

БИОРАЗНООБРАЗИЕ РАСТЕНИЙ НИЖНИХ ЯРУСОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ
КАК ПРЕДПОСЫЛКА ИХ УСТОЙЧИВОСТИ

В статье рассматривается биоразнообразие структурных составляющих экосистем – ярусов, синузий и др., которые отличаются от носителя сальной самостоятельностью.

Ключевые слова: лесные экосистемы, устойчивость, биоразнообразие, травяно-кустарничковый ярус, структура популяций.

Постановка проблемы. На протяжении последних двух десятилетий проблема изучения биоразнообразия занимает одно из центральных мест в экологических исследованиях. Это связано с тем, что в 1991 г. Генеральная ассамблея Международного союза биологических наук утвердила специальную программу изучения биоразнообразия (Diversitas), а в 1992 году была принята Конвенция о биоразнообразии. Флористическое биоразнообразие активно изучается на уровне крупных регионов и отдельных экосистем. Сравнительно менее изучено биоразнообразие структурных составляющих экосистем – ярусов, синузий и др., которые отличаются относительной самостоятельностью. Установление особенностей формирования биоразнообразия отдельных ярусов особенно важно для лесных растительных сообществ, в которых каждый ярус выполняет специфические биолого-экологические функции и определяет общую устойчивость лесной экосистемы.

Литературный обзор и цель исследования. Чаще всего в ботанических работах биоразнообразие понимают как таксономическое разнообразие видов растений на той или иной территории или в фитоценозе определенного типа. Этому аспекту проблемы посвящена огромная литература [1, 114 с.; 5, с. 131–140; 9, р. 804–808; и др.]. Такой интегрирующий подход правомерен для уровня экосистем, но он маскирует распределение видов по структурным частям фитоценозов. Этот аспект проблемы при его важности для анализа организации и устойчивости растительных сообществ остается малоизученным. Известно, что в формировании многоярусных сообществ, в частности лесных, структура видового разнообразия достаточно сложная, а элементы (виды растений) этой структуры отличаются по жизненным формам и по отношению к факторам среды обитания [4, с. 804–807]. Для устойчивости биоценозов функциональное разнообразие их структурных составляющих важнее, чем общее видовое разнообразие [7, р. 646–655]. Такое направление исследований представляет особую актуальность для лесных сообществ северо-востока Украины, которые выполняют важную климатообразующую функцию и испытывают большие антропогенные нагрузки.

Целью исследования явилось а) установление видового богатства в травяно-кустарничковом ярусе в трех ассоциациях лесных фитоценозов, характерных для Новгород-Северского Полесья, б) выявление дифференциации видов растений травяно-кустарничкового яруса по группам со сходными эколого-биологическими особенностями.

Объекты и методика. В качестве объектов исследования выбраны три ассоциации лесных фитоценозов Новгород-Северского Полесья, типичные для данного региона. Это ассоциации: 1 – *Molinia caeruleae*-*Pinetum sylvestris*, 2 – *Mercurialis perennis*-*Quercetum roboris* и 3 – *Quercus*-*Pinetum* (*sylvestris*). В каждой из ассоциаций было описано до 8–15 стандартных пробных площадей с регистрацией видового состава травяно-кустарничкового яруса, проективного покрытия и встречаемости всех видов. Для выявленных видов были учтены их девять основных особенностей: жизненная форма, средняя высота особей, продолжительность жизни, срок зацветания и экологический оптимум по трем факторам – освещенность, плодородие почвы и режим увлажнения. Экологические оптимумы оценивали по шкалам Я.П. Дидука [8, р. 176].

Оценка структуры травяно-кустарничкового яруса проведена на основе кластерного анализа (пакет Statistica, версия 8), который позволяет дифференцировать виды растений по группам на основе сходства их биологических и экологических особенностей.

Результаты и их обсуждение. Ассоциация *Molinia caeruleae*-*Pinetum sylvestris* W. Matuszk. et J. Matuszk. представляет собой хвойные леса чаще всего на месте старых посадок сосны. Они широко распространены в регионе исследований на сырых почвах. В травяно-кустарничковом ярусе в среднем регистрируется 14 видов на 100 м² [3, с. 312]. Доля видов травяно-кустарничкового яруса в общем видовом составе в этом синтаксоне равна примерно 77%.

На основании 8 описаний нами выявлено 17 видов: 1. *Calamagrostis arundinacea*, 2. *C. epigeios*, 3. *Calluna vulgaris*, 4. *Carex nigra*, 5. *Convallaria majalis*, 6. *Dryopteris carthusiana*, 7. *Festuca ovina*, 8. *Luzula pilosa*, 9. *Lycopodium annotinum*, 10. *Majanthemum bifolium*, 11. *Melampyrum pratense*, 12. *Molinia caerulea*, 13. *Pteridium aquilinum*, 14. *Ru-*

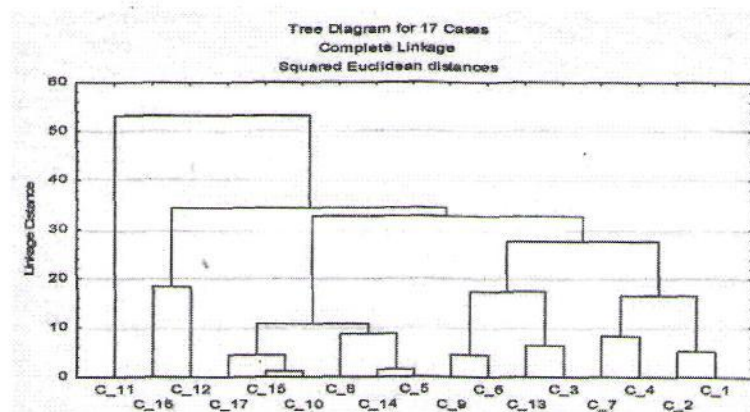


Рис. 1. Кластерный анализ видов растений травяно-кустарничкового яруса ас. *Molinio caeruleae*-*Pinetum sylvestris*.
Нумерация видов соответствует тексту

bus saxatilis, 15. *Trientalis europaea*, 16. *Vaccinium myrtillus*, 17. *V. vitis-idaea*.

По результатам кластерного анализа в травяно-кустарничковом ярусе выделено 4 кластера (рис. 1).

Кластеры выделены на уровне евклидовой дистанции в 34–54 единицы.

Первый кластер включает 6 видов растений. Его ядро формируют две тесно связанные пары видов *Trientalis europaea* – *Majanthemum bifolium* и *Rubus saxatilis* – *Convallaria majalis*. В этот кластер входит константный для данной ассоциации вид – *Vaccinium vitis-idaea*.

Второй, более рыхлый кластер образуют 8 видов. В него входят *Lysorodium annotinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios* и др. Диагностических и константных видов растений в этом кластере нет.

Виды растений этих двух кластеров составляют основу травяно-кустарничкового яруса и находятся во взаимозамещающих отношениях.

В третьем кластере только два вида – *Molinia caerulea* и *Vaccinium myrtillus*. Оба этих вида наибо-

лее характерны для живого напочвенного покрова данной ассоциации, они имеют 100%-ю встречаемость и проективное покрытие до 30–50%. Они принадлежат к константным для данной ассоциации, а *Molinia caerulea* является также еще и диагностическим видом. Это доминанты и эдификаторы живого покрова в данной лесной ассоциации.

Особняком выделяется четвертый кластер, представленный одним видом – *Melampyrum pratense*. Это эвритоп, опушечно-лесной вид, полупаразит, быстро занимающий открытые экологические ниши. Для рассматриваемой ассоциации он относится к числу константных видов. Малочисленность видов этого кластера свидетельствует о достаточной замкнутости и сукцессионной сформированности травяно-кустарничкового яруса в ас. *Molinio caeruleae*-*Pinetum sylvestris*.

Ассоциация *Mercurialis perennis*-*Quercetum roboris* Булдоховт Солон. является зональной для широколиственных лесов, занимая места с умеренным увлажнением и достаточным плодородием почвы. Видовое богатство травяно-кустарничково-

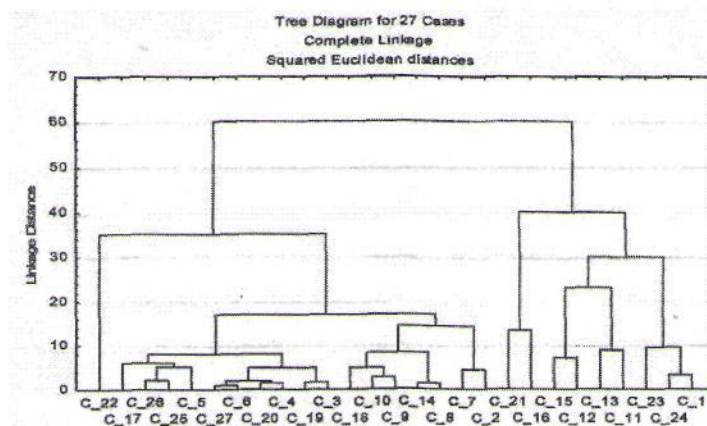


Рис. 2. Кластерный анализ видов растений травяно-кустарничкового яруса ас. *Mercurialis perennis*-*Quercetum roboris*.
Нумерация видов соответствует тексту

го яруса – 27 видов на 100 м², при общем видовом богатстве, по оценкам разных авторов, до 35 видов растений [3, с. 312]. В целом, из общего видового богатства данного синтаксона на долю травяно-кустарничкового яруса приходится около 75% видов растений.

На основании 12 описаний в составе живого напочвенного покрова выявлено 27 видов: 1. *Aegopodium podagraria*, 2. *Anemone ranunculoides*, 3. *Asarum europaeum*, 4. *Carex digitata*, 5. *C. pillosa*, 6. *Convallaria majalis*, 7. *Corydalis cava*, 8. *C. solida*, 9. *Dentaria bulbifera*, 10. *D. quinquefolia*, 11. *Dryopteris carthusiana*, 12. *Epipactis helleborine*, 13. *Equisetum sylvaticum*, 14. *Gagea lutea*, 15. *Galeopsis bifida*, 16. *Geum rivale*, 17. *Glechoma hirsuta*, 18. *Lathraea squamaria*, 19. *Lathyrus vernus*, 20. *Majanthemum bifolium*, 21. *Melampyrum nemorosum*, 22. *Mercurialis perennis*, 23. *Milium effusum*, 24. *Polygonatum multiflorum*, 25. *Pulmonaria obscura*, 26. *Stellaria holostea*, 27. *Viola myrabilis*. По видовому составу фитоценозы данного типа могут рассматриваться как субассоциация *Mercurialo-Quercetum* var. *corydaletosum cavae* Onyshchenko 2009 [3, с. 312].

Результаты кластерного анализа приведены на рисунке 2. Они показывают, что в травяно-кустарничковом ярусе асс. *Mercurialo perrenis-Quercetum roboris* выделяются два основных кластера с эвклидовой дистанцией порядка 35–40. В первом кластере – 9 видов растений, во втором – 18, третий кластер выделяется на уровне эвклидовой дистанции 61 и содержит только один вид.

Ядро первого кластера составляют *Aegopodium podagraria*, *Polygonatum multiflorum*, *Dryopteris carthusiana* и *Milium effusum*. Это виды, константные для изучаемой ассоциации.

В составе второго кластера из 18 видов один вид диагностический (*Carex pillosa*) и пять видов константных для ассоциации.

В совокупности растения этих двух кластеров определяют структуру и состав живого напочвенного покрова.

В третьем кластере один вид *Mercurialis perennis*, который является диагностическим для асс. *Mercurialo perrenis-Quercetum roboris*.

Ассоциация *Quercus-Pinetum (sylvestris)* J. Matuzk. подразделяется на несколько субассоциаций. Из них для региона исследования типична субассоциация *Quercus-Pinetum (sylvestris) coryletosum*, в которой и было проведено изучение травяно-кустарничкового яруса. В лесных фитоценозах этого типа древостой двухъярусный, из сосны и дуба с небольшой примесью березы. Хорошо развит ярус кустарников, в котором доминируют орешник и рябина. Часть лесных массивов этого типа сформировалась на месте старых посадок сосны. В травяно-кустарничковом ярусе выявлено 39 видов растений при среднем видовом богатстве 30 видов

на 100 м² [3, с. 312]. Из общего видового богатства на долю травяно-кустарничкового яруса приходится примерно 81% видов растений.

На основании 11 геоботанических описаний выявлено 35 видов растений, входящих в состав травяно-кустарничкового яруса: 1 – *Agrostis gigantea*, 2 – *Anthoxanthum odoratum*, 3 – *Asarum europaeum*, 4 – *Calamagrostis arundinacea*, 5 – *C. epigeios*, 6 – *Carex digitata*, 7 – *C. pilosa*, 8 – *Chamaerion angustifolium*, 9 – *Convallaria majalis*, 10 – *Deschampsia cespitosa*, 11 – *Epipactis helleborine*, 12 – *Equisetum sylvaticum*, 13 – *Galeopsis ladanum*, 14 – *Geum urbanum*, 15 – *Hypericum maculatum*, 16 – *Lathyrus vernus*, 17 – *Luzula pilosa*, 18 – *Majanthemum bifolium*, 19 – *Melampyrum nemorosum*, 20 – *Melica nutans*, 21 – *Molinia caerulea*, 22 – *Orthylia secunda*, 23 – *Paris quadrifolia*, 24 – *Poa nemoralis*, 25 – *Polygonatum multiflorum*, 26 – *P. odoratum*, 27 – *Potentilla erecta*, 28 – *Pyrola minor*, 29 – *Rubus saxatilis*, 30 – *Stellaria holostea*, 31 – *Trientalis europaea*, 32 – *Vaccinium myrtillus*, 33 – *Vaccinium vitis-idaea*, 34 – *Veronica officinalis*, 35 – *Viola riviniana*.

Результаты кластерного анализа приведены на рисунке 3. При высоком видовом богатстве в асс. *Quercus-Pinetum (sylvestris)* выявлено только два кластера на уровне эвклидовой дистанции 6,5. Оба они довольно рыхлые и подразделяются на целый ряд подкластеров. Низкое значение эвклидовой дистанции для кластеров этой ассоциации указывает на более высокий уровень сходства биологии и экологии видов растений, которые складывают травяно-кустарничковый ярус, по сравнению с двумя предыдущими ассоциациями. В асс. *Molinia caeruleae-Pinetum sylvestris* разделение кластеров происходит на уровне 64 и 35, а в асс. *Mercurialo perrenis-Quercetum roboris* – 35–40 единиц эвклидовой дистанции.

По биолого-экологической структуре кластеры асс. *Quercus-Pinetum (sylvestris)* неравноценны. В первый кластер входит 13 видов растений, являющихся диагностическими или константными для изучаемой ассоциации, а во второй кластер только один диагностический вид – *Poa nemoralis*. В целом, в рассматриваемой ассоциации травяно-кустарничковый ярус наименее дифференцирован по биолого-экологическим особенностям складывающих его видов и выделяется повышенной целостностью.

Обобщая полученные результаты, следует отметить, что, согласно современным представлениям, формирование растительных сообществ и его ярусов происходит на основе двух механизмов [6, р. 343–366]. Первый механизм – это равноправие, при котором фитоценоз или, как в данном случае, травяно-кустарничковый ярус образуют виды с одинаковым уровнем конкурентной способности и поэтому способны к совместному обитанию. Второй механизм – ст. абилизация, который обеспе-

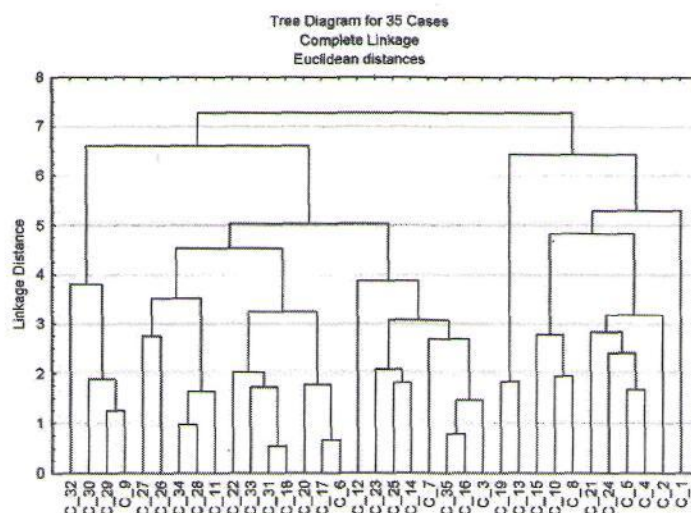


Рис. 3. Кластерный анализ видов растений травяно-кустарничкового яруса асс. *Quercus-Pinetum (sylvestris)*.
Нумерация видов соответствует тексту

чивает совместное существование видов растений с разной конкурентной способностью за счет их расхождения по экологическим нишам.

На основании данных кластерного анализа можно утверждать, что в первых из двух рассматриваемых ассоциациях асс. *Molinio caeruleae-Pinetum sylvestris* и асс. *Mercurialis perennis-Quercetum roboris* преобладает механизм стабилизации, а в последней (асс. *Quercus-Pinetum (sylvestris)*) – механизм равноправия. Взаимодействие видов растений и их «упаковка» в одном ярусе идут на уровне их популяций [2, с. 263], поэтому целью дальнейших исследований является изучение структуры, состояния и динамики видов растений травяно-кустарничковых ярусов лесных фитоценозов северо-востока Украины.

Выводы. 1. В изученных лесных фитоценозах северо-восточной Украины 75–81% общего видового богатства приходится на травяно-кустарничковый ярус.

2. В трех изученных ассоциациях лесных фитоценозов растения травяно-кустарничкового яруса, в зависимости от их биолого-экологических свойств, группируются в 2–4 кластера разного уровня целостности.

3. Формирование травяно-кустарничкового яруса осуществляется на основе совместного действия двух механизмов – равноправия и стабилизации.

Библиографический список

1. Бродский А.К. Введение в проблемы биоразнообразия. – СПб: Изд. СПб. ун-ва, 2002. – 144 с.
2. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
3. Панченко С.М. Лесная растительность национального природного парка «Деснянско-Старогутский». – Сумы: Унив. книга, 2013. – 312 с.
4. Полянская Т.А., Дорогова Ю.А. Экологическое разнообразие различных жизненных форм растений бореальной эколого-ценотической группы // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2010. – № 1 (3). – С. 804–807.
5. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Емельянов И.Г. Экологические аспекты концепции биоразнообразия // Экологія та ноосферологія. – 1997. – №1–2. – С. 131–140.
6. Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity // Ann. Rev. of Ecology and Systematics. – 2000. – Vol. 11. – P. 343–366.
7. Diaz S., Cabido M. Viva la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes // Trends in Ecol. a. Evolution. – 2001. – Vol. 16. – № 11. – P. 646–655.
8. Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their synphytoindication. – Kyiv, 2011. – 176 p.
9. Lereau M., Naeem S., Inchausti P. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // Science. – 2001. – Vol. 294. – P. 804–808.