

УДК 57.055

ИЗМЕНЕНИЯ СООТНОШЕНИЯ РЕАЛИЗОВАННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ РАСТЕНИЙ В СООБЩЕСТВАХ ПРИ СУКЦЕССИИ

© 2009 Е.В. Зубкова

Учреждение Российской академии наук Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, старший научный сотрудник
Российская Федерация, Московская область, г. Пущино, ул. Институтская, д. 2.
Тел.: 8-4967-73-39-06, e-mail: elenazubkova@rambler.ru

С помощью экологических шкал растений показаны разные реакции сообществ растений на изменение факторов в процессе экологической сукцессии. Результаты получены с помощью программной системы специализированной обработки геоботанических описаний и могут быть использованы при разработке моделей динамики лесного напочвенного покрова.

Ключевые слова: экологические шкалы, моделирование, экологические факторы, увлажнение почвы, богатство почвы

ВВЕДЕНИЕ

Лесные сообщества – развивающиеся многовидовые многоярусные длительно существующие системы, состоящие из организмов, способных к росту, размножению и имеющие конечный срок жизни. Постепенное увеличение в почве содержания и изменение состава органических и неорганических веществ (в том числе по причине изменения физико-химических свойств почв), а также изменение режимов освещенности (как следствие роста и развития древесных видов и изменения ярусной структуры растительного сообщества) приводит к постепенному изменению ресурсной базы данного местообитания и, как следствие, к изменению видового состава данного местообитания. Это свойство растительных сообществ было названо Ф. Клементсом первичной сукцессией (Clements, 1916).

В качестве первоначальной конструкции для описания распределения ресурсов между видами в растительных сообществах была предложена теория ниш (Hutchinson, 1948). Г. Хатчинсон рассматривал каждую физическую, химическую, биотическую компоненты среды как некий градиент, вдоль которого у каждого организма есть свое значение оптимума и пессимума, таким образом, ниша может быть представлена как n -мерный гиперобъем, охватывающий полный диапазон условий, при котором организм может успешно воспроизводить себя. Варьирование состава растительности вдоль градиента среды является результатом различий требований видов к местообитаниям. Известно предположение Ю. Одум, что ранние сукцессионные виды имеют более широкие экологические ниши (Odum,

1969), однако для растений количественно это показано не было.

В настоящее время разрабатываются прогностные модели распределения состава сообществ в различных местообитаниях, которые базируются на предположении существования реакций (откликов) видов на градиенты факторов среды (например, Guisan, Zimmerman 2000, Austin et al. 2006). Более детально экологические отклики видов описываются непараметрическими регрессионными моделями, которые становятся популярным инструментом в экологическом моделировании, в основном в рамках генерализованной аддитивной модели (generalized additive models, GAMs: Yee, Minchin 1991; Guisan et al. 2002). Для видов с небольшой частотой встречаемости при недостаточном числе наблюдений и/или высокой вариации эмпирических данных невозможно смоделировать кривые экологических откликов видов только на основе фрагментарных эмпирических данных. Для построения кривых таких видов эмпирические данные необходимо дополнять информацией из экологических шкал (Раменский, 1956; Цыганов, 1983; Ellenberg, 1991). В этой работе будет рассмотрено применение шкал Д.Н.Цыганова для нескольких массивов геоботанических описаний (ГБО) в различных частях Европейской России для местообитаний, представляющих собой последовательные ряды лесных сукцессионных стадий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Шкалы устроены таким образом, что диапазон проявления каждого фактора среды описан в таблицах балловой шкалой. Каждый вид расте-

ния имеет диапазонную балловую характеристику, кодирующую, при каких условиях он встречается. Ширина диапазона встречаемости различна у разных видов растений одного сообщества. В данной работе будет рассмотрено только долю видов с узким диапазоном существования относительно пределов вариации фактора, которые будем называть стенобионтными (или в западной классификации специалистами).

По ширине диапазона на шкале фактора виды ГБО были поделены на две группы. Так как шкала увлажнения почв (Hd) описывает изменение фактора 23 баллами, то было принято к стенобионтным отнести виды с шириной диапазона не более 7 баллов; ширина шкалы богатства почв азотом (Nt) - 11 баллов, следовательно, стенобионтными (с узким диапазоном) было принято считать виды с шириной диапазона от 1 до 5. Предложенное деление условно, но оно, как показала работа, позволяет выявить и количественно показать некоторые закономерности в изменении видового состава изученных сообществ в ходе сукцессии. В работе с большими массивами данных была использована программа EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006; Зубкова и др., 2008), позволившая существенно ускорить составление списков видов с балловыми характеристиками и получить сводную информацию об экологических условиях изучаемого участка.

Важной особенностью при изучении закономерностей смен растительных сообществ в ходе сукцессии является отсутствие большого количества участков леса, где мы могли бы достаточно уверенно говорить о том, что представленный ряд изменений можно оценивать как сукцессионный ряд. После тщательного обсуждения с коллегами, в дополнение к ранее рассмотренным (Зубкова, Комаров, 2008) были отображены три массива данных, представленных в базе данных «FORUS-1» (Smirnova et al., 2006): 1) данные О.И.Евстигнеева по динамике смен растительных сообществ на вершинах грив дюн зандровых местностей Неруссо-Деснянского полесья Брянской области, (заповедник «Брянский лес») (Евстигнеев, 2000, 2004); 2) данные, собранные в экспедиции ЦЭПЛ РАН под руководством О.В.Смирновой по лесам Костромской области (Луговая, 2008); 3) данные, также собранные в экспедиции ЦЭПЛ РАН под руководством О.В.Смирновой по Печоро-Илычскому заповеднику (Смирнова и др., 2007). Было взято авторское выделение сукцессионных стадий. Размер площадок ГБО во всех работах стандартный - 10x10 м.

В таблице приводятся названия сукцессионных стадий и количество ГБО, проанализированных для каждой стадий.

Таблица 1. Материалы исследования

Обозначение	Территория и стадия сукцессии*	ГБО
A	Печоро-Илычский заповедник	
I	Пихто-ельник с кедром чернично-зеленомошный	21
II	Пихто-ельник с кедром бореально-мелкотравный	64
III	Пихто-ельник с кедром высокотравный	37
Б	Костромская область	
I	Сосняк с подростом ели кустарничково-зеленомошный	36
II	Ельник кустарничковый, мелкотравно-бореальный	59
III	Ельник с пихтой и липой высокотравный неморально-бореальный	45
В	Брянская область, заповедник "Брянский лес"	
I	Сосняк зеленомошный	30
II	Сосняк бруснично-зеленомошный с дубом и сосняк чернично-зеленомошный с дубом	8
III	Березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и подлеском лещины	16
IV	Полидоминантный хвойно-широколиственный лес с дубом	11

Примечание: * Названия сообществ даны авторами, описавшими сукцессионные смены растительности на территориях (ссылки на источники приводятся выше по тексту).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Были получены следующие результаты, одинаковые для всех трех территорий:

1. Число видов растений (сосудистых и мохообразных) в сообществах по ходу сукцессии возрастает от начальной к последней изученной стадии (Рис.1).
2. В выбранном ряду сообществ по фактору увлажнения почвы происходит относительное увеличение доли видов с узкими диапазонами (Рис. 2).
3. Вновь появляющиеся стенобионтные виды по фактору влажности почв имеют в среднем те же экологические потребности к условиям жизни, что и виды в сообществах на предыдущих сукцессионных стадиях, так как минимальная

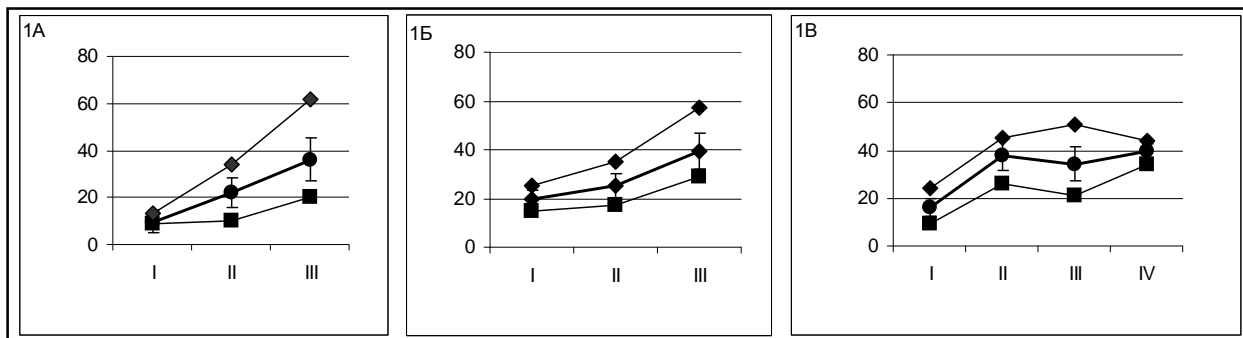


Рис. 1. Динамика числа видов растений в ГБО на разных стадиях сукцессии: А - Печоро-Ильичский заповедник, Б – Костромская область; В – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси - стадии сукцессии, по вертикальной – число видов в ГБО; n - минимальное число видов, встреченное в ГБО этой стадии сукцессии, l - среднее и - максимальное число видов, встреченное в ГБО этой стадии сукцессии (название стадий сукцессий даны в таблице 1). Для средних значений отложены среднеквадратичные отклонения, вычисленные по обработанным ГБО.

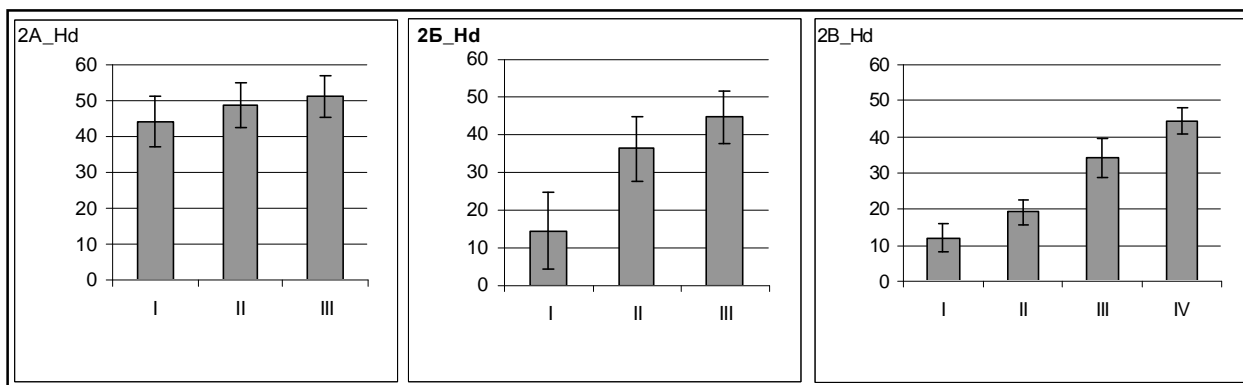


Рис. 2. Процент стенобионтных видов растений по фактору влажности почв (Hd) в ГБО на разных стадиях сукцессии: 2А_Hd - Печоро-Ильичский заповедник, 2Б_Hd – Костромская область; 2В_Hd – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси - стадии сукцессии, по вертикальной – процент стенобионтных видов в сообществе на данной стадии сукцессии. Для каждой стадии отложены среднеквадратичные отклонения, вычисленные по обработанным ГБО

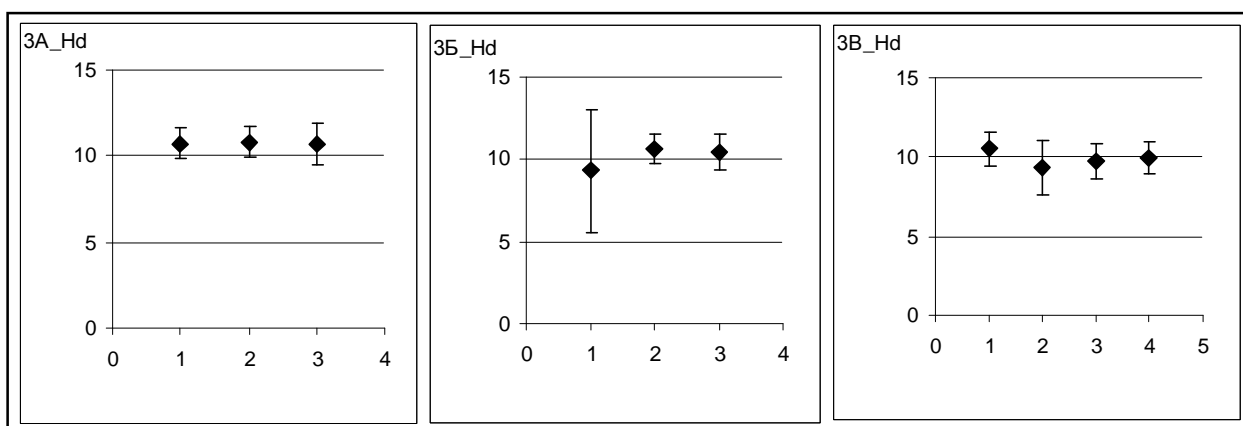


Рис. 3. Левая граница стенобионтных видов растений по фактору влажности почв (Hd) в ГБО на разных стадиях сукцессии: 3А_Hd - Печоро-Ильичский заповедник, 3Б_Hd – Костромская область; 3В_Hd – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси - стадии сукцессии, по вертикальной – баллы шкалы влажности почв. Для каждой стадии отложены среднеквадратичные отклонения, вычисленные по обработанным ГБО.

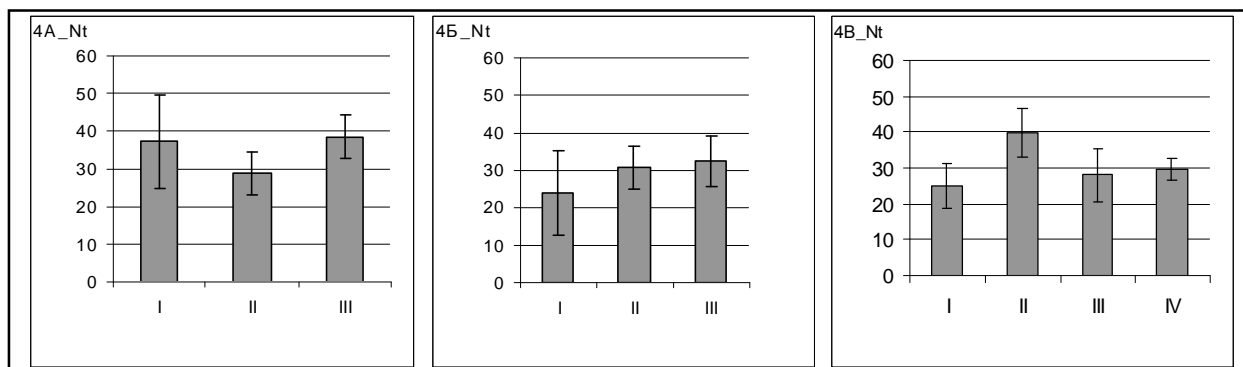


Рис. 4. Процент стенобионтных видов растений по фактору богатства почв азотом (Nt) в ГБО на разных стадиях сукцессии: 4A_Nt - Печоро-Илычский заповедник, 2B_Nt – Костромская область; 2B'_Nt – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси - стадии сукцессии, по вертикальной – процент стенобионтных видов в сообществе на данной стадии сукцессии. Для каждой стадии отложены среднеквадратичные отклонения, вычисленные по обработанным ГБО.

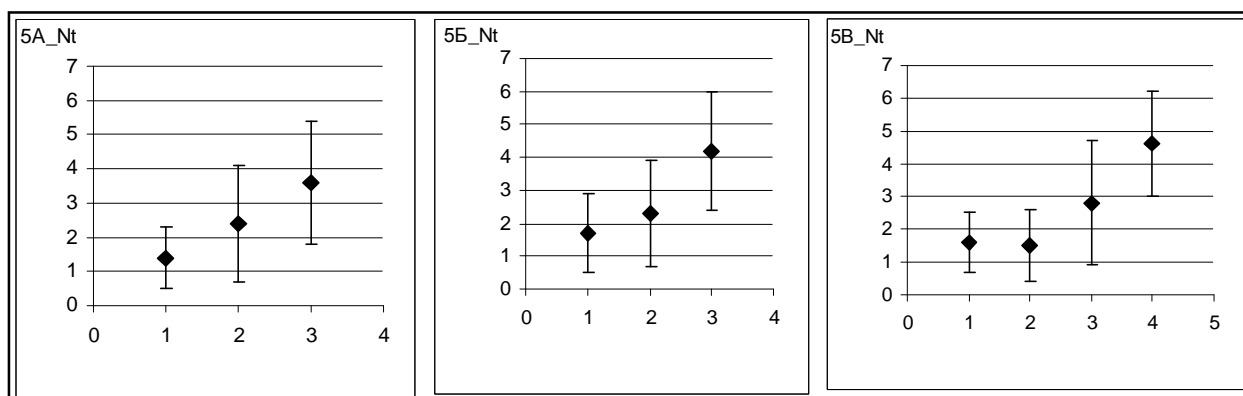


Рис. 5. Левая граница стенобионтных видов растений по фактору богатства почв азотом (Nt,) на разных стадиях сукцессии: 5A_Nt - Печоро-Илычский заповедник, 5B_Nt –Костромская область; 5B'_Nt – заповедник Брянский лес; по горизонтальной оси - стадии сукцессии, по вертикальной – баллы шкалы богатства почв азотом. Для каждой стадии отложены среднеквадратичные отклонения, вычисленные по обработанным ГБО.

балловая граница стенобионтных видов во всех стадиях оказывается одинаковой (Рис. 3).

Анализ сообществ по стадиям сукцессии по фактору богатства почвы продемонстрировал совершенно противоположные изменения состава сообщества:

- Доля стенобионтных видов по фактору богатства почв азотом мало меняется в ходе сукцессии (рис.4).
- От начальной к последней стадии сукцессии происходит смещение минимальной балловой границы экологических условий жизни стенобионтных видов по фактору богатства почв азотом в сторону богатых почв (рис.5), то есть вновь появляющиеся виды предъявляют более высокие требования к почвенному богатству; при этом, соответственно, исчезают виды бедных местообитаний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Относительное увеличение доли видов с узкими диапазонами по фактору увлажнения почв в ходе сукцессии подтверждает гипотезу Ю. Одума о том, что ранние сукцессионные виды имеют более широкие экологические ниши, однако результат, полученный при анализе структуры сообществ по фактору богатства почв азотом, не согласуется с этой гипотезой и свидетельствует об иных механизмах динамики структуры сообществ растений при сукцессии. Все результаты обработки демонстрируют уверенные закономерности изменения структуры растительных сообществ.

Названные изменения соотношения экологических ниш растений при сукцессии выявлены в лесах разных климатических зон, что позволяет высказать предположение об их фундаментальном характере. Подход к анализу ГБО, проде-

монстрированный в работе, дает возможность проводить дальнейшее изучение структуры растительных сообществ с позиций реализованных экологических ниш, способ вычисления которых дают экологические шкалы растений.

Необходимо также отметить, что полученные закономерности могут быть использованы для верификации процессных моделей сукцессий лесной растительности, которые в настоящее время еще не разработаны, хотя и существуют их достаточно детальные вероятностные модели (Korotkov et al., 2001). Результаты, полученные в данной работе, указывают на некоторые закономерности в сукцессионной динамике многовидовых лесных сообществ, которые могут быть использованы при построении содержательных процессных моделей лесных сукцессий.

Автор выражает благодарность О.И. Евстигнееву, М.В. Бобровскому, Л.Г. Ханиной, В.Э. Смирнову и Е.М. Глухой за консультации и помощь в отборе геоботанических описаний, а также А.С. Комарову за конструктивные обсуждения. Работа частично поддержана грантом РФФИ 07-04-00952.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. 2006. С. 87-89.
2. Евстигнеев О.И. Характеристика флористического и ценогического разнообразия Неруссо-Деснянского полесья // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 127-128.
3. Евстигнеев О.И. Сукцессионные процессы в растительном покрове задровых местностей (на примере заповедника «Брянский лес» и окружающих территорий) // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. / Ред. О. В. Смирнова. М.: Наука, 2004. С. 245-260.
4. Зубкова Е.В., Комаров А.С. Оценка реализованных экологических ниш растений и изменения их композиций по ходу сукцессии растительности / Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, Пушино, 2008. С. 469-470.
5. Зубкова Е.В. Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: Учебное пособие. Мар.гос.ун-т, Пушинский гос. ун-т. Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. 96 с.
6. Луговая Д.Л. Роль экологических и антропогенных факторов в формировании видового и структурного разнообразия южнотаежных лесов (восток костромской области) автореф. на соиск.уч.ст.канд.биол.наук. М. 2008. 26 с.
7. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 1956. 472 с.
8. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шешимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 15. Сыктывкар, 2007. С. 28-47.
9. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 1983. 196 с.
10. Austin, M.P., Belbin, L., Meyers, J.A., Doherty, M.D., Luoto, M. Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: Role of artificial data and theory. Ecological Modelling, 199. 2006. P. 197-216.
11. Clements F.E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington. 1916. 512 p.
12. Ellenberg H. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] / H. Ellenberg, H.E. Weber, R. Dull, V/ Wirth, W. Werner, D. Paulisen // Scripta Geobotanica/ V.18. Verlag Erich Goltze KG, Güttingen, 1991. 248 s.
13. Guisan H. A., Zimmermann, N.E. Predictive habitat distribution models in ecology.- Ecological Modelling 135. 2000. P. 147-186.
14. Guisan H. A., Edwards, J.T.C., Hastie, T. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene.- Ecol. Modell. 157. 2002. P 89-100.
15. Hutchinson G.E. An Introduction to Population Ecology. New Haven and London Yale University Press. 1978. 260 p.
16. Korotkov V.N., Logofet D.O., Loreau M. 25 - Succession in mixed boreal forest of Russia: Markov models and non-Markov effects. Ecological Modelling, 142. 2001. P. 25-38.
17. Odum E.P. The strategy of ecosystem development. Science. 1969. 164. P. 262-270.
18. Yee T.W., Mitchell N.D. 1991. Generalized additive models in plant ecology. J. Veg. Science 2. 1991. P. 587-602.
19. Smirnova O., Zaugol'nova L., Khanina L., Braslavskaya T., Glukhova E. FORUS - database on geobotanic relevés of European Russian forests // Математическая биология и биоинформатика: I Международная конференция, г. Пушино, 9-15 октября 2006 г.: Доклады / Под ред. В.Д.Ляхно. М.: МАКС Пресс. 2006. С. 150-151.

**CHANGES OF CORRELATION OF REALIZED PLANT ECOLOGICAL NICHES IN
COMMUNITIES ALONG SUCCESSION**

© 2009 E. V. Zubkova

Institute of physicochemical and biological problems in soil science of the Russian academy of sciences
e-mail: elenazubkova@rambler.ru

It was shown using plant ecological scales that plant communities have different responses at the changes of factors along succession. Results are obtained using special software for processing of geobotanical descriptions and could be used for developing of the model of forest ground vegetation dynamics.

Keywords: forest, plant ecological scales, stenobiont species, succession.