

© ГрГУ им.Я.Купалы

**РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ
ПАРЦЕЛЛ *QUERCETA ROBURIAE***

Е. М. НАСУТА, О. В. СОЗИНОВ

Experiments were carried out on the territory of Grodno district, by the method of permanent sample plots in the gaps *Querceta roburiae*. Ecological regimes cenoses measured on scales of D.N. Tsyganov and L.G. Ramensky; observed specters of biological, ecomorphs and ecological-cenotic groups. In process of a gap succession the cyclic changes of species richness, abundance, and ecological biomorphological cenosis specters were revealed. Increasing of soil richness and reduction of the illumination level in undercover space in the process of recovery of ecosystem were noted

Ключевые слова: *Quercus robur*, флуктуация, парцелла

Изучение флуктуаций растительности разновозрастных парцелл является одним из этапов фитоценотического исследования мозаичности разновозрастных сообществ, в частности дубрав, одной из проблем естественного восстановления которых является быстрое заполнение в пологе освободившегося пространства в 1-м ярусе спутниками дуба (*Quercus robur* L.), интенсивное разрастание подлесочного и кустарникового ярусов [1].

Исследования проводили на территории урочища Грандичи в полевые сезоны 2007–2010 гг. методом постоянных пробных площадей (ППП) ($S=400\text{ м}^2 \times 5$) в парцеллах («окнах») среднего и малого размера, дифференцированных по площади и степени зарастания. В пределах каждой пробной площади проводили стандартное геоботаническое описание [1–5]. Экологические режимы ценозов определяли по шкалам Д.Н. Цыганова и Л.Г. Раменского [6–8]; отмечали спектры био-, экоморф и эколого-ценологических групп [9–11]. Парцеллы классифицировали по А.И. Широкову [12].

В результате анализа полученных геоботанических данных по степени зарастания и доминирующим видом нами выделены следующие стадии развития парцелл [12]: 1). Парцеллы крупнотравья и разросшегося подлеска (ППП 1.1, 1.2, 1.4, 1.5); 2). 3). Парцеллы сомкнувшегося молодого древостоя – ППП 1.3.

Наблюдения за модельными фитоценозами показали, что видовое богатство парцелл, равно как и обилие подвержены существенным изменениям во времени (рисунок 1), что, на наш взгляд, связано как с процессом демутации парцелл (автогенная компонента), так и с естественными флуктуациями растительных сообществ в результате изменений факторов окружающей среды (аллогенная компонента).

Наибольшую стабильность флористического состава и обилия живого напочвенного покрова при их минимальных значениях выявили на ППП 1.3, где в течение всего периода исследований доминировали *Aegopodium podagraria* L., *Geum urbanum* L., *Oxalis acetosella* L., *Lonicera xylosteum* L., *Ribes alpinum* L. – мезо- и эутрофные виды, характеризующиеся широким диапазоном теневыносливости (1, 4 и 5 баллов по шкале Н. Элленберга) [9].

Aegopodium podagraria L. и *Geum urbanum* L. – типичные неморально-широкотравные виды, доминирование которых характерно для парцелл 3–4 стадий развития, равно как и содоминирование бореальной *Oxalis acetosella* L., которая в квазиклиматических лесах с хорошо выраженными окнами доминирует в валежинах средней стадии разложения или подкроновом пространстве [1, 12]. Следует также заметить, что, отнесенная к группе факультативных гелиофитов *Aegopodium podagraria* L., меж тем проявляет способность к длительному существованию в субоптимальных условиях при переходе побегов в квазисенильное состояние [1]. Таким образом, флористический состав ППП 1.3 отличается стабильностью и характерен для парцелл стадии молодого древостоя [12].

Доминирование на ППП 1.1 кустарниковых форм, в том числе факультативного гелиофита *Swida sanguinea* (L.) Opiz (7 баллов по шкале Н. Элленберга), а также возрастание с течением времени доли участия *Impatiens parviflora* DC. и уменьшение – *Pyrola rotundifolia* L. согласуется с данными о естественном увеличении обилия крупнотравья и кустарников при образовании парцеллы и уменьшении доли участия бореальных видов [12].

На ППП 1.2 в числе доминант присутствует и *Rubus idaeus* L. [12], являющийся вегетативно подвижным видом с быстрой реакцией на появление «окон» и приуроченностью к микросайтам с низкой сомкнутостью древесного полога [1].

Появление на ППП 1.4 и 1.5 в числе доминант помимо неморального широколистного *Geum urbanum* L. типично-бореального вида *Vaccinium myrtillus* L., для которого характерна приуроченность к валежу средних стадий разложения и подкроновому пространству, на наш взгляд, является ключевым признаком перехода парцеллы к следующей стадии развития – «окнам поднявшегося подлеска» [1, 12].

Изменение обилия и видового богатства фитоценозов в период 2007–2010 гг., на наш взгляд, является результатом естественных флуктуаций в ответ на изменения условий окружающей среды. Так в 2010 г., в котором было отмечено повышение среднелетней температуры на 3 °С над климатической нормой и уменьшение количества осадков, нами зафиксировано и уменьшение видового богатства на ППП 1.1, 1.2 и 1.4 в 2010 г.

В спектре жизненных форм наиболее существенные изменения происходят с группами летнезеленых деревьев, кустарников и многолетних трав (рисунок 2).

Установлено наличие отрицательной зависимости между изменением доли участия в спектре жизненных форм групп летнезеленых кустарников и многолетних трав ($r = -0,91$, $p < 0,05$), что является подтверждением повышенного уровня трансбиотической конкуренции между данными группами, которая усугубляется с переходом парцеллы от ранних стадий развития к поздним, где доля

участия многолетних летнезеленых трав снижается до минимального уровня 18,2 %, а летнезеленых кустарников возрастает до максимума в 54,6 %. По нашему мнению это связано с тем, что синузия кустарников, сформировавшаяся в процессе развития парцеллы, выступает по отношению к подчиненной синузии трав как мощный эдификатор, в первую очередь по отношению к уровню освещения. Морфологическая поливариантность *Lonicera xylosteum* L., *Frangula alnus* Mill., *Euonymus verrucosa* Scop. позволяет переходить от аэроксильных вегетативно-неподвижных форм, характерных для опушек или парцелл ранних стадий развития, к эпигеогенно-геоксильным, приуроченным к подпологовому пространству, сохраняя при этом доминирующую по отношению к травяно-кустарничковому ярусу позицию [1].

Трансформация кустарниками светового режима отражается в изменении характера распределения ФАР в парцеллах разных стадий развития. Доля участия факультативных гелиофитов во флористическом составе разновозрастных парцелл стабильно высокая на протяжении всего периода исследований. Наименьших значений она достигает на ППП 1.3, относящейся к типу парцелл стадии молодого древостоя, где сомкнутый полог препятствует поступлению ФАР на нижние ярусы, создавая условия максимального благоприятствования для теневыносливых видов (рисунок 3).



Рис. 1. Изменение видового богатства и среднего суммарного проективного покрытия в модельных фитоценозах в периоды 2007 – 2010 гг.

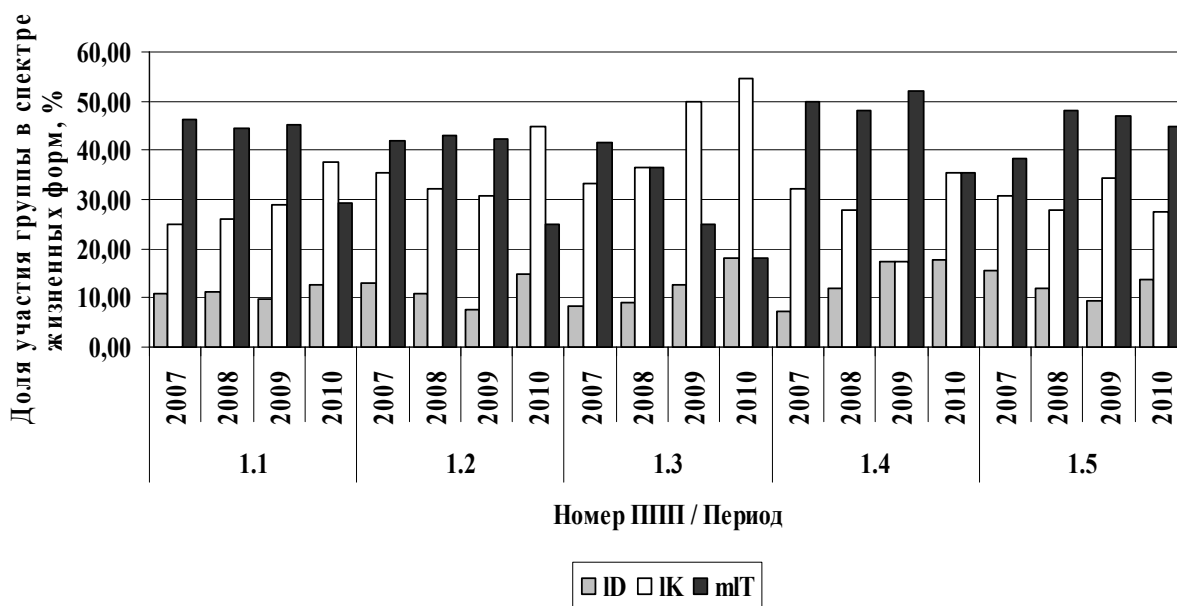


Рис. 2. Динамика спектра жизненных форм на модельных пробных площадях в период 2007 – 2010 гг.

ID – летнезеленые деревья; IK – летнезеленые кустарники; mT – многолетние травы.

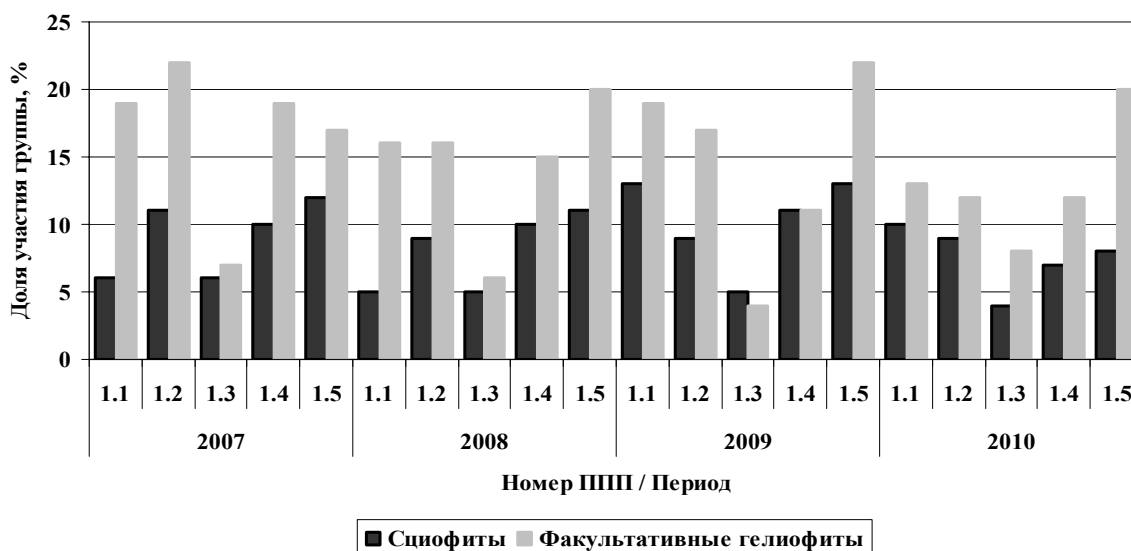


Рис. 3. Динамика спектра гелиоморф на пробных площадях в 2007 – 2010 гг.

Однако корреляционный анализ демонстрирует наличие достоверной положительной связи между изменением количества факультативных гелиофитов и сциофитов на пробных площадях ($r = 0,66$, $p < 0,05$), что свидетельствует о более тесной связи данных групп, выходящих за рамки трансбиотических взаимоотношений по световому ресурсу и комплементарном воздействии экологических режимов на формирование цельного ценоза.

Изменения соотношения эколого-ценотических групп в парцеллах незначительны. В целом в период 2007–2010 гг. сохраняются взаимоотношения между основными группами: для молодых парцелл характерно доминирование неморальных (от 47 до 66 % общего состава) и бореальных (16,7–29 %) видов, стабильно высокие доли участия лугово-опушечной и нитрофильной групп (4,7–14 % и 6,7–15,3 % соответственно), что на наш взгляд свидетельствует о гетерогенности среды обитания.

Для парцеллы стадии молодого древостоя в период 2007–2009 гг. отмечено снижение доли участия неморальных видов (от 84 % до 70 %) и увеличение – нитрофильных (с 13 % до 27 % от общего числа видов). Лугово-опушечная группа отсутствует, что согласуется с литературными данными о приуроченности эколого-ценотических групп видов к определенному рода местообитаниям [1].

Для экологических факторов, диагностированных по шкалам Д.Н. Цыганова, нами отмечена относительная стабильность: влажнолесолуговой режим при небогатых почвах с достаточным (ППП 1.1, 1.2, 1.4 и 1.5) или высоким (ППП 1.3, 1.4 в 2010 г.) уровнем обеспеченности азотом, слабокислым (ППП 1.1, 1.2, 1.4 и 1.5) или нейтральным рН (ППП 1.3, 1.4 в 2010 г.), слабопеременном увлажнении.

Из отмеченных нами параметров наибольшие изменения претерпевает режим трофности почв (ППП 1.2, 1.4), которая повышается от уровня достаточно обеспеченных (7 баллов по шкале Д.Н. Цыганова) до богатых (8) азотом. Для парцеллы третьей стадии развития нами диагностирован стабильно более высокий уровень трофности почв по отношению к молодым парцеллам (9–10 баллов по шкале Д.Н. Цыганова).

Изменения уровня освещения носит сложный характер с явным увеличением затенения в фитоценозах ППП 1.1 и 1.2, связанных с переходом светового режима полукрытых пространств к режиму светлых лесов. Для ППП 1.5 изменения носят обратный характер, что на наш взгляд вызвано сложной структурой полога и эффектом сложения «окон», вследствие которого соседние парцеллы оказывают влияние на изменения структуры и характера освещения исследуемой. На ППП 1.3 и 1.4 установлен относительно стабильный режим освещения, свойственный светлым лесам, что свидетельствует о сформированной структуре ценоза и согласуется с инструментальными данными.

По экологическим шкалам Л.Г. Раменского в период 2007–2010 гг. на модельных ППП нами отмечена относительная стабильность условий произрастания – влажнолуговой тип гидрорежима, небогатые мезотрофные почвы со слабым уровнем нарушений и переменным обеспеченным типом увлажнения, что соответствует данным по шкалам Д.Н. Цыганова и свидетельствует об адекватности и сопоставимости шкал Д.Н. Цыганова и Л.Г. Раменского при фитоиндикации экологических режимов. Флуктуации для остальных факторов незначительны.

Следует отметить стабильно более высокий показатель трофности почв на ППП 1.3, относящейся к парцелле более поздней стадии развития, согласующийся с аналогичным показателем по шкалам

Д.Н. Цыганова. Богатые азотом почвы объясняют возможность доминирования во флористическом составе ППП 1.3 типичного нитрофила *Aegopodium podagraria* L. (8 баллов по шкале Н. Эллэнберга), несмотря на не самые благоприятные для данного вида условия освещения. В парцеллах ранних стадий развития *Aegopodium podagraria* L. отсутствует.

Дисперсионный анализ подтверждает наличие тесной взаимосвязи между уровнем богатства почв и количеством видов в травяно-кустарничковом ярусе ($\chi^2 = 67,56$ % при $p = 0,016$ для шкалы Д.Н. Цыганова и $\chi^2 = 61,79$ %, $p = 0,00028$ – для шкалы Л.Г. Раменского), а также высокую значимость уровня кислотности почв для флористического богатства ($\chi^2 = 72,37$ %, $p = 0,0079$). Повышение трофности почв, на наш взгляд, связано с процессами детрификации и возвратом биогенов в почву, что является необходимым фактором для нормального функционирования экосистемы [13] и еще одним функциональным элементом ценогомеостаза.

Для всех модельных фитоценозов на протяжении 2007–2010 годов сохраняется высокий уровень флористического сходства, достигающий 94 % включения флористического состава (ППП 1.1). Однако в процессе развития наблюдается флористическая дивергенция: для ППП 1.1 от 68,5 % сходства ценофлор описаний 2007 и 2008 гг. до 64 % – 2007 и 2010 гг. Данные изменения, на наш взгляд отражают закономерное течение сукцессионных процессов, связанных с переходом парцелл к следующей стадии развития при сопутствующем уменьшении видового богатства [1].

Наиболее существенные изменения нами выявлены для парцеллы стадии молодого древостоя, где изначальный уровень мер включения не превышает 72 %, а уровень общего сходства, составлявший 65 % для описаний 2007 и 2008 гг., снижается до 63 % и 58 % (описания 2008 и 2009 гг., 2007 и 2009 гг. соответственно), и достигает минимального значения сходства (45,5 %) между описаниями 2007 и 2010 г.

Однако следует отметить, что с учетом изначального невысокого уровня флористического богатства, любые флуктуации видового состава на данной ППП будут иметь более выраженный характер.

Вместе с тем, высокий уровень взаимного включения флористического состава по описаниям «хронологического соседства», (не менее 42 % для молодых парцелл и 38 % – для зрелой) свидетельствует о высокой способности растительных сообществ к изменению состава и структуры при сохранении общих функциональных векторных свойств ценогенеза.

Таким образом, при флуктуациях флористического состава и экологических режимов разновозрастные парцеллы сохраняют свойства, характерные текущей стадии развития: уровень видового богатства, спектр доминирующих видов и эколого-ценотических групп. Вместе с тем однонаправленное изменение в процессе развития парцеллы биотических (локальное изменение конкурентных отношений) и абиотических факторов, в частности светового режима подпологового пространства и уровня трофности почв, определяет гетерогенность местообитаний на эндоценотическом уровне и способствует поддержанию уровня видового разнообразия и условно стабильного гомеостаза сообщества в целом.

Литература

1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов. – Москва: Наука, 2004. – Кн. 1 / Отв. ред. О.В. Смирнова. – 2004. – 479 с.
2. Федорук, А.Т. Ботаническая география. Полевая практика / А.Т. Федорук. – Минск: БГУ, 1976. – 224 с.
3. Ипатов, В.С. Методы описания фитоценоза / В.С. Ипатов. – Санкт-Петербург: СПбГУ, 2000. – 89 с.
4. Ипатов, В.С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. Учебно-методическое пособие / В.С. Ипатов, Д.М. Мирин. – СПб, 2008. – 71 с.
5. Алехин, В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения / В.В. Алехин. – М.: Изд-во Московского университета, 1986. – 216 с.
6. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – Москва: Наука, 1983. – 195 с.
7. Бузук, Г.Н. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д.Н. Цыганова) / Г.Н. Бузук, О.В. Созинов // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. / Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск: Право и экономика, 2009. – Вып. 37. – С. 356–362.
8. Раменский, Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский [и др.]; под общ. ред. Л.Г. Раменского. – Минск: Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, 1956. – 472 с.
9. Ellenberg, H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg. – Gottingen, 1992. – 282 s.
10. Смирнов, В.Э. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа / В.Э. Смирнов, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 2006. – Том 111, Вып.2. – С. 36–47.
11. Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И.Г. Серебряков // Полевая геоботаника. Т.3. – М., Л.: Наука, 1964. – С. 146–208.
12. Широков, А.И. Мозаичная организация малонарушенных хвойно-широколиственных лесов Европейской России / А.И. Широков // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 349–351.
13. Гутовски, Е. Зачем лесу мертвая древесина? / Е. Гутовски [и др.]. – Свободин: Изд-во «Клуб натуралистов». – 63с.