

КОМПЛЕКСНЫЙ ГРАДИЕНТ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ БУКОВЫХ ЛЕСОВ КРЫМА

Корженевская Ю.В., аспирант, кафедра ботаники

В любой из моделей организации растительных сообществ ведущую роль играет экотоп как совокупность абиотических факторов среды. Экотоп – это первое “сито”, которое определяет состав видов, претендующих на участие в сообществе.

Экотоп включает множество факторов, которые действуют на сообщество не порознь, а ассоциируются во взаимодействующие совокупности – комплексные градиенты [1]. Чистых экологических факторов вне комплексных градиентов, видимо нет, так как изменение любого из них вызывает цепную реакцию изменения других факторов, включая и вторичные биотические эффекты, такие как эдификаторное влияние доминантов и интенсивность конкуренции.

Количество комплексных градиентов определяющих состав сообществ и сложность этих градиентов в разных случаях различны, причем в любом, или почти в любом случае возможно установить главный комплексный градиент. Ведущие комплексные градиенты всегда включают в своем составе лимитирующие факторы среды, которые находятся в максимуме или минимуме и потому сильнее чем прочие, влияют на распределение и развитие растений. В этой статье приводятся результаты количественной оценки вклада денудационных процессов в организацию растительных сообществ буковых лесов и роль объединения этого фактора в комплексный градиент с ценотическим влиянием бука.

Для статистической обработки был использован массив состоящий из 303 геоботанических описаний (219 из которых выполнены на известняковых отложениях, 84 на магматических породах). Часть описаний выполнена автором в 1995–97 гг., кроме того использован архив фитоценотеки ГНБС (для целей, решаемых в статье ранее не использовался).

Будучи весьма требовательным к влаге, бук в горах Крыма приурочен к территории с максимальным количеством осадков (более 700 мм/год). Этот ареал *F. orientalis* характеризуется влажным, умеренно прохладным климатом с умеренно мягкой зимой. Среднегодовая температура воздуха в зависимости от высоты над уровнем моря (в.н.м.) колеблется от 6 до 9⁰С. Преобладающими являются бурые горнолесные почвы, мощность которых варьирует от нескольких сантиметров до 1,5 м. Формируются они на юрских известняках и породах магматического происхождения. Отличия горных пород связанные с их химическим составом, обуславливают различия в скоростях процессов выветривания, интенсивность которых на известняках ниже, чем на габбро-диоритах на 1 – 2 порядка.

На магматических породах размещена субассоциация (субасс.) *Epipactio-Tilio-Fagetum dentarietosum* входящая в состав ассоциации (асс.) *Epipactio-Tilio-Fagetum*, вторая субасс. *Epipactio-Tilio-Fagetum pinetosum (kochiana)* этой же ассоциации занимает увлажненные поверхности известняковых склонов. Асс. *Carici-Aceri-Fagetum* включает две субассоциации (*Carici-Aceri-Fagetum pinetosum (pallasiana)* и *Carici-Aceri-Fagetum argetosum*), всецело встречающиеся на склонах, сложенных

известняками. Эти ассоциации, сменяющие друг друга в разных экологических условиях, относятся к союзу *Fagion orientalis*, порядку *Fagetalia orientalis* [2]. Буковые леса Крыма включены в класс *Quercio-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937*, и по своей структуре, флористическому и синтаксономическому составу близки к аналогичным горным лесам Кавказа и Балкан, но значительно беднее и однообразнее их.

Методом изучения распределения растительности по градиентам среды был выбран прямой градиентный анализ [4], который был проведен по 10 факторам, характеризующим биотические и абиотические условия среды (толщина, объем и проективное покрытие подстилки, сомкнутость крон, высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона, щебнистость поверхности, а также число видов и проективное покрытие травяного яруса). Каждый из факторов предварительно был разбит на пять равных градаций (от минимального к максимальному значению).

Интерпретация результатов градиентного анализа по 10 факторам значительно облегчается если предварительно выполнить корреляционный анализ взаимосвязи самих факторов (табл.1).

Сравнение матриц, несмотря на их общее сходство, позволяет выявить интересные тенденции, которые проявляются вследствие более медленных процессов денудации на интрузивных горных породах, плотная, с отсутствием трещиноватости поверхность которых, препятствует инвазии новых видов в фитоценозы. Как следствие этого, более низкие значения положительной связи между числом видов и сомкнутостью крон, и более высокие значения отрицательной зависимости между числом видов и толщиной подстилки.

Сильную корреляционную связь, близкую к функциональной, имеют сопряженные между собой признаки толщины и покрытия подстилки, достигающие приблизительно одинаковых значений (0,89 и 0,84) на известняках и габбро-диоритах, соответственно. Близкими значениями корреляции, подчеркивающими наличие положительной связи на исследуемых горных породах, характеризуются такие признаки как, проективное покрытие травяного яруса и число видов, а также имеющие отрицательную зависимость сомкнутость крон и щебнистость.

Вследствие того, что на известняках процессы денудации интенсивнее, более высокие значения положительных связей между толщиной подстилки, ее покрытием и объемом, а также между объемом подстилки и сомкнутостью крон. В тоже время интенсивные процессы разложения породы в меньшей степени зависят от высоты над уровнем моря и потому высота над уровнем моря в меньшей степени связана с щебнистостью и толщиной подстилки. В тоже время отмечается тенденция усиления зависимости щебнистости с крутизной и экспозицией склона.

Умеренной положительной связью характеризуется зависимость крутизны склонов с толщиной и покрытием подстилки, можно также говорить о наличии отрицательной связи между объемом подстилки и числом видов.

Значительная сила влияния щебнистости на число видов в фитоценозах характерная для буковых лесов расположенных на известняковых горных породах сопряжена с отрицательными значениями этого показателя на интрузиях. Это свидетельствует о том, что плотность и каменистость габбро-диоритов влечет за собой вымывание семян, оголение корней, угнетение вегетативной сферы растений и др.

Fagus orientalis является сильным эдификатором, в связи с чем действия экологических факторов (крутизна, экспозиция склонов, трофность почв и т.д.) в этих лесах изменяют лишь наиболее переменный фитоценотический показатель – проективное покрытие видов травяного яруса, сопряженность с факторами характеризующими основную лесобразующую породу, представлена незначительными, или, в некоторых случаях, умеренными корреляционными связями.

Для оценки роли фактора денудации на формирование фитоценозов буковых лесов мы сравнивали его влияние с ВНУМ и сомкнутостью крон, как главные абиотические, и биотические факторы, воздействующие на сообщества. В качестве результирующих признаков использовалось видовое богатство и проективное покрытие видов травяного яруса.

Кроме того, после определения характера влияния различных факторов организации на эти интегральные показатели сообществ с использованием одномерного градиентного анализа мы оценивали интенсивность процесса смены видов на этих экологических осях.

Поскольку денудационные процессы по разному воздействуют на растительность, сформировавшуюся на известняках и габбро-диоритах, то анализ влияния этих факторов проводился отдельно для двух выборок описаний.

Для облегчения сравнения результатов градиентного анализа мы закодировали типы распределения видов: 0 – распределение равномерное, вид не показал достоверной связи с изменением фактора на градиенте; А – вид с модой в классе минимальных значений; В – с модой в средних классах; С – с модой в классе максимальных значений.

Для сравнения были использованы таксоны встретившиеся в выборках описаний хотя бы 10 раз. Мы оценивали постоянство видов на градиенте классами применяемыми в методе Ж. Браун-Бланке. Это позволило при превышении постоянства на два класса считать тенденцию изменения представленности вида на градиенте устойчивой. Результаты сравнения показаны на табл. 2,3.

Нетрудно видеть, что на известняках отношение видов к абиотическим факторам большей частью характеризуется отсутствием достоверной связи с рассматриваемыми факторами, это объясняется наличием в сообществах видов имеющих широкую амплитуду толерантности к определенным факторам среды. Хотя и намечается тенденция смещения кривой распределения видов по градиенту объем подстилки, скоррелированному с фактором денудации к минимальным значениям (у видов характеризующих данный тип сообществ оптимум смещается в сторону низких значений). На габбро-диоритах с этим градиентом связаны виды имеющие моду в классах средних значений.

На градиенте фактора сомкнутость крон распределение видов сконцентрировано между точкой оптимума и минимальными значениями, что свидетельствует об недостаточном освещении для видов травяного яруса под пологом леса. Это характерно для обеих изученных типов горных пород.

Таблица 1.
Корреляционный анализ основных экологических факторов и характеристик фитоценозов
буковых лесов на различных горных породах

	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
B		-0,19±0,07	-0,39±0,06	-0,35±0,06	0,41±0,06	0,13±0,07	-0,05±0,06	-0,11±0,07	0,50±0,05	0,55±0,05
C	-0,37±0,10		0,88±0,03	0,07±0,07	0,08±0,06	0,18±0,06	0,33±0,06	-0,04±0,07	-0,06±0,06	-0,16±0,06
D	-0,27±0,10	0,84±0,05		0,19±0,07	0,45±0,06	0,02±0,07	0,21±0,06	0,02±0,06	-0,31±0,06	-0,32±0,06
E	-0,39±0,10	0,47±0,09	0,53±0,09		0,10±0,06	-0,13±0,07	-0,19±0,07	0,05±0,06	-0,30±0,06	-0,13±0,07
F	0,12±0,10	-0,09±0,10	0,32±0,10	0,40±0,10		-0,30±0,07	-0,29±0,06	0,02±0,06	-0,54±0,05	-0,36±0,06
G	-0,10±0,10	0,09±0,11	0,08±0,11	0,03±0,11	-0,10±0,11		0,31±0,06	-0,29±0,06	0,26±0,06	0,01±0,06
H	-0,17±0,10	0,37±0,11	0,29±0,11	0,06±0,09	-0,19±0,11	0,29±0,11		0,39±0,07	-0,01±0,06	0,11±0,06
I	-0,26±0,11	-0,01±0,10	-0,16±0,11	-0,26±0,11	-0,45±0,09	0,08±0,11	0,05±0,11		-0,06±0,06	-0,12±0,06
J	-0,20±0,11	0,15±0,11	-0,15±0,11	-0,28±0,11	-0,65±0,08	0,08±0,11	0,30±0,11	0,27±0,11		0,38±0,06
K	0,56±0,09	-0,23±0,11	-0,16±0,11	-0,18±0,11	0,15±0,11	-0,06±0,11	0,20±0,11	-0,07±0,11	-0,09±0,11	

BB

B - число видов; C - толщина подстилки; D - покрытие подстилки; E - объем подстилки;

F - сомкнутость крон; G - высота над уровнем моря; H - крутизна; I - экспозиция склона

J - щебнистость; K - проективное покрытие травяного яруса

AA - известняки; BB - габбро-диориты

Таблица 2.

Результаты градиентного анализа распределения видов по трем факторам среды
(на известняках)

Виды	Встречаемость вида в описаниях	Объем под- стилки	Сомкну- тость крон	Внут
<i>Carex digitata*</i>	61	A	A	A
<i>Clinopodium vulgare</i>	27	A	A	B
<i>Acer campestre</i>	87	A	A	O
<i>Galium mollugo</i>	52	A	A	O
<i>Rosa canina</i>	30	A	A	O
<i>Carpinus betulus</i>	107	A	B	A
<i>Dentaria quinquefolia</i>	79	A	B	A
<i>Neottia nidus-avis</i>	52	A	B	A
<i>Euonymus latifolia</i>	59	A	O	A
<i>Platanthera chlorantha</i>	34	A	O	A
<i>Poa nemoralis</i>	61	A	O	C
<i>Lapsana intermedia</i>	43	B	A	C
<i>Fraxinus excelsior</i>	70	B	A	O
<i>Dactylis glomerata</i>	41	B	A	O
<i>Primula vulgaris</i>	40	B	A	O
<i>Polygonatum odoratum</i>	76	B	C	B
<i>Pinus silvestris</i>	44	C	O	B
<i>Epipactis microphylla</i>	42	C	O	O
<i>Sorbus torminalis</i>	32	O	A	A
<i>Quercus petraea</i>	31	O	A	A
<i>Cornus mas</i>	38	O	B	A
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	109	O	B	C
<i>Galium odoratum</i>	85	O	B	C
<i>Arum elongatum</i>	36	O	C	A

• названия видов даны по С.К.Черепанову [5]

Видов со сходным типом распределения по трем рассматриваемым факторам среды не обнаружено. Некоторые виды характеризуются сходным распределением на двум градиентам факторов среды: *Galium mollugo* имеет одинаковое распределение по факторам сомкнутость крон и денудация с модой в классе минимальных значений. *Hieracium gentile*, *Quercus petraea*, *Galium odoratum* проявили сходное распределение по факторам сомкнутость крон и в.н.м. По факторам объем подстилки и в.н.м. - *Poa nemoralis* и *Fraxinus excelsior*. Сходным распределением по фактору денудации на известняках и габбро-диоритах характеризуется *Poa longifolia*, причем на известняковых горных породах он имеет равномерное распределение по всем трем факторам.

Таблица 3.

Результаты градиентного анализа распределения видов по трем факторам среды (на габбро-диоритах)

Виды	Встречаемость вида в описаниях	Объем подстилки	Сомкнутость крон	Внум
<i>Lapsana intermedia</i>	43	В	А	С
<i>Poa nemoralis</i>	61	А	О	С
<i>Galium mollugo</i>	52	А	А	О
<i>Veronica officinalis</i>	14	В	О	О
<i>Hieracium gentile</i>	24	О	А	О
<i>Quercus petraea</i>	31	О	А	А
<i>Dentaria quinquefolia</i>	79	А	В	А
<i>Tilia cordata</i>	38	В	В	В
<i>Galium odoratum</i>	85	О	В	С
<i>Galium aparine</i>	22	О	А	О
<i>Carex digitata</i>	61	А	А	А
<i>Carpinus betulus</i>	107	А	В	А
<i>Fraxinus excelsior</i>	70	В	А	О
<i>Platanthera chlorantha</i>	34	А	О	А
<i>Polygonatum odoratum</i>	76	В	С	В
<i>Mercurialis perrennis</i>	145	О	О	С
<i>Poa longifolia</i>	14	О	А	С
<i>Epipactis microphylla</i>	42	С	О	О

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что роль фактора денудации для буковых лесов, распространенных на известняках значительно выше, чем на габбро-диоритах, но несмотря на это он не выступает как ведущий. Несмотря на то, что роль абиотических факторов в формировании сообществ бука незначительна ими нельзя пренебрегать, т.к. в совокупности они оказывают существенное влияние. Необходимо говорить о комплексном градиенте. Эдификаторное влияние бука, выражающееся в формировании закрытых сообществ, настолько велико, что практически перекрывает действие других абиотических факторов, если они не являются лимитирующими.

Литература

1. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Изд-во «Прогресс». 1980. - 328 с.
2. Корженевский В.В., Киселев О.А. Фитоценозистема восточнобуковых лесов Южного макросклона Главной гряды Крымских гор. Труды Никитск. ботан. сада. 1982. - Т. 86. - С. 26-35.
3. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Растительность абразионных и аккумулятивных форм рельефа морских побережий и озер Крыма. Гос. Никитск. ботан. сад. 1990. - 109 с. - Деп. в ВИНТИ 10.07.90. №3822-В90.
4. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Изд-во «Наука». 1978. - 212 с.
5. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука. 1981. - 510 с.