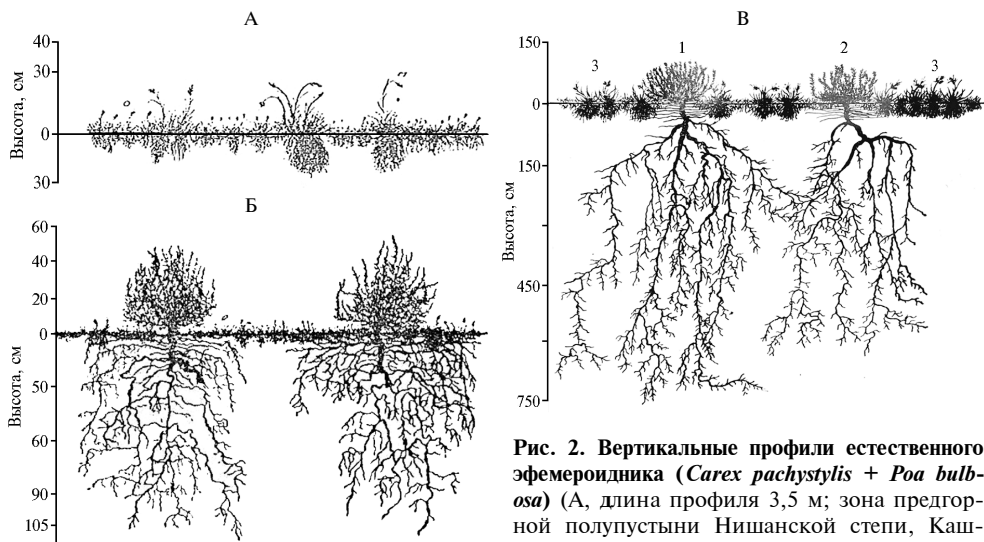


Рис. 2. Вертикальные профили естественного эфемероидника (*Carex pachystylis* + *Poa bulbosa*) (А, длина профиля 3,5 м; зона предгорной полупустыни Нишанской степи, Кашкардарьинская обл., Каршинский р-н), ассоциации эфемероидного полынного (*Artemisia diffusa* + *Carex pachystylis* + *Poa bulbosa*) (Б, длина

профиля 3 м; зона полынно-эфемеровой пустыни Карнабчуль, Самаркандская обл., Советобадский р-н) и весенне-летней полукустарничково-травянистой пастбищной агроэкосистемы в возрасте 8 лет (В, длина профиля 3,5 м; Самаркандская обл., Советобадский р-н): 1 — *Kochia prostrata*, 2 — *Camphorosma lessingii*, 3 — *Poa bulbosa*.

Для весенне-летних полукустарничково-травянистых пастбищных агроэкосистем в условиях южных пустынь мы использовали полукустарник терескен серый (*Eurotia ceratoides*), 25 % + полукустарнички прутняка простертый (*Kochia prostrata*), 30 % + камфоросма Лессинга (*Camphorosma lessingii*), 25 % + мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), 20 %. Пастбищная агроэкосистема, сформированная на месте нарушенных природных кормовых угодий в пустыне Карнабчуль, состояла из двух синузий. Первую представляли *Eurotia ceratoides*, *Kochia prostrata* и *Camphorosma lessingii*. Высота терескена серого в надземной сфере составляла 75-78, прутняка простертого — 70-75, камфоросмы — 57-60 см. На одном кусте терескена серого насчитывалось до 27 генеративных и до 38 вегетативных побегов, у прутняка простертого — соответственно до 24 и 41, длина генеративных побегов составляла 50-75, вегетативных — 10-24 см. У камфоросмы Лессинга число побегов было значительно меньше — 38-42, из них 9-11 генеративных (32-48 см), остальные вегетативные (5-12 см). В возрасте 6 лет у полукустарничков формировалась мощная, глубоко проникающая в почву корневая система. Корни у прутняка простертого проникали на глубину до 750 см, распро-

страняясь горизонтально до 355 см, у камфоросмы Лессинга — до 700 см (до 250 см по горизонтали) (см. рис. 2, В).

В составе полукустарничково-травянистой пастбищной агроэкосистемы синузию травянистых растений образовывали эфемероиды мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), осока толстостолбиковая (*Carex pachystylis*) и эфемеры кострец кровельный (*Bromus tectorum*), буасьера низкорослая (*Boissiera pumilio*) и пажитник крупноцветковый (*Trigonella grandiflora*). Высота надземной части синузии травянистых растений — 18–20 см. Корневая система мятлика луковичного, костреца кровельного и буасьеры низкорослой — мочковатая, проникает на глубину до 30 см (некоторые корешки — до 45 см). Мятлик луковичный и осока толстостолбиковая формировали плотную дернину. Основная часть корней синузии травянистых растений находилась в слое 0–20 см.

В возрасте 3 лет в весенне-летней прутняково-камфоросмовой пастбищной экосистеме появлялось большое количество эфемеров из семян, находившихся в почве и занесенных извне. Если в 1-й и 2-й годы жизни после посева прутняка простертого и камфоросмы Лессинга отмечали единичные экземпляры костреца кровельного, буасьеры низкорослой, то с 3-го года их обнаруживали в большом количестве. В составе экосистемы выявлено 17 видов эфемеров, представляющих 7 семейств. В основном были представлены злаковые (7–10 видов), крестоцветные (2–4 вида) и бобовые (2–4 вида). Основу травянистого яруса пастбищной агроэкосистемы составляли *Bromus tectorum*, *Boissiera pumilio*, *Poa bulbosa*, *Malcolmia turkestanica* и *Trigonella grandiflora* — ценные в кормовом отношении эфемероиды, эфемеры и др. (12–17 видов), встречающиеся в незначительном количестве.

Со 2–3-го года жизни и в последующие 6 лет в экосистеме увеличивалась кормовая продуктивность (рис. 3). Максимум приходился на 5–6-й годы. Резкое увеличение кормовой массы происходило со 2-го года жизни, когда пастбищная агроэкосистема рекомендуется к использованию.

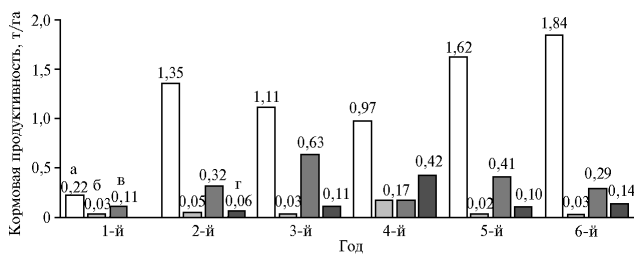


Рис. 3. Кормовая продуктивность весенне-летней полукустарничково-травянистой пастбищной экосистемы: а — прутняк простертый (*Kochia prostrata*), б — терескен серый (*Eurotia ceratoides*), в — камфоросма Лессинга (*Camphorosma lessingii*), г — мятлик луковичный (*Poa bulbosa*) (пустыня Карнабчуль, Самаркандская обл., Советобадский р-н, 2002–2007 годы).

Одна из особенностей весенне-летних пастбищных агроэкосистем — быстрое нарастание кормовой массы в весенний период. К середине апреля в зависимости от метеорологических условий пастбище накапливало от 0,50 до 0,65 т/га сухой кормовой массы (урожайность природных пастбищ к этому периоду в засушливые годы не превышала 0,01, в благоприятные по увлажнению — 0,3 т/га сухой массы). К середине мая экосистема накапливала от 50 до 80 % корма по отношению к общему урожаю в конце лета. Интенсивное формирование кормовой массы *Kochia prostrata* в основном отмечали до конца июня (60–80 %), затем оно замедлялось. У *Camphorosma lessingii* до середины лета (конец июня) кормовая масса нарастала медленно, затем заметно увеличивалась. Такое взаимодополнение обеспечивает равномерное распределение подножного корма в весен-

не-летних пастбищных экосистемах, полноценное и равномерное кормление животных в весенне-летний период.

В осенне-зимних кустарниково-травянистых пастбищных агроэкосистемах использовали кустарник саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), 15 % + полукустарник солянку малолистную (*Aellenia subaphylla*), 20 % + полукустарнички полынь развесистую (*Artemisia diffusa*), 35 % + солянку восточную (*Salsola orientalis*), 30 %. Сформированная агроэкосистема состояла из пяти синузий, различающихся в надземной и подземной сферах (рис. 4).

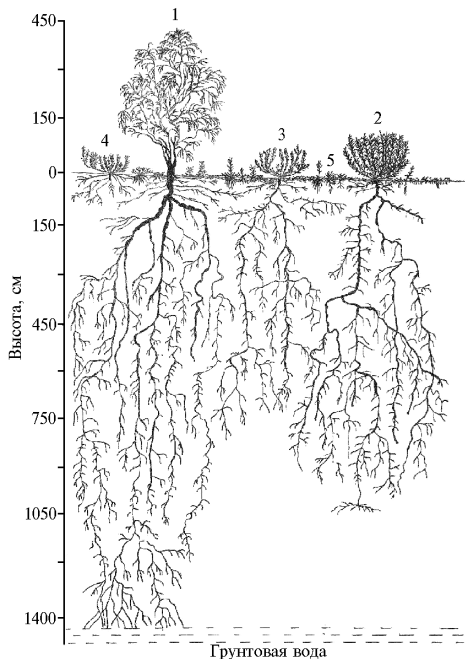


Рис. 4. Вертикальный профиль осенне-зимней пастбищной кустарниково-полукустарничково-травянистой экосистемы в возрасте 7 лет: 1 — *Haloxylon aphyllum*, 2 — *Halothamnus subaphylla*, 3 — *Salsola orientalis*, 4 — *Artemisia diffusa*, 5 — *Ephemeretum* (длина профиля — 4,5 м; пустыня Карнабчуль, Самаркандская обл., Советобадский р-н).

кустов 40-45 см. Глубина корневой системы полыни развесистой — до 110 см, размер в горизонтальном направлении — до 150 см. В пятой синузии доминировал эфемероид *Poa bulbosa*, эфемеры кострец кровельный (*Bromus tectorum*), четыре (*Malcolmia turkestanica*). Их высота — 20-25 см. Корни мятлика луковичного и кострца кровельного — мочковатые, образовывали плотный дерн на поверхности почвы (0-5 см). Основная часть корней (до 85 %) находилась в слое 0-15 см.

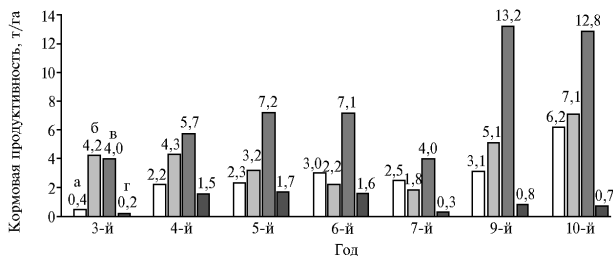


Рис. 5. Кормовая продуктивность пастбищной осенне-зимней кустарниково-полукустарничково-травянистой экосистемы: а — саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*), б — солянка малолистная (*Aellenia subaphylla*), в — солянка восточная (*Salsola orientalis*), г — полынь развесистая (*Artemisia diffusa*) (пустыня Карнабчуль, Самаркандская обл., Советобадский р-н, 2004-2011 годы).

Пастбищная агроэкосистема осенне-зимнего использования имела высокую и устойчивую кормовую продуктивность (рис. 5), которая уже через 3 года была в 2 раза выше, чем у естественных пустынных пастбищ (0,3 т/га). В пастбищных агроэкосистемах на основе типичных для пустыни Карнабчуль кустарников (саксаул черный, солянка малолетняя), полукустарничков (солянка восточная, полынь развесистая) с участием естественно произрастающего мятлика луковичного рост кормовой продуктивности продолжался до 9-10 лет. Максимальную продуктивность осенне-зимней пастбищной агроэкосистемы отмечали на 9-10-й годы жизни (2,2-2,6 т/га сухой массы). Доля кормовых растений в общей продукции агроэкосистемы зависела от вида и жизненной формы растений. Наибольший урожай давала *Salsola orientalis* (11,6-59,4 % подножного корма в зависимости от возраста растений и метеорологических условий года). Урожайность *Aellenia subaphylla* и *Artemisia halophila* значительно колебалась.

Если *Aellenia subaphylla* и *Salsola orientalis* способны быстро накапливать кормовую массу в первые годы жизни (2-4-й год), то у *Haloxylon aphyllum* это происходит значительно медленнее. В зависимости от возраста и метеорологических условий на *Haloxylon aphyllum* приходится от 3,6 до 28,1 % урожая пастбищной экосистемы. Присутствие полукустарничков (*Salsola orientalis*, *Artemisia halophila*) и полукустарников (*Aellenia subaphylla*) делает пастбищные угодья превосходными для выпаса овец в осенне-зимний период. В свою очередь, *Haloxylon aphyllum* не только служит им источником удовлетворительного корма осенью и зимой, но и укрывает от сильных ветров при низких зимних температурах.

Таким образом, современная концепция экологической ниши имеет важное значение для совершенствования теоретических основ и адаптивных методов конструирования флористически и ценотически полночленных пастбищных агроэкосистем в аридных областях Центральной Азии. На основе принципов ярусной, сезонной, сукцессионной, функциональной и флуктуационной дифференциации экологических ниш разработаны приемы ускоренной экологической реставрации нарушенных аридных пастбищных экосистем, обеспечивающие восстановление биоразнообразия и повышение кормовой производительности. Этот подход был реализован при высеве фитоценотически сбалансированных комбинаций семян зонально типичных доминантных видов — представителей природной флоры, экологически наиболее соответствующих физико-географическим особенностям аридных условий Центрально-Азиатского региона. Пастбищные полукустарничково-травянистые агроэкосистемы весенне-летнего назначения имеют высокую и устойчивую продуктивность, обеспечивают подножным кормом в течение всего периода и могут использоваться как выпасы для овец, мясного скота и верблюдов. Осенне-зимние агроэкосистемы состоят из кустарников, полукустарников, полукустарничков и трав, занимают разные экологические ниши в надземной и в подземной (эдафической) сфере, взаимно дополняют друг друга по важнейшим эколого-биологическим и хозяйственным характеристикам, эффективно используют ресурсы среды. Это позволяет восстановить биоразнообразие, повысить кормовую продуктивность низкопродуктивных и бесплодных земель, оптимизировать эколого-ценотическую среду в аридных областях Центрально-Азиатского региона, обеспечив тем самым устойчивое развитие пастбищного животноводства.

ABOUT THE CONCEPT OF ECOLOGICAL NICHE AND ITS ROLE IN DESIGN OF ADAPTIVE ARID PASTURE AGROECOSYSTEMS

Z.Sh. Shamsutdinov, V.M. Kosolapov, E.Z. Shamsutdinova, M.V. Blagorazumova,
N.Z. Shamsutdinov

Williams Federal Science Center for Fodder Production and Agroecology, Federal Agency of Scientific Organizations, korp. 1, ul. Nauchnii Gorodok, Lobnya, Moscow Province, 141055 Russia, e-mail aridland@mtu-net.ru (corresponding author), vniikormov@nm.ru, darplant@mtu-net.ru, nariman@vniigim.ru (✉ corresponding author)

ORCID:

Shamsutdinov Z.Sh. orcid.org/0000-0002-1377-457

Kosolapov V.M. orcid.org/0000-0002-5102-055X

Shamsutdinova E.Z. orcid.org/0000-0002-8519-9041

Blagorazumova M.V. orcid.org/0000-0001-6480-3783

Shamsutdinov N.Z. orcid.org/0000-0003-1430-7137

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by grant from Russian Foundation for Basic Research, projects № 15-05-08025, 17-04-01035

Received May 13, 2016

doi: 10.15389/agrobiology.2018.2.270eng

Abstract

The concept of ecological niche occupies the central position in modern ecology (Eu. Odum, 1975). The concept of ecological niche may to a certain extent explain how different species can normally function and produce, growing side by side with each other, and absorbing water and mineral resources within a certain ecotope. In the context of the traditional concept of ecological niche, the community can be imagined as extensive n -dimensional hyper space within which each specific population evolves in such direction to correspond to own part of this space (G. Huthinson, 1957). The niche is characterized by its position and the response to the factors within the hyperspace of this community. In recent years, along with the traditional concept of niche, there was a concept of neutralism which is actively developed by Stephen Hubbel and his supporters (G. Bell, 2001; J. Whitfield, 2002). According to this concept, species coexist thanks to similarity, but not distinctions, as a result of similarity on demographic characteristics, i.e. the similar specific speed of population growth and speed of settling of the released site. A number of authors have tried to unite within one model the neutralistic and niche mechanisms of functioning of species in community (D. Gravel et al., 2006). Now even more often ecologists speak about two types of communities (A.M. Gilyarov, 2010). Communities of the first type are organized according to the principle of a discrepancy of types on different ecological niches. Their existence is possible only because their niches are differing. Communities of the second type are organized and capable to coexist very long if are ecologically identical due to the same probability of an individual of different species to reproduce, die out, and occupy free spaces. It is supposed that if species long live in the same place, then they already are definitely rather close ecologically. We created multispecific, multi-tiered agroecosystems consisting of shrubs, semishrubs and grasses for arid conditions of Central Asia based on the traditional concept of a divergence of species in different ecological niches. For formation floristic and cenotic full-member multispecific pasture agroecosystems, we used fodder shrubs, typical for the southern deserts (*Haloxylon aphyllum*, *Aellenia subaphylla*), semi-shrubs (*Eurotia ceratoides*), draft semishrubs (*Kochia prostrata*, *Salsola orientalis*, *Camphorosma lessingii*, *Artemisia diffusa*), xerofitic perennial grasses (*Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*) as the members of typical zonal flora. Multispecific shrubs-semishrubs-grassy pasture agrophytocenosis which were formed using zonal dominant species of fodder plants provided for a rapid restoration of biodiversity and the fodder efficiency lost under land degradation. The spring-summer and autumn-winter pasture agroecosystems created from mix of fodder shrubs, semishrubs, draft semishrubs and perennial grasses with different rhythmic of development, different type of root system, different drought resistance and heat resistance are more durable and productive than natural pasture ecosystems of the Central Asian deserts. Along with ecological advantages, multispecific pasture agroecosystems are much more various on structures of forages, they are better eaten and more stoutly satisfy physiological needs of animals for nutrients.

Keywords: natural pastures, constructed pastures, pasture agrophytocenosis, ecological niche.

REFERENCES

1. Odum Yu. *Ekologiya [Ecology]*. Moscow, 1986 (in Russ.).

2. Pianka E. *Evolutsionnaya ekologiya* [Evolutionary ecology]. Moscow, 1981 (in Russ.).
3. Gilyarov A.M. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1978, 85(3): 431-446 (in Russ.).
4. Elton C.H. *Ekologiya nashestviya zivotnykh i rastenii* [Ecology of animal and plant invasion]. Moscow, 1960 (in Russ.).
5. Gauze G.F. *Zoologicheskii zhurnal*, 1935, 14(2): 243-270 (in Russ.).
6. Hutchinson G.E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957, 22: 415-427.
7. Soldbrig O., Soldbrig D. *Populyatsionnaya biologiya i evolyutsiya* [Population biology and evolution]. Moscow, 1982 (in Russ.).
8. McGill B.J. A renaissance in the study of abundance. *Science*, 2006, 314: 770-772 (doi: 10.1126/science.1134920).
9. McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J., Benecha H.K., Dornelas M., Enquist B.J., Green J.L., He F., Hurlbert A.H., Magurran A.E., Marquet P.A., Maurer B.A., Ostling A., Soykan C.U., Ugland K.I., White E.P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.*, 2007, 10: 995-1015 (doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x).
10. Hubbell S.P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton and Oxford, Princeton University Press, 2001.
11. Hubbell S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.*, 2005, 19: 166-172 (doi: 10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x).
12. Hubbell S.P., Foster R.B. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: *Community ecology*. J.M. Diamond, T.J. Case (eds.). Harper and Row, NY, 1986: 314-329.
13. Bell G. Neutral macroecology. *Science*, 2001, 293: 2413-2418 (doi: 10.1126/science.293.5539.2413).
14. Whitfield J. Ecology: neutrality versus the niche. *Nature*, 2002, 417: 480-481 (doi: 10.1038/417480a).
15. Ricklefs R.E. Naturalists, natural history, and the nature of biological diversity. *The American Naturalist*, 2012, 179(4): 423-435 (doi: 10.1086/664622).
16. Shipley B., Paine C.E.T., Baroloto C. Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology*, 2012, 93(4): 760-769 (doi: 10.1890/11-0944.1).
17. Hille Ris Lambers J.H., Clark J.S., Beckage B. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature*, 2002, 417, 6890: 732-735 (doi: 10.1038/nature00809).
18. ter Steege H., Zagt R. Density and diversity. *Nature*, 2002, 417, 6890: 698-699 (doi: 10.1038/417698a).
19. Volkov I., Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 2003, 424: 1035-1037 (doi: 10.1038/nature01883).
20. Adler P.B. Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationships in Kansas grasslands. *Ecology*, 2004, 85: 1265-1272 (doi: 10.1890/03-0602).
21. Harpole W.S., Tilman D. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecol. Lett.*, 2006, 9: 15-23 (doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00836.x).
22. Clark J.S. Beyond neutral science. *Trends Ecol. Evol.*, 2009, 24: 8-15 (doi: 10.1016/j.tree.2008.09.004).
23. Gravel D., Canham D., Beaudet M., Messier C. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.*, 2006, 9: 399-409 (doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x).
24. Adler P.B., Hille Ris Lambers J., Levine J.M. A niche for neutrality. *Ecol. Lett.*, 2007, 10: 95-104 (doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x).
25. Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 2000, 31: 343-366 (doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343).
26. Pavlov D.S., Striganova B.R., Bukvareva E.N., Dgebuadze Yu.Yu. *Vestnik RAN*, 2010, 80(2): 131-140 (in Russ.).
27. Bukvareva E.N., Aleshchenko G.M. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2012, 132(4): 337-353 (in Russ.).
28. Komarov A.S., Zubkova E.V. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2012, 7(1): 152-161 (in Russ.).
29. Zubkova E.V. *Dinamika raspredelenii ekologicheskikh nish rastenii pri suksessiyakh lesnykh soobshchestv. Avtorefat kandidatskoi. dissertatsii* [Dynamics of ecological niche distribution under succession in forest plant communities. PhD Thesis]. Kazan', 2013 (in Russ.).
30. Seledets V.P. *Botanicheskii zhurnal*, 2013, 98(1): 25-40 (in Russ.).
31. Shamsutdinov Z.Sh., Ubaidullaev Sh.R., Blagorazumova M.V., Shamsutdinova E.Z., Naiev B.N. *Aridnye ekosistemy*, 2013, 19(4/57): 5-13 (in Russ.).
32. Dorokhina L.N., Geguchadze E.S. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2006, 4: 36-37 (in Russ.).
33. Shamsutdinov Z.Sh., Shamsutdinova E.Z. L.G. Ramenskii theory about types of vital strategies and its importance for development of arid forage resources. *Agricultural Biology*, 2011, 2: 32-40.
34. Mack R.N. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol.*

- Appl.*, 2000, 10: 689-710 (doi: 10.1890/1051-0761(2000)010%5B0689:BICEGC%5D2.0.CO;2).
35. Jakobs G., Weber E., Edwards P.J. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distributions*, 2004, 10: 11-19 (doi: 10.1111/j.1472-4642.2004.00052.x).
 36. Callaway P.M., Aschchoug E.T. Invasive plant versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, 290: 521-523 (doi: 10.1126/science.290.5491.521).
 37. Chumanova N.N., Grebennikova V.V., Kondaurova I.G. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2015, 3(4/64): 116-120 (in Russ.).
 38. Puzachenko Yu.G., Zheltukhin A.S., Sandlerkii R.B. *Zhurnal obshchei biologii*, 2010, 71(6): 467-487 (in Russ.).
 39. Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N., Tumanov I.L. *Vestnik okhotovedeniya*, 2014, 11(2): 110-115 (in Russ.).
 40. Gilyarov A.I. *Zhurnal obshchei biologii*, 2010, 71(5): 386-401 (in Russ.).
 41. Shamsutdinov Z.Sh., Shamsutdinov N.Z. *Aridnye ekosistemy*, 2012, 18(3/52): 5-21 (in Russ.).
 42. Ramenskii A.G. *Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe obsledovanie zemel'* [Introduction to the complex soil-geobotanical survey of lands]. Moscow, 1938 (in Russ.).
 43. Kurkin K.A. *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1983, 8(4): 3-14 (in Russ.).
 44. Nechaeva N.T., Shamsutdinov Z.Sh. V sbornike: *Problemy antropogennoi dinamiki biogeotsenozov (Chteniya pamyati akademika V.N. Sukacheva)* [In: Anthropogenic dynamics of biocoenoses — V.N. Sukachev Memorial Readings]. Moscow, 1990: 31-53 (in Russ.).
 45. Zaletaev V.S. *Zhizn' v pustyne. Geografo-botanicheskie i ekologicheskie problem* [Life in the desert. Geographical and botanical and ecological aspects]. Moscow, 1976 (in Russ.).
 46. Shamsutdinov Z.Sh., Shamsutdinov N.Z. Biogeocenotic principles and methods of degraded pastures phytomelioration in Central Asia and Russia. In: *Prospects for saline agriculture*. Netherlands, 2002: 29-35.
 47. Shamsutdinov Z.Sh., Shamsutdinov N.Z. Halophytes utilization for biodiversity and productivity of degraded pastures restoration in arid region of Central Asia and Russia. In: *Biosaline agriculture and high salinity tolerance*. C. Abdelly, M. Öztürk, M. Ashraf, C. Grignon (eds.). Switzerland, Birkhauser Verlag, 2008: 293-240 (doi: 10.1007/978-3-7643-8554-5_21).
 48. Rodin L.E. Produktivnost' pustynnykh soobshchestv. V knige: *Resursy biosfery* [In: Biosphere resources. Iss. 1]. Leningrad, 1975, vypusk 1: 128-166 (in Russ.).
 49. Rabotnov T.A. *Fitotsenologiya* [Phytocenology]. Moscow, 1983 (in Russ.).