

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФИТОСОЦИОЛОГИЧЕСКОГО СПЕКТРА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

© 2012 С.М. Ямалов¹, А.В. Баянов², Н.М. Сайфуллина³, Р.М. Хазиахметов², Б.М. Миркин⁴¹Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа²Башкирский государственный университет, Уфа³Государственный природный заповедник «Шульган-Таш», п. Иргизлы⁴Институт биологии УНЦ РАН, Уфа

Поступила 15.03.2012

Представлены результаты анализа 3 вариантов антропогенной динамики растительности: пастбищной дигрессии, рекреационной и восстановительной сукцессий, с использованием фитосоциологических спектров сообществ.

Ключевые слова: синтаксономия, динамика растительности, сукцессии, фитосоциологический спектр, Южный Урал.

Фитосоциологический спектр растительного сообщества (РС) - это соотношение в его составе видов разных ценофлор, которое является важной информативной характеристикой экологии РС. В ранее опубликованной статье [1] было показано, как по фитосоциологическому спектру РС можно выявить факторы формирования видового богатства. В данной статье авторы поставили задачу показать возможности использования фитосоциологических спектров для анализа антропогенной динамики растительности, на примерах пастбищной дигрессии, рекреационной и восстановительной сукцессий травяной растительности Южного Урала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа антропогенной динамики с использованием фитосоциологического спектра, были использованы материалы исследований пастбищной дигрессии зональных степей Зауралья Республики Башкортостан [2,4], рекреационных сукцессий в Национальном парке Башкирия [6] и восстановительных сукцессий на территории заброшенных населенных пунктов горно-лесной зоны Южного Урала [3,5].

Для построения фитосоциологических спектров авторы использовали «ядра» ценофлор с включением в их состав видов, встречающихся с постоянством свыше 20 %, что позволило снизить влияние случайных факторов. Кроме того, фитосоциологический спектр построен с учетом постоянства видов, которое использовалось как простейший фитоценологический коэффициент «важности». Таким образом, за 100% принималась не число видов в ядре, а сумма баллов постоянства этих видов.

Фитосоциологический спектр был построен на рангах порядка и класса. Ниже приводится список синтаксонов, ценофлоры которых учитывались при построении фитосоциологических спектров и их аббревиатуру, использованную в подписях к рисункам 1-3:

Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947 – **F-B** (степи);

Festucetalia valesiaca Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1950 – **F.v.** (луговые степи);

Helictotricho-Stipetalia Toman 1969 – **H-S** (настоящие степи);

Molinio-Arrhenatheretea R. Tx. 1937 – **M-A** (вторичные послелесные луга);

Arrhenatheretalia R. Tx. 1931 – **Arr.** (настоящие луга);

Molinietales Koch 1926 – **Mol.** (влажные луга);

Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae Ermakov et al. 1999 – **C-C** (лесные среднегорные луга);

Polygono-Artemisietea Mirkin et al. in Ishbirdin et al. 1988 – **P-A** (сильно сбитые степные пастбища);

Polygono arenastri-Poetea annuae Rivas-Martinez 1975 – **P-P** (сильно сбитые луговые пастбища);

Trifolio-Geranietea Th. Müller 1962 – **T-G** (лесные опушки);

Galio-Urticetea Passarge ex Kopecky 1969 – **G-U** (сообщества нитрофильных затененных местобитаний);

Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. in R. Tx. 1950 – **Art.** (рудеральные сообщества дву-многолетников);

Stellarietea mediae Tx. et al. ex von Rochow 1951 – **S.m.** (рудеральные сообщества однолетников).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ динамики фитосоциологического спектра РС показал себя эффективным методом характеристики изменения флористического состава РС в ходе любой сукцессии. В приведенных далее примерах будет показано, что при пастбищной дигрессии и в ходе рекреационной сукцессии снижается доля видов-дискрайзеров – т.е. видов не устойчивых к влиянию фактора, вызвавшего сукцессию. При этом увеличивается доля видов-инкрайзеров из состава ценофлор классов растительности пастбищ, адаптированных к высокой интенсивности вытаптывания. Поскольку число видов-дискрайзеров из богатовидовых ценофлор классов луговой и степной растительности значительно больше, чем видов-инкрайзеров из ценофлор классов рудеральной растительности с бедным видовым составом, в ходе таких сукцессий проис-

ходит снижение видового богатства РС. При восстановительных сукцессиях, напротив, на смену видам-дискрайзерам из состава ценофлор классов рудеральной растительности приходят виды-инкрайзеры из ценофлор классов естественной или полустепной растительности. В этом случае число видов-инкрайзеров обычно больше, чем число видов-дискрайзеров, и потому в ходе сукцессии видовое богатство РС увеличивается.

Синтаксономический анализ пастбищной дигрессии

Проиллюстрируем возможности использования синтаксономии для изучения пастбищной дигрессии на примере ковыльно-разнотравных степей Зауралья.

С использованием синтаксономического анализа была построена серия из 5 синтаксонов, соответствующие 5 стадиям пастбищной дигрессии степных РС.

От I стадии к V происходит смена первичных доминантов (*Stipa zalesskii*) вторичными доминантами – плотнокустовыми злаками (*Stipa capillata*, *Festuca pseudovina*), а затем рудеральным устойчивым к выпасу многолетником *Artemisia austriaca*. На заключительной стадии сукцессии доминирование переходит к однолетнику-рудералу *Ceratocarpus*

arenarius, который поселяется вследствие нарушения дернины выпасом и соответственно снижения уровня замкнутости РС. В ходе сукцессии падает проективное покрытие и уменьшается число видов. Во флористическом составе количество устойчивых видов ограничено, преобладают дискрайзеры, представленные степными видами класса *Festuco-Brometea*. При этом, число инкрайзеров (видов, адаптированных к высоким пастбищным нагрузкам) невелико. В составе этой группы виды-пастбишники классов *Polygono-Poetea* и *Polygono-Artemisietea*, а также однолетники-рудералы класса *Stellarietea mediae*. Вследствие различия в соотношении числа дискрайзеров и инкрайзеров происходит снижение видового богатства.

Динамика фитосоциологического спектра (рис. 1) показывает, что при пастбищной дигрессии резко уменьшается доля видов луговых степей порядка *Festucetalia valesiaca*. В то же время доля видов настоящих степей *Helictotricho-Stipetalia* изменяется в меньшей степени, что позволяет говорить о ксерофитизации РС вдоль градиента пастбищной нагрузки. Резко увеличивается доля видов класса степных пастбищ *Polygono-Artemisietea*. Участие рудеральных видов из класса *Artemisietea vulgaris* возрастает вплоть до IV стадии, а затем снижается.

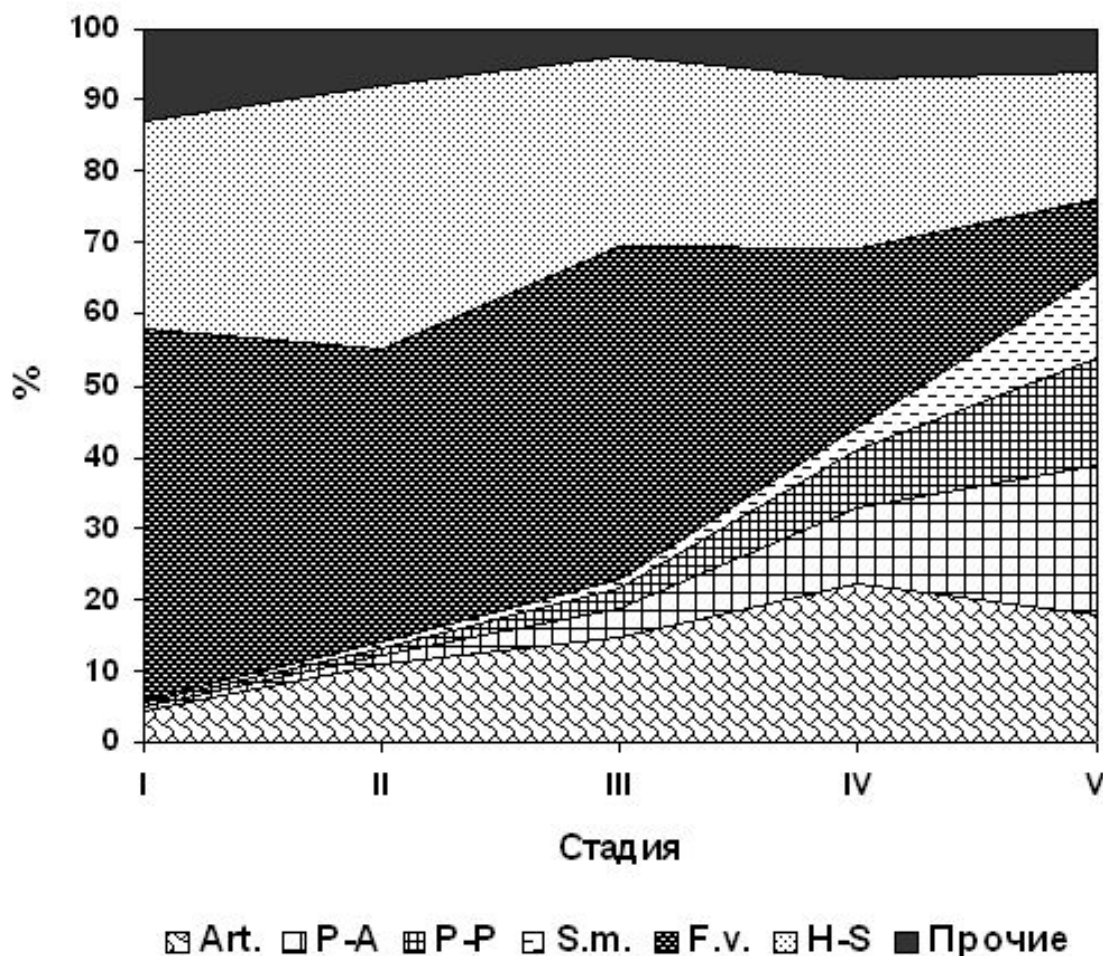


Рис. 1. Динамика фитосоциологического спектра при пастбищной дигрессии ковыльно-разнотравных степей.
Примечание. В состав прочих видов также включены виды, аффиные классу *Trifolio-Geranietea*.

Синтаксономический анализ рекреационной сукцессии лугового сообщества.

Принципиальная схема рекреационной сукцессии лугового сообщества, представленная 5 стадиями совпадает с аналогичными изменениями растительности при сукцессии пастбищной дигрессии. В два раза снижается проективное покрытие и более чем в два раза – видовое богатство. Отличие заключается лишь в том, что в луговых серийных РС отсутствуют четко выраженные доминанты, подобные ковылям и типчаку в степях. Группа устойчивых видов также немногочисленна, в ее составе один луговой вид (*Poa pratensis*), вид лесных опушек (*Veronica chamaedrys*) и два рудеральных вида пастбищ (*Achillea millefolium*, *Taraxacum officinale*). Преобладают дискрайзеры, инкрайзеров немного, все они представляют класс *Polygono-Poetea*

и на заключительной стадии сукцессии становятся доминантами (*Amoria repens*, *Polygonum aviculare* и др.). Синтаксоны двух последних стадий характерны для луговых пастбищ, испытывающих высокие нагрузки в окрестностях населенных пунктов.

Картина изменения состава РС четко отражается фитосоциологическим спектром (рис. 2). На рисунке очевидно различное отношение к сукцессии видов лесных среднегорных лугов порядка *Carici-Crepidetalia* и типичных луговых видов порядка *Arrhenatheretalia*. Первые быстро исчезают, а вторые сохраняются до последних стадий, хотя и снижают долю участия на последней стадии сукцессии. На заключительных стадиях резко возрастает участие видов класса луговых пастбищ *Polygono-Poetea*.

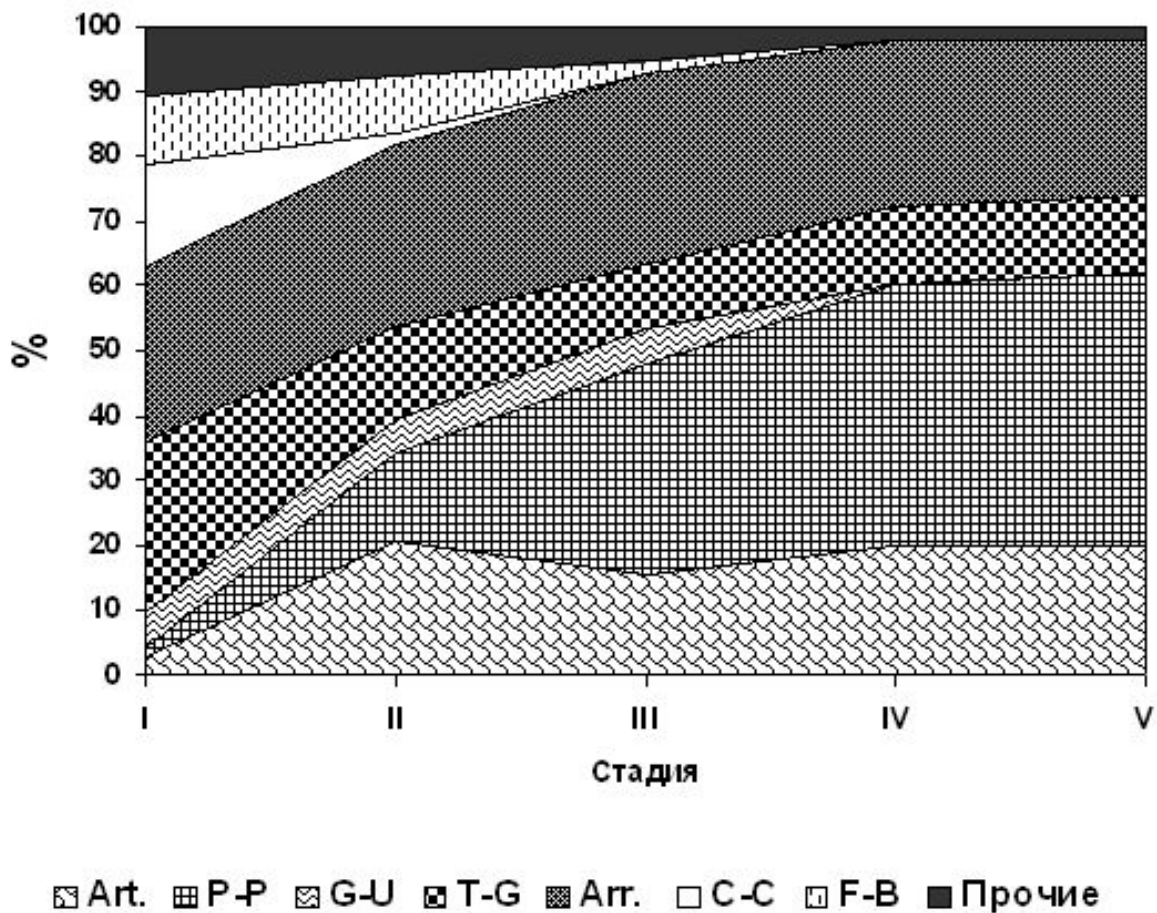


Рис. 2. Динамика флористического состава при рекреационной сукцессии лугов.

Примечание. В состав прочих видов также включены виды, аффинные классам *Stellarietea mediae*, *Brachipodio-Betuletea*.

Синтаксономический анализ восстановительных сукцессий.

При изучении восстановительных сукцессий в горно-лесной зоне Южного Урала (пояс широколиственных лесов), была возможность установить возраст РС, представляющих разные стадии процесса. На основе экстраполяции пространственного ряда во временной построен хроноклин. Рассматриваемый пример представляет достаточно редкий

вариант изучения сукцессий – восстановление растительности на месте заброшенных 20-60 лет назад населенных пунктов. В последние 20 лет процесс забрасывания поселений прекратился, и потому у авторов отсутствовала возможность проследить закономерности изменения состава РС на инициальной стадии сукцессии.

Изученные восстановительные сукцессии значительно отличались от типичного процесса лесо-

восстановления в лесной зоне со стадиями: высоко- травье, вторичный лес с *Betula pendula* и *Populus tremula*, лес с доминированием первичных пород. Вследствие высокой нитрификации почв пионером сукцессии становился агрессивный вид *Urtica dioica* (представляет стратегию RC, т.е. эксплерент-виолент), который при отсутствии хозяйственного использования травостоя удерживает свои позиции на протяжении нескольких десятков лет. В таких случаях цикл азота приобретает замкнутый характер – потребленный растениями азот возвращается в почву после их отмирания. Возобновления деревьев не наблюдается, и внедрение других видов трав из числа луговых и рудеральных происходит крайне медленно. Эта сукцессия соответствует модели ингибирования [7] или «задержанной» (arrested) сукцессии [9].

Ситуация меняется, если территория заброшенной деревни используется как сенокос или, особенно, как пастбище. В этом случае с отчуждаемой фитомассой из почвы выносятся азот, и крапива теряет свои ценотические позиции. Кроме того, при пастбищном использовании на восстановительную сукцессию налагается сукцессия пастбищной дигрессии и происходит отбор видов, толерантных к пастбищным нагрузкам.

На всех трех стадиях залежного варианта сукцессии отмечается высокое постоянство *Urtica dioica*, которая, как отмечалось, ингибирует восстановительную сукцессию. При этом на первых двух стадиях она является доминантом. На третьей стадии доминантом становится также рудеральный вид *Chaerophyllum prescottii*, видовое богатство увеличивается с 6 до 20, но в фитоценологическом спектре преобладают рудеральные виды классов

Galio-Urticetea, *Artemisietea vulgaris* и *Stellarietea mediae*. Внедрение луговых видов класса *Molinio-Arrhenatheretea* происходит очень медленно и их постоянство остается невысоким.

По-иному выглядит восстановительная сукцессия при пастбищном использовании травостоя. За счет подавления доминанта *Urtica dioica* уже на первой стадии видовое богатство достигает 30, на второй стадии возрастает до 41, но при сильном выпасе оно снижается до 23. Таким образом, эта сукцессия иллюстрирует «гипотезу умеренных нарушений» (intermediate disturbance hypothesis), в соответствии с которой при умеренных нарушениях видовое богатство PC возрастает, при сильных – снижается [8,10]. Фитоценологический спектр существенно отличается от описанного ранее залежного варианта сукцессии: в видовом составе преобладание переходит к видам класса *Molinio-Arrhenatheretea*, которые формируют группу устойчивых видов. На третьей стадии сукцессии доминируют виды класса *Polygono-Poetea*, характерные для PC, подвергающихся высоким пастбищным нагрузкам.

Различие двух вариантов восстановительной сукцессии особенно наглядно при сравнении динамики фитоценологических спектров (рис. 3 а,б). Если при залежном «задержанном» варианте сукцессии (рис. 3а) изменений фитоценологического спектра практически не происходит, то во втором пастбищном варианте (рис.3б) очевидно повышение роли видов-пастбищников класса *Polygono-Poetea*. Кроме того, с I стадии сукцессии большее участие в составе PC принимают виды лугов порядка *Arrhenatheretalia*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11-04-97008-р_поволжье_а и №10-04-00334-а.

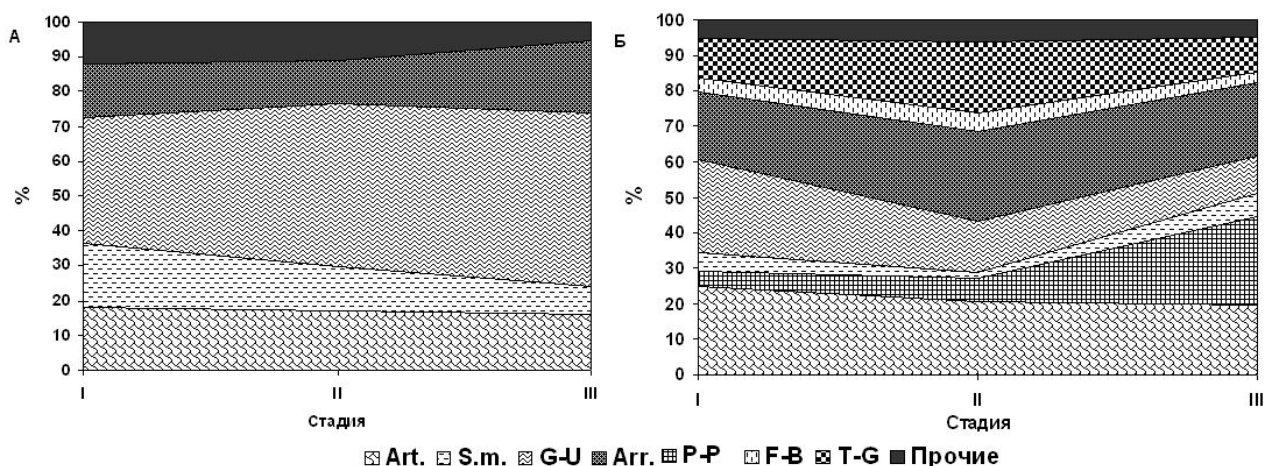


Рис. 3. Динамика флористического состава при восстановительной сукцессии на месте заброшенных населенных пунктов. а – залежный вариант; б - пастбищный вариант.

Примечание. В состав прочих видов также включены виды, аффиинные классам *Stellarietea mediae*, *Festuco-Brometea* и порядку *Molinietalia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Миркин Б.М., Ямалов С.М., Баянов А.В., Наумова Л.Г. Вклад метода Браун-Бланке в объяснение причин видо-

вого богатства растительных сообществ // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 4. С. 285-295.

2. Муллагулов Р.Т. Сукцессии растительных сообществ и изменение признаков почв под влиянием выпаса в зональ-

ных вариантах степных экосистем Башкирского Зауралья. Автореф. дис... канд.биол.наук. Уфа, 2010. 16 с.

3. Сайфуллина Н.М. Восстановительные сукцессии растительности на территории заброшенных деревень горно-лесной зоны Республики Башкортостан. Автореф. дисс...канд. биол. наук. Уфа, 2006. 24 с.

4. Ямалов С.М. Синтаксономия и динамика травяной растительности Южно-Уральского региона. Автореф. дис...докт. биол. наук. Уфа, 2011. 32 с.

5. Ямалов С.М., Сайфуллина Н.М., Миркин Б.М. Травяная растительность заброшенных населенных пунктов горно-лесной зоны Республики Башкортостан // Растительность России. СПб., 2008. №12. С.104-131.

6. Ямалов С.М., Султангареева Л.А. Синтаксономия и характеристика растительности. Травяная растительность // Флора и растительность Национального парка «Башкирия». Уфа, 2010. С. 157-240.

7. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. V. 3. № 982. P.1119- 1144.

8. Rixen C., Haag S., Kulakowski D., Bebi P. Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt // J. Veget. Sci. 2007. V. 18. P. 735–742.

9. Sonnier G., Shipley B., Navas M.-L. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities // J. Veget. Sci. 2010. V. 21. № 6. P. 1014–1024.

10. Vonlanthen C.M., Kammer P.M., Eugster W., Bühler A., Veit H. Alpine vascular plant species richness: the importance of daily maximum temperature and pH // Plant Ecol. 2006. V. 184. № 1. P. 13-25.

USE THE PHYTOSOCIOLOGICAL SPECTRUM TO STUDY THE ANTHROPOGENIC VEGETATION DYNAMICS

© 2012 S.M. Yamalov¹, A.V. Bayanov², N.M. Sayfullina³, R.M. Khaziahmetov², B.M. Mirkin⁴

¹Botanical Garden-institute Ufa Scientific Centre Russia Academy of Sciences, Ufa

²Bashkir State University, Ufa

³Shul'gan-Tash State Nature Reserve, Irgizly

⁴Institute of Biology, Ufa Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Ufa

The analysis of three variants of vegetation anthropogenic dynamics using phytosociological spectrum: pasture digression, recreational and restorative succession, was carried out.

Key words: *syntaxonomy, vegetation dynamics, succession, phytosociological spectrum, South Ural.*