

ВНУТРИФИТОЦЕНОЗНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

© 2012 Д.М. Мирин

Санкт-Петербургский государственный университет

Поступила 15.03.2012

В данной статье охарактеризованы типы элементов мозаики растительных сообществ, рассмотрены их основные свойства.

Ключевые слова: фитоценоз, растительная микрогруппировка, горизонтальное строение растительного сообщества, мозаичность.

Мозаичность и другие формы неоднородности фитоценоза не раз привлекали специальное внимание исследователей, особенно в тех случаях, когда рассматривались растительные сообщества с резко выраженной пространственной неоднородностью [2, 5–8, 11, 12 и др.]. Теоретические аспекты этой неоднородности тоже неоднократно обсуждались [1, 4, 9, 10]. Однако, в большинстве случаев внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова либо игнорируются и сообществу дается усредненная характеристика, не соответствующая ни одному участку этого фитоценоза, либо ранг выделяемых пятен доминирования не обсуждается, что приводит, иногда к смешиванию закономерностей, проявляющихся на разных уровнях организации растительного покрова, в т.ч. типы пятен мозаики фитоценозов приравниваются к типам фитоценозов. Данное обращение к названной проблеме вызвано необходимостью разобраться в разнообразии внутрифитоценозных элементов неоднородности растительности, чтобы можно было в дальнейшем отграничить динамические, экологические и иные закономерности, действующие в этих элементах от закономерностей организации самостоятельных фитоценозов.

Термин микрогруппировка, имеющий разные толкования, здесь будет использован для обозначения любых элементов неоднородности растительности внутри фитоценоза независимо от полноты ярусной структуры. К микрогруппировкам в таком понимании относятся морфологические выражения ультраценоэлементов, в т.ч. парцеллы (элементы мозаики фитоценоза, охватывающие всю его толщу и относительно однородные по всем ярусам), и морфологические выражения инфраценоэлементов (пятен мозаики, охватывающих лишь часть ярусов, в т.ч. синузии) в смысле В.С. Ипатова [3]. Микрогруппировки могут быть фоновыми (доминирующими), если явно преобладает по площади одна микрогруппировка; содоминирующими (к ним можно относить элементы неоднородности занимающие не менее одной трети площади фитоценоза, если больших микрогруппировок две, не менее одной четверти площади, если больших микрогруппировок три, не менее 20 % площади, если четыре больших микрогруппировки) и добавочными (акцессорными). Четкого разграничения по доле занимаемой площади между этими статусами нет, однако для анализа такое разбиение удобно. Фоновые, содоминирующие и акцессорные микрогруппировки могут быть как всеярусными (ультраценоценоцетическими), так и одно-двух-(трех) ярусными (инфраценоценоцетическими). В случае гомогенных фитоценозов единственная ультраценоценоцетическая микрогруппировка будет совпадать с фитоценозом. Микрогруппировки могут быть разноуровневыми, вложенными друг в друга. Причем речь идет не только о ярусном вложении микрогруппировок, например, синузии входят в гиперсинузии, входящие в состав синомов в понимании В.С. Ипатова [3]. Одно-двухъярусные микрогруппировки большего размера могут состоять из нескольких пятен мозаики меньшего размера, которые, в свою очередь, тоже могут быть неоднородны.

Фоновые микрогруппировки определяют облик фитоценоза, и их формирование определяется теми же факторами, что обуславливают появление на данном участке целого фитоценоза. Название фоновых всеярусных внутрифитоценозных элементов неоднородности совпадает с названием растительного сообщества.

По причинам формирования не фоновые микрогруппировки можно подразделить на фитоценогенные, микроэкоценоцетические и деструктогенные. Среди микрогруппировок каждого названного типа есть те, которые охватывают все ярусы фитоценоза, и участвующие в сложении только одного или нескольких, но не всех ярусов сообщества.

Фитоценогенные микрогруппировки – контрастные по отношению к фоновым или содоминирующим элементам неоднородности, вызванные влиянием индивидуальных или коллективных локальных эдификаторов. Коллективный эдификатор – это группа рядом растущих особей, сходным образом преобразующих среду (синузия вида или видов с выраженными эдификаторными свойствами). Локальный эдификатор – растение (вид, группа видов), заметно преобразующее среду не во всем сообществе, а только на его небольшом участке. Локальными эдификаторами являются не доминирующие в сообществе виды с выраженными эди-

фикаторными свойствами. Фитоценогенные микрогруппировки выглядят, чаще всего, как фитогенные поля отдельных особей или сомкнутых синузид не доминирующих видов. Поскольку средообразующие способности группы близко растущих особей, как правило, сильнее, чем у одиночных особей, фитоценогенные пятна доминирования нередко бывают вызваны такими куртинами; а формирование куртин может быть обусловлено вегетативным разрастанием особи (клона), особенностями пространственного распределения зачатков, локальной спецификой истории нарушений и т.п. При увеличении занимаемой площади фитоценогенные акцессорные микрогруппировки могут становиться доминирующими, а те – фоновыми. Состав и строение всеярусных фитоценогенных микрогруппировок отличается от самостоятельных фитоценозов с теми же эдификаторами в тех же экотопических условиях лишь результатами влияния соседних элементов неоднородности растительного покрова. Признаки строения фитоценоза являются следствием взаимодействий растений между собой и окружающей их абиотической и биотической средой в основном внутри фитоценоза, а признаки состава и строения микрогруппировки в существенной степени определяются влиянием соседних растительных группировок и экотопических условий соседних участков (если есть различия в экотопе). Фитоценогенные микрогруппировки могут указывать на направление и некоторые характеристики следующей стадии идущей в фитоценозе сукцессии (прогрессивные микрогруппировки) или свидетельствовать о былом состоянии данного растительного сообщества. Именно фитоценогенные элементы отражают особенности функциональной структуры данного фитоценоза, их параметры необходимо учитывать при любых формах анализа растительности.

Микроэкологические микрогруппировки – это внутрифитоценозные элементы неоднородности растительности, обусловленные заметным отличием экотопа на небольшом участке от экотопа, в котором развивается фоновая микрогруппировка фитоценоза. Микроэкологические микрогруппировки хотя и развиваются в отличающихся от соседних участках условиях, не являются отдельными фитоценозами, т.к. их состав и строение в существенной степени зависит от растительности этих соседних участков. Степень зависимости от растительности соседних участков может быть очень разной. При относительно небольшой зависимости от соседей увеличение площади экотопа (если это возможно) приведет к формированию самостоятельного фитоценоза. При сильной зависимости от окружения микроэкологическая микрогруппировка будет сильно отличаться от фитоценоза, формирующегося в аналогичных экотопических условиях. Микроэкологические микрогруппировки могут формироваться на небольших линзах контрастной по отношению к фону почвообразующей породы, в не-

больших по размеру карстовых просадках, ложбинках стока. Ярко выражены микрогруппировки этого типа при наличии скальных пород или их обломков: трещины в задернованных скалах, валуны на рыхлой почве. Нередко микроэкологические микрогруппировки являются комплексами пятен доминирования меньшего размера, развивающихся в разных элементах этого микроэктопа. Так, на валунах разные «наногруппировки» формируются на плоской или слабо наклоненной верхней части, в замкнутых нанопонижениях на верхней поверхности, на крутых боковых поверхностях, на пологих боковых поверхностях валуна вблизи поверхности почвы. Для мхов и лишайников эти участки – разные экотопы. Далеко не всегда увеличение размера объекта, вызвавшего формирование микроэкологической микрогруппировки, сопровождается увеличением площади данного экотопа; часто с увеличением размеров меняется характер экотопа (значений факторов среды, не преобразованных живыми организмами). Так происходит, например, при увеличении размеров валуна до скалы, ложбины стока до долины ручья, трещины в скале. Микроэкологические микрогруппировки очень стабильны (насколько стабилен их экотоп). При росте ложбины стока или карстовой воронки происходит изменение условий на территории всего фитоценоза, большей его части или даже нескольких соседних фитоценозов, что вызывает аллогенную сукцессию. Набор микроэкологических элементов мозаики в фитоценозах одного типа зависит от ландшафта, в котором фитоценоз сформировался. Признаки этих микрогруппировок (набор специфических видов, обилие видов и др.) имеет смысл учитывать только на самом низшем уровне классификации растительности.

Деструктогенные микрогруппировки образуются в результате различных нарушений, недостаточных по площади, чтобы на них сформировался самостоятельный фитоценоз. Для деструктогенных элементов внутрифитоценозной неоднородности растительного покрова характерна весьма интенсивная автогенная динамика, направленная в сторону фоновой (или содоминирующей ненарушенной) микрогруппировки. Состав и строение деструктогенных микрогруппировок зависит от давности нарушения. Поэтому любые вызванные нарушениями пятна мозаики в сообществе можно сгруппировать по возрасту в несколько возрастных (имеется в виду не возраст растений, а давность нарушения) категорий. В первом приближении возрастные категории деструктогенных микрогруппировок можно выделить следующие: свежие (микрогруппировки свежих нарушений), недавние, восстанавливающиеся, восстановившиеся. Для разных типов нарушений и деструкций разной интенсивности число этапов восстановления может быть разным. По причинам нарушений можно выделить следующие виды деструктогенных микрогруппировок: зоогенные (вызванные локальным разрых-

лением почвы, выбросом грунта на поверхность ненарушенной почв, локальным уплотнением почвы, локальным эвтрофированием почвы и т.п.); антропогенные (места кострищ, тропы и другие пятна вытаптывания, пороги, локальные химические и механические загрязнения, результат выборочной рубки и др.), фитоинфекционные (пятна усыхания вследствие очаговых поражений грибами, насекомыми или другими биологическими агентами). Видимо, деструктогенные микрогруппировки могут быть абиогенными (вызванными сторанием растений на очень маленьком участке в результате попадания молнии или вулканической бомбы; осыпанием или обрушением стенки из твердой породы или крутого склона; очаговые повреждения наледями, снеголомами; возникновение морозобойных трещин или бугров выпирания грунта замерзшей водой и др.). Комплексным нарушением, возникающим под влиянием как абиогенного фактора (ветра), так и процессов старения растительного организма (а также повреждения его паразитами или фитофагами), является ветровал и бурелом. Ветровальные микрогруппировки состоят из 4-х типов «наногруппировок»: растительности ветровального бугра (выворота корней), ветровальной западины, разлагающегося валежа и ненарушенного субстрата в окне полога древостоя. Буреломные микрогруппировки также включают в себя валеж и растительность ненарушенного субстрата в окне, а кроме того – зарастающий пень. Зарастание крупного древесного детрита (пней, валежа, сухостоя) достаточно слабо связано с идущей в нем гетеротрофной сукцессией. Состав и строение деструктогенных растительных микрогруппировок сильно зависит от частоты нарушений данного типа. В этих элементах мозаики (свежих и недавних), в отличие от фитоценогенных и микроэкологических, основу составляют виды с хорошо выраженными эксплентными свойствами. Чем выше частота нарушений, тем больше специфических для этих микроместообитаний видов и видов, не свойственных данному фитоценозу. Пятна мозаики растительности, возникающие в результате естественных нарушений, постоянно присутствуют в заметном количестве коренных и близких к ним фитоценозах, занимая конкретное место непродолжительное время. Количество в фитоценозе пятен мозаики, обусловленных историей локальных нарушений, зависит как от частоты нарушений, так и от скорости восстановления растительности на нарушенных участках. Скорость восстановления в значительной степени определяется окружающим сообществом (характеристиками его биотопа и скоростью расселения видов, особенно интенсивностью вегетативного разрастания массовых видов фоновых или доминирующих микрогруппировок). При увеличении размера территории, подвергшейся нарушению растительности, происходит образование вторичных фитоценозов, которые заметно отличаются по составу и строению от деструктогенных внутрифи-

тоценозных элементов. По-видимому, скорость восстановления растительности на месте нарушения в деструктогенных микрогруппировках значительно выше, чем во вторичных фитоценозах, образовавшихся из-за действия того же нарушающего фактора. Не все виды деструкций способны воздействовать на площадь, достаточную для формирования самостоятельного фитоценоза. Многие виды обычных естественных деструктогенных микрогруппировок являются обязательным компонентом фитоценоза, их географическое распространение в какой-то степени связано с распространением фитоценозов определенного типа (группы типов). Состав и обилие деструктогенных микрогруппировок отражает некоторые (во многих случаях второстепенные) черты экологии и динамики всего фитоценоза, но слабо связан с общим функциональным устройством данного растительного сообщества. Учет этих элементов мозаики сильно зависит от задач исследования.

Разные факторы формирования пространственной неоднородности фитоценоза действуют одновременно. Результаты их действия накладываются друг на друга, вызывая формирование пестрой многоуровневой картины горизонтального строения растительного сообщества. Элементы мозаики различаются по размеру, однородности распределения по территории, контрастности по отношению к окружению, степени зависимости от окружающей растительности. По устойчивости типы микрогруппировок образуют следующий ряд: наиболее устойчивы микроэкологические микрогруппировки (однако, сильные внешние воздействия могут их уничтожить совсем или их восстановление может затянуться на большой срок, тогда как остальная часть сообщества восстановится существенно быстрее), менее стабильны фитоценогенные микрогруппировки, и наиболее динамичны деструктогенные микрогруппировки. В любом случае, значительная часть процессов и параметров не фоновых микрогруппировок более или менее сильно зависят от окружающей части фитоценоза; смена фитоценоза приведет к смене большинства входящих в него микрогруппировок (изменения в разных элементах мозаики происходят часто не синхронно, но они связаны причинно-следственными связями). Экологическая амплитуда разных видов микрогруппировок неодинакова, поэтому при изменениях основной части сообщества, сопровождающихся не кардинальными изменениями биотопа и видового состава, некоторые микрогруппировки могут сохраняться. Увеличение неоднородности фитоценоза способствует возрастанию его видового богатства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983.
2. *Инатов В.С., Герасименко Г.Г., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И., Трофимец В.И.* Автогенные сукцессии в

- сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экологическая система ассоциаций // Бот. журн. Т.81. 1996. №8. С. 23-35.
3. *Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология. СПб: изд-во СПбГУ, 1997.
4. *Корчагин А.А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. V. Л.: Наука, 1976. С. 7-131.
5. Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники / под ред Р.В. Камелина. Труды БИН РАН, вып. 17. СПб, 1995.
6. *Матвеева Н.В.* Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскина) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 5-27.
7. *Матвеева Н.В.* Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998.
8. *Мирин Д.М.* Мозаичность некоторых типов приручьевых лесов // Тез. докл. VII мол. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб, 2000. С.192.
9. *Мирин Д.М.* Уровни неоднородности растительного покрова // Мат. I (IX) Междунар. конф. мол. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб, 2006. С. 15-16.
10. Мозаичность растительных сообществ и ее динамика / под ред П.Д. Ярошенко. Владимир: ВГПИ, 1970.
11. *Норин Б.Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979.
12. *Ulanova N.G.* The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest Ecology and Management. 2000. Vol.135, №1-3. P. 155-167.

THE ELEMENTS OF VEGETATION HETEROGENEITY WITHIN A PHYTOCENOSIS

© 2012 D.M. Mirin

Saint-Petersburg state university

The elements of vegetation heterogeneity within a plant community are described and their main features are characterized in this article.

Key words: *phytocenosis, vegetation patchiness, horizontal structure of plant community.*