

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

© 2012 В.С. Ипатов, В.Х. Лебедева, М.Ю. Тиходеева

Санкт-Петербургский государственный университет

Поступила 15.03.2012

Проведен сравнительный анализ пространственной и функциональной структуры двух экологически различающихся вариантов суходольных лугов, определена ценоотическая роль основных луговых видов.

Ключевые слова: структура сообществ, эдификатор, луга

При анализе «структуры фитоценозов» мы разделяем структуру на пространственную и функциональную. Пространственная структура - это состав и строение растительного сообщества в классическом понимании, а функциональная структура – совокупность связей между растениями. Пространственная и функциональная структуры связаны друг с другом и в совокупности представляют объект как систему - комплекс взаимодействующих элементов. Связь между пространственной и функциональной структурой можно показать на примере соотношения понятий доминант и эдификатор. Доминант – элемент пространственной структуры - может выступать как эдификатор, сильно влияющий на состояние сопутствующих видов, в чем проявляется его функциональная роль. В тоже время, некоторые виды-доминанты могут и не проявлять в сообществе эдификаторных свойств. Элементы пространственной структуры растительных сообществ (ярусное строение, сомкнутость, проективное покрытие, характер горизонтального распределения) исследованы во многих работах, функциональная же структура мало изучена.

Цель данной работы - сравнение функциональной структуры двух вариантов экологически различающихся суходольных лугов (экоотоп – совокупность экологических факторов абиотической среды, не трансформируемых растительностью), а также оценка ценоотической роли наиболее значимых луговых видов. Описания растительности проводились на суходольных красноовсянично-овсцовых лугах о. Коневец (Ладожское озеро), на которых в разных сочетаниях произрастали *Helictotrichon pubescens*, *Festuca rubra*, *Avenella flexuosa*, *Agrostis tenuis*, *Stellaria holostea*, *Alchemilla vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Knauthia pratensis*, *Melampyrum nemorosum*, *Centaurea jacea* и др. Почвы на исследованных лугах песчаные с незначительным гумусовым горизонтом. На лугах проводилось периодическое сенокосение. Другое исследование было проведено на суходольных таволгово-лисохвостных лугах в окрестностях Лахтинского

залива на территории Нижне-Свирского государственного природного заповедника (Ленинградская обл.). На лугах произрастали *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratensis*, *Festuca rubra*, *Elytrigia repens*, *Melampyrum nemorosum*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea* и др. В связи с введением заповедного режима в последние десятилетия сенокосение и выпас на них не производились. Почвы луга дерново-глебоватые, сформировались на ленточных глинах и имеют четко выраженный серогумусовый пахотный горизонт. И те и другие луга окружены лесными сообществами из елей, берез, осин, серой ольхи и ивы.

В луговых сообществах были описаны 1000 пробных площадок 0,1 м² с указанием проективного покрытия видов и ветоши. Для изучения фитомассы были срезаны модельные укосы на площадках с разными доминантами (при их покрытии выше 75 %). В ходе обработки собранных материалов использованы корреляционный, а также классический и оригинальный варианты дисперсионного анализа. Вероятностную оценку достоверности критериев мы не рассчитывали, поскольку распределения проективных покрытий видов существенным образом отличаются от нормальных.

Для анализа пространственной структуры лугов были подсчитаны средние проективные покрытия видов, их встречаемость, коэффициент участия (комплексный показатель, равный произведению относительного среднего покрытия и встречаемости). Наиболее значимые виды приведены в табл. 1. Эти виды имеют относительно высокие средние покрытия, значения их максимальных покрытий достигают 60-100 %, высока их встречаемость и величина коэффициентов участия: они способны формировать зоны доминирования с высоким покрытием. Выделив основные элементы пространственной структуры лугов (доминанты), попробуем выявить их взаимосвязи с сопутствующими видами, оценить их эдификаторную силу, определить ценоотическую роль в сообществах, и тем самым раскрыть функциональную структуру луговых сообществ. Для этого были использованы методы дисперсионного и корреляционного анализов: значения квадратов корреляционных отношений (η^2) показали силу влияния видов, знаки коэффициентов корреляции, подтвержденные трендом эмпирических линий регрессии,

Ипатов Виктор Семенович, д.б.н., проф., зав.лаб. геоботаники, e-mail: vsipatov@mail.ru; Лебедева Вера Христофоровна, к.б.н., в.н.с. лаборатории геоботаники, e-mail: vera_christ@mail.ru; Тиходеева Марина Юрьевна, к.б.н., в.н.с. лаборатории геоботаники e-mail: marinaur@list.ru

дали знак связи. При этом знак «+» трактовался как «благоприятствование», «-» - как «изживание - ограничение» или «изживание - элиминация», «+-» - как адаптация [3]. Так были рассчитаны значения η^2 влияния каждого вида на каждый, на сумму проективных покрытий иных видов, число видов на площадке, а также на совокупность всех видов (отношение суммы факториальных дисперсий всех видов под влиянием изучаемого вида к сумме общих дисперсий) [2]. К сожалению, в значение η^2 включаются и совместные влияния видов друг на друга. Для исключения этого явления был предложен метод, позволяющий «очистить» значения η^2 от влияний со стороны других видов [4, 5]. При этом удобно использовать факториальное варьирование вида ($V = \eta^2 \cdot 100\%$). По этой формуле было

рассчитано влияние факторов биотопа на виды (биотоп - совокупность экологических факторов абиотической среды, трансформируемых растительностью). Расчет факториального варьирования с вычетом совместного влияния видов друг на друга производился по формуле $V_{1,2} = \eta^2_{1,2} \cdot 100(1 - \eta^2_{2,3})(1 - \eta^2_{2,4}) \dots (1 - \eta^2_{2,n})$, где 1 - вид, на который влияют, 2 - влияющий вид, $3 \dots n$ - все виды, влияющие на 2 . Таким способом были рассчитаны средние факториальные варьирования с вычетом совместного влияния видов. Оказалось, что доминанты - наиболее ценотически значимые виды - показали высокие значения η^2 и V (высокую силу влияния на другие виды) (табл. 2).

Таблица 1. Статистические данные по доминантным луговым видам

	Среднее	Встречаемость, %	Максимальное	Коэффициент
Красноовсянично-овсецовые луга				
<i>Avenella flexuosa</i>	7	28	80	0,01
<i>Festuca rubra</i>	16	79	80	0,07
<i>Stellaria holostea</i>	14	80	70	0,06
<i>Helictotrichon pubescens</i>	22	100	70	0,13
<i>Alchemilla vulgaris</i>	12	52	75	0,04
<i>Agrostis tenuis</i>	15	86	70	0,07
Таволгово-лисохвостные луга				
<i>Alopecurus pratensis</i>	23	77	100	0,13
<i>Filipendula ulmaria</i>	20	57	100	0,09
<i>Deschampsia cespitosa</i>	15	88	70	0,10
<i>Angelica sylvestris</i>	10	31	95	0,02
<i>Anthriscus sylvestris</i>	11	58	85	0,05

Таблица 2. Значения квадратов корреляционных отношений (η^2) влияния видов и средние факториальные варьирования (V) с вычетом совместного влияния видов.

	η^2			V
	Совокупность видов	Сумма проективных покрытий	Число видов	Проективные покрытия
Красноовсянично-овсецовые луга				
<i>Avenella flexuosa</i>	0,08	(-) 0,27	(-) 0,21	1,6
<i>Festuca rubra</i>	0,08	(-) 0,19	0,04	1,6
<i>Stellaria holostea</i>	0,07	(-) 0,14	(-) 0,16	1,7
<i>Helictotrichon pubescens</i>	0,04	(-) 0,12	0,01	1,6
<i>Alchemilla vulgaris</i>	0,06	(-) 0,09	(+) 0,13	2,2
<i>Agrostis tenuis</i>	0,05	(-) 0,05	0,04	2,1
Таволгово-лисохвостные луга				
<i>Alopecurus pratensis</i>	0,13	(-) 0,32	(-) 0,12	2,7
<i>Filipendula ulmaria</i>	0,08	(-) 0,31	(-) 0,10	2,2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,08	(-) 0,30	(-) 0,09	1,8
<i>Angelica sylvestris</i>	0,08	(+) 0,34	0,09	1,8
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0,08	(+) 0,09	(+) 0,13	1,9

Примечание: влияющий вид – в левом столбце; знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффициента корреляции Пирсона и по характеру наклона эмпирической линии регрессии.

Для ряда видов (*Avenella flexuosa*, *Festuca rubra*, *Stellaria holostea*, *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*) показано однозначно негативное воздействие на обилие (проективное покрытие, численность, фитомассу) сопутствующих видов, что позволяет считать эти виды эдификаторами (табл. 2; рис. 1, 2). Такой тип взаимоотношений обозначается как «изживание - ограничение» или «изживание - элиминация». Наиболее сильные эдификаторные свойства проявляет *Alopecurus pratensis* - рыхлокустовый злак первой величины, формирующий высокие плотные синузии с покрытием в 100 % и большим количеством ветоши. Сильное отрицательное воздействие оказывает и крупнотравный вид *Filipendula ulmaria*, развивающий мощную надземную и подземную фитомассу. Сильными эдификаторами показали себя на обоих лугах плотнотравные злаки (*Festuca rubra*, *Avenella flexuosa*, *Deschampsia cespitosa*), формирующие плотные кочки и вытесняющие сопутствующие виды. Ранее также было показано, что подобная форма роста с плотно расположенными корнями и побегами оказывает сильное влияние на окружающую растительность [1, 6]. Вегетативно активный вид *Stellaria holostea*,

имеющий небольшую высоту, но образующий плотные синузии, способен в значительной степени угнетать растущие с ним виды. Более слабые эдификаторные свойства показывают *Helictotrichon pubescens* и *Agrostis tenuis*, что связано с их рыхлокустовым характером роста, а также *Alchemilla vulgaris*, образующая недостаточно плотные кусты и синузии. Таким образом, по мере снижения эдификаторной силы доминантов наблюдается постепенный переход от типа взаимоотношений «изживание-элиминация» к «адаптации» и «благоприятствованию» (с отрицательных связей на элементы положительных связей) (табл. 2). Наиболее заметно это для *Angelica sylvestris* и *Anthriscus sylvestris*. Слабое эдификаторное воздействие этих представителей семейства зонтичных связано с формой их кроны и ажурной розеткой листьев, компактной веретеновидной корневой системой и с особенностями фенологии. Доминирование этих видов ограничено во времени: *Anthriscus sylvestris* выступает в роли доминанта в июне, а *Angelica sylvestris* – с середины июля. Таким образом, эдификаторная сила вида определяется его жизненной формой и особенностями фенологии.

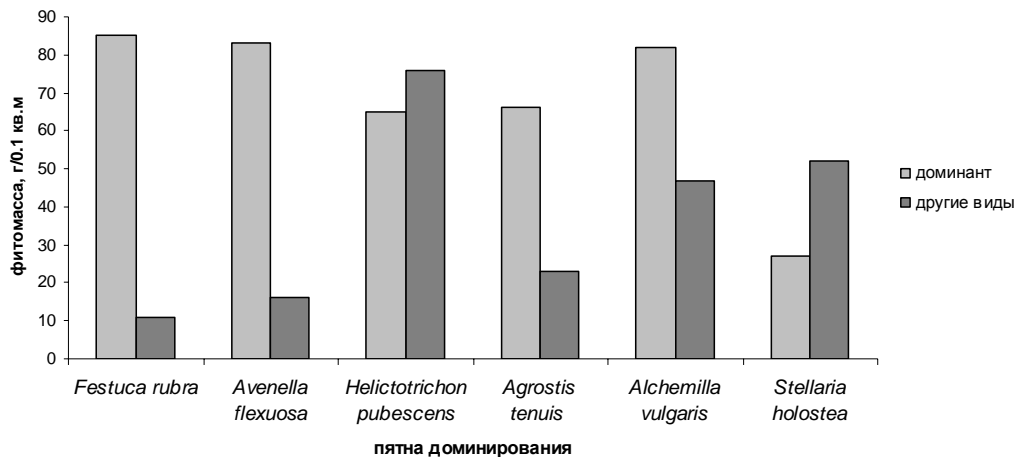


Рис. 1. Фитомасса доминантов и сопутствующих видов на красноовсяннично-овсецовых лугах

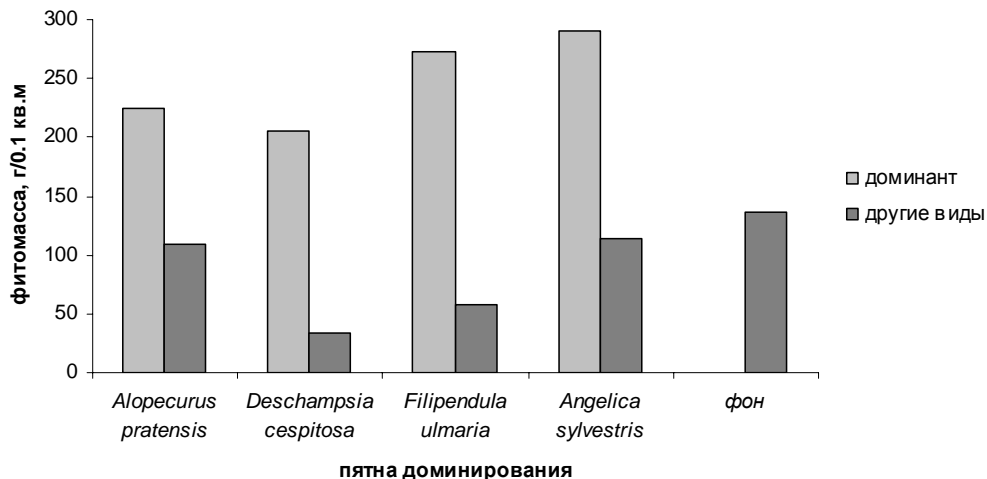


Рис. 2. Фитомасса доминантов и сопутствующих видов на таволгово-лисохвостных лугах

Одной из задач данной работы было сравнение функциональной структуры разных лугов. Сопоставление исследованных вариантов суходольных лугов по экологическим шкалам [7] показало их различие: красноовсянично-овсецовый луг суше и беднее таволгово-лисохвостного (среднее по шкале влажности 11,8 и 13,1, по шкале богатства – 6,7 и 7,2, соответственно). Это связано с бедными песчаными и богатыми глинистыми почвами, на которых развились эти луга. Различается и характер растительности лугов. Так, на таволгово-лисохвостном лугу высота травостоя достигает 140-160см, основные виды часто образуют плотные синузии с проективным покрытием в 95-100%. Это отражается на высокой силе влияния доминирующих видов-эдификаторов на другие виды ($V=1,8-2,7$) (табл. 2). Надо отметить, что другие виды, не всегда доминирующие, также могут показывать достаточно высокую силу влияния: *Anthriscus sylvestris* ($V=1,9$), *Achillea millefolium* (2,1), *Lathyrus pratensis* (2,0), но здесь это происходит за счет положительных связей, поскольку доля варьирования показывает не знак влияния, а его силу. Суммарное влияние совокупности видов на отдельный вид на влажном таволгово-лисохвостном лугу варьирует от 26 до 68% и составляет в среднем 40%. На более сухом красноовсянично-овсецовом лугу травостой гораздо ниже – 60-90см, виды распределены более равномерно, лишь местами образуя синузии с покрытием 70-80%. Все это отражается на более низкой силе влияния видов: доминанты этого более сухого луга являются относительно слабыми эди-

фикаторами ($V=1,6-2,2$) (табл. 2). Наибольшие значения V показывают *Alchemilla vulgaris* (2,2) и *Agrostis tenuis* (2,1), опять же за счет увеличения числа положительных связей. Суммарная доля варьирования покрытия отдельного вида, вызванная влиянием совокупности видов, меняется здесь от 25 до 48 %, в среднем составляя 34 %, что меньше, чем на более влажном лугу (табл. 3). Очевидно, это объясняется характером растительности и выраженностью эдификаторов. Так через растительный покров проявляется влияние экотопа на взаимоотношения видов и функциональную структуру растительного сообщества в целом.

Поскольку на лугах трудно оценить варьирование условий среды, в качестве факторов биотопа рассматривались общее проективное покрытие видов, как совокупное воздействие травяного яруса, и ветошь. Эти факторы определяются самой луговой растительностью, доля их суммарного влияния выше на таволгово-лисохвостном лугу, чем на красноовсянично-овсецовом (9 % и 5 %, соответственно) (табл. 3). Возможно, это связано с большей мощностью растительного покрова (высотой и фитомассой). Таким образом, на взаимодействия растений (с учетом взаимоотношений через биотоп) на лугах приходится 49 и 39 %, соответственно, что в среднем для суходольных лугов составляет 44%, на неучтенные факторы остается 56 %. В качестве «неучтенных факторов» можно рассматривать микрорельеф, эдафическую неоднородность, зоогенный фактор и пр.

Таблица 3. Факториальное варьирование видов (V) под влиянием совокупности видов и факторов биотопа на лугах

	Виды	Факторы биотопа			Факторы+Виды	Неучтенные факторы
		общее проективное покрытие	ветошь	сумма факторов биотопа		
Красноовсянично-овсецовые луга	34	2	3	5	39	61
Таволгово-лисохвостные луга	40	4	5	9	49	51

Таким образом, в результате исследования определена ценогическая роль доминирующих луговых видов. Показано, что *Avenella flexuosa*, *Festuca rubra*, *Stellaria holostea*, *Alopecurus pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa* являются сильными эдификаторами и оказывают негативное воздействие на обилие (проективное покрытие, фитомассу, число) сопутствующих видов. Обнаружено слабое эдификаторное влияние *Helictotrichon pubescens*, *Agrostis tenuis*, *Alchemilla vulgaris*, *Angelica sylvestris* и *Anthriscus sylvestris*. Определено, что эдификаторная сила вида определяется жизненной формой вида: способностью формировать плотнокустовые формы или синузии, вегетативной активностью, фенологией. Показано, что на более влажном лугу взаимоотношения между видами играют большую роль. В этом проявляется влияние экотопа на функциональную структуру

суходольных лугов. Определено, что почти половина варьирования проективного покрытия видов в луговых фитоценозах обусловлена взаимоотношениями между видами (с учетом влияний через создание биотопа).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей некоторых плотнотерновинных злаков // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 79-89.
2. Инатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441-1445.
3. Инатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 92-100.

4. Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Журавлева Е. Н. Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 1. С. 117-128.

5. Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. К вопросу о структуре лугового растительного сообщества // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 1. С. 3-21.

6. Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255-265.

7. Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., Наука, 1976. 60 с.

SOME ASPECTS OF THE STUDY OF THE FUNCTIONAL STRUCTURE OF MEADOW PHYTOCENOSES

© 2012 V.S. Ipatov, V.Ch. Lebedeva, M.Y. Tikhodeeva

St-Petersburg State University

The comparative analysis of spatial and functional structure of two different ecotopic versions of upland meadows is carried out, the coenotic role of major plant species is defined.

Keywords: structure of communities, edifier, meadows

Ipatov Viktor Semyonovich, Sc. D., professor, head of the Laboratory of Geobotany, e-mail: vsipatov@mail.ru; *Lebedeva Vera Christoforovna*, Ph. D., leading researcher, e-mail: vera_christ@mail.ru; *Tikhodeeva Marina Yurievna*, Ph. D., leading researcher, e-mail: marinaur@list.ru