

На правах рукописи



Зубкова Елена Владимировна

**ДИНАМИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ
РАСТЕНИЙ ПРИ СУКЦЕССИЯХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ**

Специальность: 03.02.08 – Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань 2013

Работа выполнена в лаборатории моделирования экосистем Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук (г. Пушкино)

- Научный руководитель: Заслуженный деятель науки РФ,
доктор биологических наук, профессор
ФГБОУ ВПО Марийского государственного
университета (г. Йошкар-Ола),
Жукова Людмила Алексеевна
- Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор,
заведующая лабораторией ФГБУН Ботанического
сада-института УНЦ РАН (г. Уфа),
Абрамова Лариса Михайловна
- кандидат биологических наук, доцент
ФГАОУ ВПО Казанского (Приволжского)
федерального университета (г. Казань),
Шайхутдинова Галия Адхатовна
- Ведущая организация: ФГБУН Институт экологии Волжского бассейна
РАН (г. Тольятти)

Защита диссертации состоится 23 мая 2013 г. в 14 час. 30 мин. на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 по адресу: 420008 Казань. ул. Кремлёвская, 18. Ауд. 211 Главного здания ФГАОУ ВПО Казанского (Приволжского) федерального университета.

Факс: (843)238-76-01; E-mail: attestat.otdel@kpfu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского ФГАОУ ВПО Казанского (Приволжского) Федерального университета по адресу: г. Казань, ул. Кремлёвская, 35.

Автореферат разослан ___ апреля 2013 г.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах, заверенные гербовой печатью учреждения, просьба присылать по указанному выше адресу ученому секретарю диссертационного совета.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент:



Р.М. Зелеев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

Интенсивное использование природных ресурсов и, в частности, лесов приводит к глобальным изменениям условий обитания многих биологических видов, в том числе и человека. В связи с этим для решения задач прогноза последствий воздействий, актуальной задачей является изучение структурной организации и закономерностей развития системы «почва-растительность» при лесных сукцессиях, происходящих десятки и сотни лет. Изменение условий может быть оценено по составу сообществ растений, в частности, по динамике видов-стенобионтов – наиболее чувствительных к изменениям определённых условий среды обитания.

В работе на большом количестве геоботанических описаний, накопленных в базе данных FORUS (Заугольнова и др., 1995; Комаров и др., 1991; Ханина, Глухова 2000; Smirnova et al., 2006), исследуется динамика распределения видов¹ растений с различными диапазонами интервалов экологической толерантности по почвенным факторам: влажность, богатство и кислотность почвы и фитоценоотическому фактору освещенности в лесных сообществах, произрастающих в местообитаниях с разным почвенным богатством, не подверженных сильному антропогенному воздействию. Лесные сообщества, исследованные в работе, рассматриваются как возможные последовательные сукцессионные стадии. Эта точка зрения поддерживается авторами описаний. Упомянутые выше интервалы экологической толерантности видов рассматриваются с позиций теории экологических ниш (Хатчинсон, 1957, 1978) и оцениваются с помощью экологических интервальных шкал Д.Н. Цыганова (1983) при постоянном сопоставлении с результатами оценок местообитаний, полученными с помощью точечных шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1981).

Цель исследования: выявление структурных изменений в распределениях ценопопуляций видов растений с различной шириной экологических ниш по факторам увлажнения, богатства и кислотности почвы в сообществах, находящихся на последовательных стадиях пирогенных восстановительных лесных сукцессий.

Положения, выносимые на защиту:

1. Предложенный количественный метод выделения групп видов растений с узкими (стенобионты) и с широкими (эврибионты) интервалами приспособленности по абиотическим факторам среды обитания позволяет исследовать динамику видового состава сообществ послепожарных восстановительных сукцессий.

¹ В тексте при использовании термина «вид» при описании растительных сообществ подразумевается ценопопуляция вида или её часть.

2. Изменение доли стенобионтов в сообществах при сукцессиях зависит от стабильности факторов среды. Если условия по воздействию фактору среды не изменяются, то доля стенобионтов в сообществе возрастает. При изменении условий происходит смена стенобионтов на типичные для новых условий, при этом их доля остается примерно постоянной.

Задачи исследования:

1. Обосновать количественный метод выделения групп видов с узкими (стенобионты) и с широкими (эврибионты) интервалами толерантности к факторам увлажнения, богатства и кислотности почв на основе анализа существующих экологических шкал.
2. Определить на массовом материале временных пробных площадей закономерности изменения доли ценопопуляций стенобионтных видов растений на разных стадиях пирогенных восстановительных сукцессий в лесах разных климатических зон (среднетаёжных, южнотаёжных, широколиственных).
3. Проверить гипотезу Ю. Одума (1975) о том, что при сукцессионном развитии экосистемы доля стенобионтов в сообществах увеличивается.
4. Провести верификацию результатов по материалам многолетних наблюдений за динамикой растительности на постоянной пробной площади.

Научная новизна:

- на основании экологических шкал Д.Н. Цыганова предложен и апробирован алгоритм выделения групп видов растений с разными адаптационными возможностями по факторам среды обитания: увлажнение, богатство и кислотность почв;
- впервые по доле участия стенобионтов в сообществах выявлены закономерности динамики распределения ценопопуляций растений с разными адаптационными возможностями при восстановительных послепожарных сукцессиях.

Практическая значимость:

- предложенный метод оценки стено - и эврибионтности видов растений по рассмотренным факторам среды является количественным и при достаточно высоком проценте нахождения видов в шкалах (не менее 50%) может быть применен к другим сообществам и на других территориях;
- выявленные особенности соотношения в сообществах групп видов лесных растений с разной шириной диапазонов толерантности по разным факторам среды расширяют представления о ходе послепожарных сукцессионных изменений;
- полученные закономерности могут быть использованы для преподавания курса экологии в высших учебных заведениях по направлению «020200 - Биология»;
- учебное пособие (Зубкова и др., 2008) по работе с программой «EcoScaleWin» для компьютерной обработки геоботанических описаний по

экологическим шкалам допущено Учебно-методическим советом по биологии Учебно-методического объединения по классическому университетскому образованию в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению 020200 «Биология» (магистерская программа «Экология»). Пособие используется в учебном процессе ФГБОУ ВПО Марийского государственного университета, а также в учебном процессе ФГБОУ ВПО Пущинского государственного естественно-научного института.

Апробация работы

Материалы диссертации были доложены на научных семинарах лаборатории моделирования экосистем ИФХиБПП РАН, представлены на российских конференциях: III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пушино, 2006), XVI конференции серии «Математика. Компьютер. Образование» (Пушино, 2009); национальных конференциях с международным участием: Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пушино, 2009), IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010), Второй национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пушино, 2011); международных конференциях: II Международной конференции «Математическая биология и биоинформатика» (Пушино, 2008), Международной конференции «Растительность Восточной Европы: классификация, экология и охрана» (Брянск, 2009), Международной научной конференции, посвящённой 110-летию А.А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики, флористики» (Кострома, 2011), 7-th European Conference on Ecological Modelling (Триест, Италия, 2007), Conference ISEM 2009 Ecological Modelling for Enhanced Sustainability in Management (Квебек, Канада, 2009). Работа обсуждалась на семинаре в Финском исследовательском лесном институте (METLA) (Хельсинки, Вантаа, Финляндия, 2012).

Структура и объем диссертации: Диссертация состоит из введения, четырёх глав, выводов и приложений. Материалы диссертации изложены на 158 страницах, содержат 16 таблиц, 54 рисунка. Список литературы включает 254 наименования, в том числе 59 на иностранных языках.

Поддержка и благодарности: работа выполнена в лаборатории моделирования экосистем Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, по планам НИР института, в рамках программы «Программа фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2008-2012 годы» и проектов РФФИ: 05-04-49284-а «Система имитационных моделей круговорота углерода для анализа влияния катастрофических воздействий на лесные экосистемы», 07-04-00952 «Оценка роли экологического и морфо-физиологического биоразнообразия в устойчивости популяций растений и сообществ».

Автор выражает сердечную благодарность научному руководителю д.б.н., профессору ФГБОУ ВПО Марийского государственного университета, Заслуженному деятелю науки РФ Л.А. Жуковой, а также глубокую признательность заведующему лаборатории моделирования экосистем ИФХиБПП РАН, д.б.н., профессору А.С. Комарову и заведующей лаборатории вычислительной экологии ФГБУН Института математических проблем биологии (ИМПБ РАН) к.б.н., доценту Л.Г. Ханиной за всестороннюю помощь и дискуссии по теме.

Автор благодарит за предоставленные материалы в.н.с. Государственного природного биосферного заповедника «Брянский лес» д.б.н. О.И. Евстигнеева, заместителя директора Воронежского биосферного заповедника к.б.н. Е.А. Стародубцеву, с.н.с. ИФХиБПП РАН, доцента, к.б.н. М.В. Бобровского, а также с.н.с. ИМПБ РАН к.б.н. В.Э. Смирнова, вед. программиста ИМПБ РАН Е.М. Глухову за консультации и помощь в отборе геоботанических описаний; а также всех коллег, аспирантов, магистрантов, студентов, принимавших участие в сборе геоботанических материалов.

Работа не могла бы состояться без возможности обрабатывать большие массивы данных программой EcoScaleWin, созданной н.с. ИМПБ РАН к.ф.-м.н. Т.И. Грохлиной, автор искренне благодарит её за всестороннюю помощь и консультации по работе с программой.

Автор выражает признательность всем сотрудникам ИФХиБПП РАН, участие и советы которых способствовали продвижению и завершению работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Исследование, представленное в работе, касается процессов, происходящих на биогеоценотическом уровне организации живой материи (Тимофеев-Ресовский и др., 1969)., а именно в лесных биоценозах.

Для биогеоценотического уровня присущи следующие особенности:

1. Сообщества организмов преимущественно развиваются в двух средах: воздушной среде и почве. В воздушной среде под действием солнечного света из неорганических молекул в зелёных растениях синтезируются органические молекулы, служащие, через цепочку превращений, пластическим материалом для построения организмов разных видов. Почва служит источником воды и неорганических соединений для растений. В отличие от воздушной среды обитания, она обладает относительно низкой подвижностью химических соединений и способна накапливать сложные органические соединения в виде гумуса. Таким образом, почва своим химическим составом и физическим строением определяет видовой состав растений и других организмов сообществ, а организмы, входящие в сообщества, влияют на свойства почв (Раменский, 1924; Сукачев, 1964; Уиттекер, 1980 и др.);

2. В основе функционирования сообществ лежит биологический круговорот веществ;

3. Возможность присутствия ценопопуляций видов в конкретных сообществах определяется индивидуальными потребностями организмов

(Раменский, 1924). Комплекс таких потребностей обозначают термином «экологическая ниша» (Grinnel, 1914, 1917; Hutchinson, 1978);

4. Так как скорости продуцирования органических соединений и их разложения в большинстве биогеоценозов не совпадают, постепенно происходит увеличение трофности местообитания, что приводит к изменению популяционного состава растений и других организмов. В итоге, происходит смена одного сообщества другим. Этот процесс обозначают термином «сукцессия» (Clements, 1916);

5. Если развитие сообществ происходит достаточно длительное время без катастрофических воздействий извне, то постепенно, по мере изменения сообществом абиотических условий среды обитания, происходит увеличение числа популяций видов, входящих в сообщества: «ниши создают новые ниши» (Уиттекер, 1980);

6. В идеальном случае возможно достижение состояния, при котором круговороты элементов становятся замкнутыми, то есть, все ресурсы, имеющиеся и вновь создаваемые, используются биотой полностью, такое состояние называют «климаксом» (Clements, 1916; Разумовский, 1981). В реальности, климакс никогда не наступает из-за того, что всегда есть какое-то количество незанятых ниш, возникающих при естественных нарушениях растительного покрова (гибель растений, порои животных и др. - гЭП-парадигма (Коротков, 1991; Бобровский, 2010)), и, одновременно с этим, непрерывно происходят миграции животных и занос семян растений, спор грибов извне. Процесс ротации популяций видов в сообществах, имея определённую направленность, происходит непрерывно.

Изучение структурных изменений в распределении ценопопуляций видов растений с различной шириной экологических ниш в сообществах, находящихся на последовательных стадиях лесных пирогенных восстановительных сукцессий, было темой моего исследования.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Наличие индивидуальных потребностей у растений к ресурсам среды обитания известно с древнейших времен. Сведения об этом мы находим у Феофраста (370 — 285 гг. до н.э.) в работах «История растений» и «Причины растений» (Феофраст, 2005); а также у Катона (234 — 149 гг. до н.э.) в сочинении «О земледелии» (Катон, 2008) и в работах других авторов. Обзоры работ о формировании представлений о характере воздействий разных условий мест обитания и других организмов на популяции видов и об экологических нишах содержатся в работах отечественных и зарубежных авторов (Раменский, 1924: по изд. 1971; 1938: по изд. 1971; 1952: по изд. 1971; Сукачев, 1931 по изд. 1972; 1964 по изд. 1972; Hutchinson, 1957, 1978; Дылис, 1969; 1975; 1978; Любарский, 1976; Дылис, Носова, 1977; Гиляров, 1978; Уиттекер, 1980; Федоров, Гильманов, 1980; Vegon et al., 1981; Комплексные биогеоэкологические исследования..., 1982; Миркин, Розенберг, 1983; Одум, 1986; Джиллер, 1988; Левич и др., 1993; Работнов, 1995; Розенберг и др., 2002 и др.). Определяющим для развития экологии как науки стал сформулированный в 1840 году Ю. Либихом закон ограничивающего фактора: «Веществом,

находящимся в минимуме, управляется урожаем и определяется величина и устойчивость последнего во времени» (Либих, 1936: цит. по Биологический энциклопедический словарь, 1986). В 1913 году В.Э. Шелфорд на основании исследований насекомых сформулировал закон толерантности, согласно которому успешное существование популяций каких-либо организмов в конкретном местообитании зависит от комплекса действующих экологических факторов, к каждому из которых у особей популяции есть определённый диапазон толерантности (выносливости). По каждому фактору диапазон толерантности ограничен минимальным и максимальным значением, в пределах которых и может существовать организм (Shelford, 1913). Л.Г. Раменским в 1924 году было сформулировано правило экологической индивидуальности растительных видов, постулирующее, что каждый вид специфичен по экологическим возможностям адаптации и двух идентичных видов не существует (Раменский, 1924). Им совместно с И.А. Цаценкиным при участии большой группы исследователей было проведено грандиозное практическое изучение лугов и разработаны «Сравнительные экологические таблицы растений», в которых даны диапазоны толерантности примерно полутора тысяч видов растений по 5 факторам среды (Раменский и др., 1956). Д.Н. Цыгановым (1978, 1984) были переработаны таблицы Раменского-Цаценкина по факторам увлажнения и богатства почв, в результате чего было уменьшено число градаций шкал, и добавлены таблицы по другим факторам. Анализ растительности по шкалам позволяет проводить фитоиндикацию местообитаний – диагностику экологических параметров местообитаний по произрастающим на нем видам растений (Гинзбург, 1957; Викторов, Востокова, 1961; Викторов и др., 1962; Виноградов, 1964; Воробьев, 1963; Корчагин, 1971; Викторов, Ремезова, 1988; Бекмансуров, Жукова, 2000 и др.). Обширная литература посвящена вопросам разработки и применения шкал, в том числе и региональных (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967, 1970; Погребняк, 1968; Работнов, 1968; Цаценкин, Косач, 1970; Цаценкин и др. 1974, 1978; Селедец, 1976, 2000; Landolt, 1977; Цыганов, 1978, 1984; Ellenberg, 1991; Дидух, 1994; Заугольнова и др., 1998; Селедец, 2000, 2011; Комарова, Прохоренко, 2001; Комарова и др., 2003; Жукова, 2004; Полянская, 2006; Болдырев, Горин, 2007; Маевский и др., 2008; Гребенюк, 2008; Рогова и др., 2008; Гусев, 2009; Бабешина, Зверев, 2010; Полянская, Дорогова, 2010; Жукова и др., 2010; Зубкова, 2009, 2011, 2012; Шагиев и др., 2011; Мальцев и др., 2012) и др. Использование шкал является информативным при оценке биологического разнообразия и составлении прогноза поведения популяций при изменении условий, как вследствие катастрофических событий (пожары, рубки и др.), так и в результате естественного закономерного изменения экотопа, которое неизбежно происходит с течением времени (под воздействием растительности, климатических изменений и др.).

Для обозначения всей совокупности условий, необходимых для успешного существования живых организмов, говорят об «экологической нише» (Grinnel, 1914, 1917, Hutchinson, 1957, 1978, Уиттекер, 1980). Г.Э. Хатчинсон (Hutchinson, 1957, 1978) рассматривал каждую физическую, химическую, биотическую компоненты среды как некий градиент, вдоль

которого у каждого организма есть свое значение оптимума и пессимума. Таким образом, ниша может быть представлена как n -мерный гиперобъём, охватывающий полный диапазон условий, при котором организм может успешно воспроизводить себя. Следствием теории экологических ниш стало представление об узкоспециализированных видах (*specialized species, specialists*) и видах универсалах (*generalists*) (Hutchinson, 1978; Richmond et al., 2005 и др.); в отечественной литературе чаще других используют термины: виды стенобионты и эврибионты (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Так как организмы, как правило, подвержены действию комплекса факторов, о стено- или эврибионтности особей вида говорят по отношению к конкретному фактору, по которому оценивалась толерантность. В работе к стенобионтам по определённому фактору отнесены организмы, живущие в узком диапазоне условий по этому фактору; а к эврибионтам - организмы, способные существовать при относительно широких изменениях этого фактора среды обитания. Выделение таких категорий видов встречается в работах как по биологии высших (Жукова, 2004; Жукова и др., 2010; Зубкова, 2009, 2012 и др.), так и для низших растений (Селиванова, 2004 и др.).

В настоящее время разрабатываются прогнозные модели распределения состава сообществ в различных местообитаниях, которые базируются на предположении существования реакций (откликов) видов на градиенты факторов среды (Guisan, Zimmerman 2000, Austin et al. 2006, 2007 и др.). Анализ динамики видов проводится с учетом стено- и эврибионтности видов. В зарубежной литературе теме стено- и эврибионтов посвящен значительный круг теоретических и практических исследований (Комаров, Зубкова, 2011). Анализ изменения соотношения стено- и эврибионтов в сообществах местообитаний разного почвенного богатства позволяет выявить закономерности строения сообществ разного трофического уровня с точки зрения компоновки экологических ниш, что может быть значимо для оценки закономерностей сукцессионных процессов, в том числе проверить справедливость предположения Ю. Одумана об увеличении доли стенобионтов при сукцессионном развитии лесных сообществ на большом экспериментальном материале.

ГЛАВА 2. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

В работе представлены результаты обработки данных геоботанических описаний (ГБО) по лесным сообществам: Государственного природного биосферного заповедника «Брянский лес» - 65 ГБО, лесам Костромской области – 394 ГБО, по лесным сообществам Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника - 202 ГБО, а также материалы за 4 года наблюдений (1937, 1957, 1988, 1998) по постоянной пробной площади Воронежского заповедника. Материалы предоставлены в рамках сотрудничества и содержатся в базе данных FORUS (Заугольнова и др., 1995; Комаров и др., 1991; Ханина, Глухова 2000; Smirnova et al., 2006), разработанной в Пушкинском Научном Центре институтами ИМПБ РАН, ИФХиБПП РАН и ЦЭПЛ РАН (г. Москва).

Списки ценопопуляций (ЦП) видов в геоботанических описаниях (ГБО) и составленные по ним сводные списки ЦП видов растительных сообществ были обработаны по шкалам Д.Н.Цыганова средствами программы EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006; Грохлина, Ханина, Зубкова, 2008; Зубкова и др., 2008) с последующим анализом видов стено- и эврибионтов по ряду экологических факторов (Zubkova, 2007; Зубкова, Комаров, 2008; Зубкова, Евстигнеев, Комаров, 2009; Зубкова, 2009а, б, в, 2010; Zubkova, Komarov, 2009; Zubkova, 2010; Комаров, Зубкова, 2011, 2012а, б; Зубкова, 2010, 2012).

Для уточнения свойств экологических шкал проведен анализ отличий характеристик экологических условий, получаемых по шкалам разных авторов (Д.Н. Цыганова, Л.Г. Раменского, Э. Ландольта и Г. Элленберга) (Зубкова, 2011а, б). Шкалы Л.Г. Раменского показали малую чувствительность к изменениям видового состава растительности лесов. Было решено оценивать условия экотопов по диапазонным шкалам Д.Н. Цыганова, и, для контроля, по точечным шкалам Г. Элленберга, как имеющим наиболее широкий диапазон балловой оценки условий по рассматриваемым факторам среды, и используемым в работах отечественных и европейских исследователей.

В шкалах Д.Н. Цыганова каждый фактор (в возможном диапазоне условий существования растений) разделен на несколько градаций; например, по фактору увлажненности почв от пустынного типа увлажнения до водного. Для каждого вида в таблицах по факторам указан диапазон условий, в которых вид встречается. Используя это, мы можем экологическую нишу вида охарактеризовать набором балловых диапазонов по факторам, представленным в экологических таблицах.

Все виды в шкалах Д.Н. Цыганова были разделены на две группы: виды с узким диапазоном по данному фактору среды - стенобионтные или специалисты и остальные виды - эврибионтные или генералисты (Бигон и др., 1989). Такое деление позволяет исследовать структурный состав растительных сообществ по присутствию в них видов широкой и узкой экологической амплитуды. По закону Либиха выживание растений определяет фактор, находящийся в минимуме. Из этого следует, что виды, стенобионтные по определённому фактору, будут наиболее отзывчиво реагировать на его изменение.

На основании исследования свойств шкал Д.Н. Цыганова (1983) были предложены критерии выделения стенобионтных видов (Зубкова, 2011). Шкала увлажнения почв описывает изменение фактора 23 баллами, к стенобионтным отнесены виды с шириной диапазона 7 и менее баллов, в эту группу, например вошли: вороний глаз четырёхлистный (*Paris quadrifolia* L.), звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum* L.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) и др. Шкала богатства почв - 11 баллов, к стенобионтным отнесены виды с шириной диапазона от 1 до 5, например: купена лекарственная (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), и др. Шкала кислотности почв - 13 баллов; к стенобионтным отнесены виды с шириной диапазона 5 и менее

баллов, например: багульник болотный (*Ledum palustre* L.), бор раскидистый (*Milium effusum* L.), осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.) и др.; шкала освещённости-затенения (Lc) 9 баллов, стенобионтные - виды с диапазоном 4 и менее баллов, например: кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare* Lam.), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.) и др.

Выделение ширины диапазонов по факторам для стенобионтов основывалось на воспроизводимости результатов (Зубкова, 2011б). Нужно отметить, что тенденция изменения доли стенобионтов при сукцессии проявляется при всех вариантах ширины диапазонов, но с разной степенью информативности. На рисунке 1 наиболее информативен интервал диапазонов до 7 баллов, который далее используется при обработке материалов.

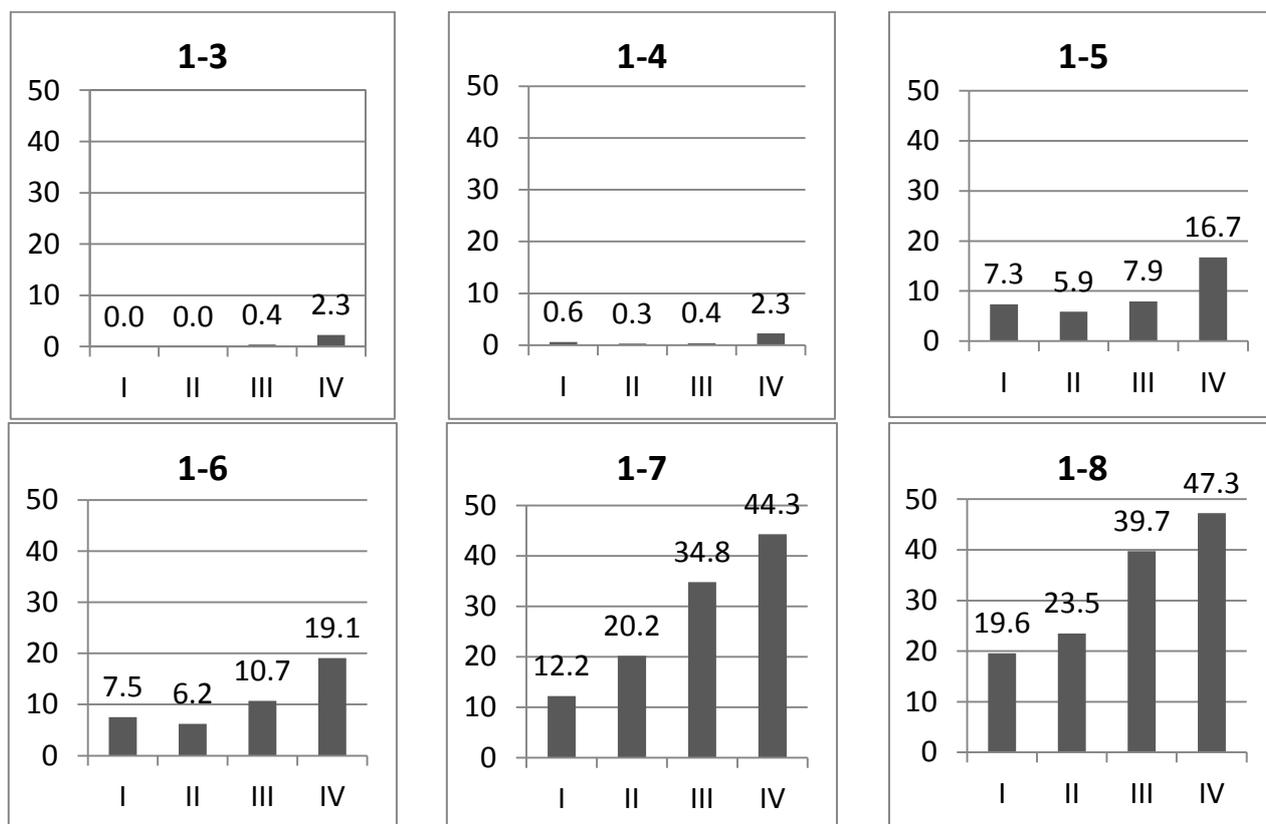


Рис.1. Доля стенобионтов по фактору увлажнения почв при разных интервалах их выделения (1-3, 1-4, 1-5, 1-6, 1-7, 1-8) по сукцессионным стадиям в заповеднике «Брянский лес»

При выбранных критериях в группу стенобионтов вошли как редкие виды, так и виды, доминирующие на определённых стадиях сукцессии. Узкие границы толерантности по определённым факторам объясняют обильное присутствие ценопопуляций этих видов в одних экологических условиях и отсутствие их при изменении условий среды. Стенобионтные виды могут рассматриваться как индикаторы определённых условий. Однако, надо учитывать, что каждый вид имеет индивидуальные диапазоны выживания по каждому фактору, поэтому может быть, например, стенобионтом по увлажнению почв и эврибионтом по богатству почв или стенобионтом по двум факторам, что отразится на его присутствии в сообществе при смене условий.

Для оценки почвенных условий: увлажнение почв, богатство почв, кислотность почв и фактор освещённости-затенения списки геоботанических

описаний были обработаны средствами программы EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006, Зубкова и др. 2008) по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) и Г. Элленберга (Ellenberg, 1981); кроме этого были рассчитаны следующие показатели:

- определён процент нахождения видов в таблицах, во всех случаях значение превышало необходимый для дальнейшей работы минимальный предел (50%) (Зубкова и др., 2008);
- определена видовая насыщенность – среднее по сообществу, максимальное и минимальное число видов в геоботанических описаниях;
- для каждого геоботанического описания была определена доля в процентах стенобионтных видов по отношению к общему числу ЦП видов в описании и по этим значениям рассчитано среднее значение доли стенобионтов в каждом сообществе;
- для каждого сообщества определены положения средних показателей границ диапазонов толерантности стенобионтных видов;
- проанализировано наличие-отсутствие стенобионтов по факторам по срокам наблюдений для данных стационарных исследований в Воронежском заповеднике.

В каждом регионе исследуемые сообщества выстраивались в последовательность по возрастанию трофности местообитаний; что соответствовало сукцессионным последовательностям сообществ по опубликованным данным о ходе сукцессионных смен на этих территориях (Евстигнеев, 2000, 2004; Смирнова и др., 2007; Луговая, 2008 б; Ценофонд лесов... [Электронный ресурс] URL: <http://serv1.cepl.rssi.ru/bio/flora>). По полученным данным составлялись сводные таблицы и графики изменения процента стенобионтных видов в сообществах по возрастанию трофности местообитаний в ходе сукцессии.

Был рассчитан и опробован новый независимый показатель для сравнения параметров среды при сукцессионных изменениях растительных сообществ, определяемый по направлению смещения (или отсутствию изменения) средних значений границ толерантности стенобионтных видов фитоценоза (Зубкова, 2009).

По данным изменения состава растительного сообщества (за 61 год) на постоянной пробной площади в Воронежском заповеднике для четырех сроков наблюдения было рассчитано: 1) общее число видов, 2) число видов стенобионтов по принятым правилам их выделения по факторам: увлажнения почвы, богатства почвы; кислотности почвы, 3) доля в процентах видов стенобионтов относительно общего числа видов в ГБО, 4) оценки условий местообитания по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга по почвенным факторам (увлажнения, богатства, кислотности почв) и экотопические условия по шкале освещённости-затенения Д.Н. Цыганова.

Для проверки статистических гипотез о различии выборочных характеристик применялись параметрические и непараметрические статистические методы. Для сравнения процента стенобионтов, который может рассматриваться как нормально распределенная переменная, в качестве характеристик выборок использовались средние арифметические, средние

квадратичные отклонения; для проверки нулевой гипотезы о равенстве математических ожиданий соответствующих генеральных совокупностей использовался t-критерий Стьюдента с вычислением α -значений, что позволяло определить статистическую значимость различий. Также t-критерий применялся для сравнения оценок условий по шкалам Г. Элленберга и Д.Н. Цыганова в случае большого объема выборок.

Для сравнения ранговых оценок левой и правой границ, а также оценок условий по шкалам в случае малого размера выборок использовались медианы, в этом случае уровни оценок признака сравнивались с помощью критерия Манна-Уитни.

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования растительных сообществ на разных сукцессионных стадиях были отобраны геоботанические описания (ГБО), выполненные по стандартной методике (Уранов, 1964), размер площадок 10x10 м, в фитоценозах, находящихся в сходных экотопических условиях, но различавшихся давностью антропогенных воздействий, в основном, таких, как пожары. Отобранные материалы рассматривались авторами как ряды сукцессионных последовательностей, которые представлены в таблице 1. Признаком нахождения сообществ на разных стадиях сукцессии считалась смена доминирующего вида (видов) одного или нескольких ярусов. В работу вошли результаты обработки: данных О.И. Евстигнеева по динамике смен растительных сообществ на вершинах грив дюн зандровых местностей Неруссо-Деснянского полесья Брянской области (Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес») (Евстигнеев, 2000, 2004); данных, собранных в экспедициях ЦЭПЛ РАН под руководством О.В. Смирновой по лесам Костромской области (Луговая, 2008 б); по Печоро-Илычскому государственному природному биосферному заповеднику (Смирнова и др., 2007). Также были рассмотрены данные мониторинга растительности на долговременной (61 год) постоянной пробной площади (размер площади 846 м²) в Воронежском биосферном заповеднике (Стародубцева и др., 2004).

Латинские и русские названия сосудистых растений приведены по трёхтомному изданию И.А. Губанова и др. (2002, 2003, 2004); мхов по М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой (2003-2004). Принадлежность видов к эколого-ценотическим группам приводится по источнику: «Расширенная система эколого-ценотических групп видов...» ([Электронный ресурс] URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>).

Было показано при оценке сводных списков видов сообществ по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга, что выделенные авторами вышеприведённых публикаций сукцессионные стадии образуют ряды по увеличению трофности местообитаний. Русские названия лесных сообществ даются по соответствующим работам; в скобках приведены латинские названия по классификации Л.Б. Заугольной и О.В. Морозовой (Ценофонд лесов... [Электронный ресурс] URL: <http://serv1.cepl.rssi.ru/bio/flora>).

Таблица 1. Типологические характеристики мест исследований

ОБОЗНАЧЕНИЯ	ТЕРРИТОРИИ И СТАДИИ СУКЦЕССИЙ	ГБО (шт.)
ВРЕМЕННЫЕ ПРОБНЫЕ ПЛОЩАДИ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ		
Заповедник "Брянский лес"		
I	Сосняк зеленомошный (<i>Pineta sylvestris hylocomioso-cladinosa</i>)	31
II	Сосняк бруснично-зеленомошный с дубом и чернично-зеленомошный с дубом (<i>Pineta sylvestris fruticoso-hylocomiosa</i>)	8
III	Березово-дубово-елово-сосновый лес с подростом липы, клена и подлеском лещины (<i>Pineta sylvestris parviherboso-hylocomiosa</i>)	15
IV	Полидоминантный хвойно-широколиственный лес с дубом (<i>Piceeta composita (borealo-nemoralis)</i>)	11
Костромская область		
I	Сосняки с елью кустарничково-зеленомошные (<i>Pineta sylvestris fruticoso-hylocomiosa</i>)	63
II	Темнохвойные мелкотравно-зеленомошно-бореальные леса (<i>Piceeta parviherboso-hylocomiosa</i>)	159
III	Широколиственно-темнохвойные высокотравные неморально-бореальные леса (<i>Piceeta nemoralo-mangoherbosa</i>)	172
Печоро-Илычский заповедник		
I	Пихто-ельники с кедровой сосной чернично-зеленомошные (<i>Abieta fruticoso-hylocomiosa</i>)	26
II	Пихто-ельники с кедровой сосной бореально-мелкотравные (<i>Abieta parviherboso-hylocomiosa</i>)	79
III	Пихто-ельники с кедровой сосной высокотравные (<i>Abieta magnoherboso-hylocomiosa</i>)	97
ПОСТОЯННАЯ ПРОБНАЯ ПЛОЩАДЬ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ		
Воронежский заповедник		
I	Сосняк орляково-землянично-злаковый (<i>Pineta parviherboso-hylocomiosa</i>)	2
II	Сосняк сложный костянично-звездчатково-ландышевый с доминированием неморальных видов (<i>Pineta composita (borealo-nemoralis)</i>)	2

Растительные сообщества характеризуются по четырём ярусам: А – верхний древесный ярус, В – древесно-кустарниковый ярус, С – травяно-кустарниковый ярус и D – нижний мохово-лишайниковый ярус.

Сведения об участии (обилии) учитывались при определении доминирующих видов в сообществах. К доминирующим видам были отнесены, присутствующие хотя бы в одном ГБО с участием от 3 и выше по шкале Браун-Бланке (Смирнова и др., 2006). Для каждого доминирующего вида был рассчитан класс константности (КК) в сообществе (Смирнова и др., 2006): 1 класс – особи вида присутствовали не более, чем в 20% ГБО; 2 класс – от 21%

до 40%; 3 класс – от 41% до 60; 4 класс – от 61% до 80%; 5 класс – в более чем 80% ГБО.

3.1. Временные пробные площади геоботанических исследований

В работе дана краткая характеристика доминирующих ценопопуляций видов растений; для каждой ЦП указан класс константности (КК) в сообществе. Обобщенно сообщества можно охарактеризовать следующим образом:

Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес». В ряду сообществ доминирующими в древесном ярусе являются: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth). В древесно-кустарниковом ярусе от первой к последующим стадиям сукцессии возрастает присутствие клена платановидного (*Acer platanoides* L.) и дуба черешчатого, а от третьей к четвертой стадии - липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) и лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.), что сказывается на комплексе условий существования травяно-кустарничкового и мохового ярусов. В травяно - кустарничковом ярусе на первой стадии наибольшее присутствие в сообществе отмечено у брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) и черники (*Vaccinium myrtillus* L.). На второй стадии сукцессии увеличивается присутствие видов неморальной группы: звездчатки жестколистной (*Stellaria holostea* L.), ландыша майского (*Convallaria majalis* L.), сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.), зеленчука желтого (*Galeobdolon luteum* Huds.); к последней стадии их участие в сообществе становится преобладающим. Моховой ярус на первых двух стадиях представлен *Dicranum scoparium* Hedw. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, на третьей стадии присутствие мхов уменьшается, на последней - мхи не отмечены.

В рассмотренных сообществах Костромской области в древесном ярусе на всех стадиях сукцессии доминируют: ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). На второй стадии заметное участие в сообществе принимают лиственные породы - береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) и тополь дрожащий (*Populus tremula* L.). На третьей к доминирующим видам в первом ярусе добавляется неморальный вид липа сердцевидная и нитрофильный вид черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill). В древесно-кустарниковом ярусе, как и в древесном ярусе, на первой стадии доминируют ель обыкновенная и сосна обыкновенная. На следующих стадиях сукцессии существенную роль приобретают лиственные породы: береза пушистая, тополь дрожащий, рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.). Как доминирующий вид присутствует липа сердцевидная, причем её участие существенно увеличивается на третьей стадии. В травяно-кустарничковом ярусе на первой стадии наибольшее присутствие в сообществе отмечено у брусники, вейника наземного и черники. На следующей стадии велико присутствие таких бореальных видов, как: вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), майник двулистный (*Maionhtemum bifolium* L.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.) и др. Среди доминирующих отмечен неморальный вид - кислица обыкновенная

(*Oxalis acetosella* L.). На третьей сукцессионной стадии среди доминирующих велико присутствие неморальных видов: сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.), щитовника картузианского (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs) и нитрофильных видов: кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle) и др. Черника, встречается реже. Доминирующие виды мохового покрова на первой стадии отмечены менее чем на 20 % площадок, на второй и третьей стадии встречаемость *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt увеличивается.

В Печоро-Илычском государственном природном биосферном заповеднике сравнение сообществ показало, что в древесном ярусе на всех стадиях сукцессии доминируют пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) и ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.); кроме них, на первой и второй стадиях существенное присутствие имеет сосна обыкновенная. На второй стадии заметное участие проявляют лиственные - береза пушистая, на третьей - тополь дрожащий. В древесно-кустарниковом ярусе на первой и второй стадии сукцессии доминируют пихта сибирская и ель сибирская. На третьей стадии сукцессии доминирует пихта сибирская. В травяно-кустарничковом ярусе на первой стадии наибольшее присутствие в сообществе отмечено у бореальных видов: черники, голокучника обыкновенного (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), лерхенфельдии извилистой (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur), а также у брусники. На следующей стадии, кроме видов, отмеченных на предыдущей, к доминирующим добавляются бореальные виды: линнея северная, плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.). С высокой встречаемостью, отмечены виды неморальной группы: кислица обыкновенная, звездчатка жестколистная, малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). С небольшой встречаемостью на второй стадии отмечены нитрофильные виды: борец северный, бодяк разнолистный: (*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill), на третьей стадии их обилие увеличивается. На третьей стадии сукцессии обильна кислица обыкновенная (неморальный вид), а также бореальные виды: черника, седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.), щитовник распостёртый (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray). Доминирующие виды мохового покрова присутствуют на всех стадиях сукцессии, наиболее обильны из них: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske.

3.2. Постоянная пробная площадь геоботанических исследований

В Воронежском биосферном заповеднике сосна обыкновенная и дуб черешчатый доминировали в верхнем ярусе в течении всего периода наблюдений (61 год); клен платановидный постепенно увеличил свое обилие и к 1988 году вышел на доминирующие позиции, береза повислая потеряла доминирующие позиции. В ярусе подлеска произошло интенсивное разрастание липы сердцевидной, лещины обыкновенной, кленов платановидного и татарского (*Acer tataricum* L.), черемухи обыкновенной. Бересклет бородавчатый (*Euonymus europaea* L.) сохранил свои позиции. В

травяно-кустарничковом ярусе встречаемость земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) уменьшилась, в то время как неморальные виды: ландыш майский, звездчатка жестколистная, осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.) заняли доминирующие позиции.

Таким образом, во всех рассмотренных сукцессионных рядах в древесных ярусах происходит увеличение лиственных деревьев, в травяно-кустарничковом ярусе увеличивается участие видов более богатых мест обитаний (неморальных и нитрофильных).

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1. Динамика видового состава лесных растений с различной шириной экологических ниш на временных пробных площадях

Показано, что на всех трёх рассмотренных территориях наблюдаются сходные сукцессионные процессы. Число видов в ГБО по ходу сукцессии увеличивается (рис.2), что говорит об увеличении мозаичности среды и увеличении возможностей для вселения новых видов.

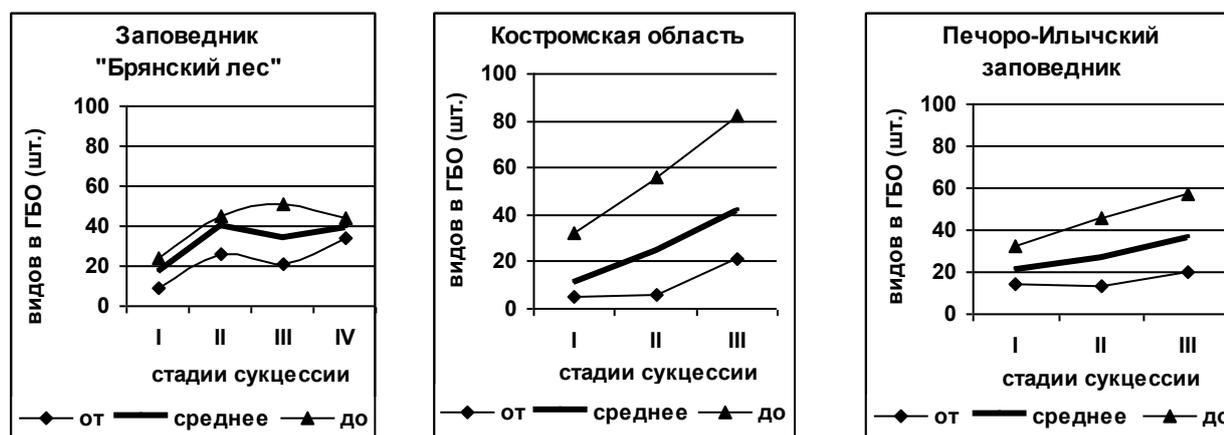


Рис. 2. Динамика количества видов растений в геоботанических описаниях на разных стадиях сукцессии: ◆ минимальное, - среднее, ▲ максимальное (названия стадий сукцессий даны в таблице 1)

Оценка увлажнения почв, выполненная по видовому составу растений по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга, показала, что по рассмотренным материалам при сукцессиях не происходит значительного изменения условий экотопов по увлажнению почв (рис. 3). Статистически отличаются от соседних значений только вторая стадия в «Брянском лесу», что может объясняться относительно небольшой выборкой, и оценки по экологическим таблицам Г. Элленберга по Костромской области, однако фактическая разница невелика и находится в пределах одного балла.

Доля стенобионтов по увлажнению почв относительно общего числа видов увеличивается по ходу сукцессии (Рис.4).

Медианы границ толерантности стенобионтных видов по увлажнению почв статистически не различаются на разных стадиях сукцессии, что указывает как на стабильность условий по увлажнению почв, так и на то, что вновь пришедшие в сообщество стенобионтные виды закрепляются в том же диапазоне по влажности, что и стенобионты, уже существующие в сообществе (рис.5).

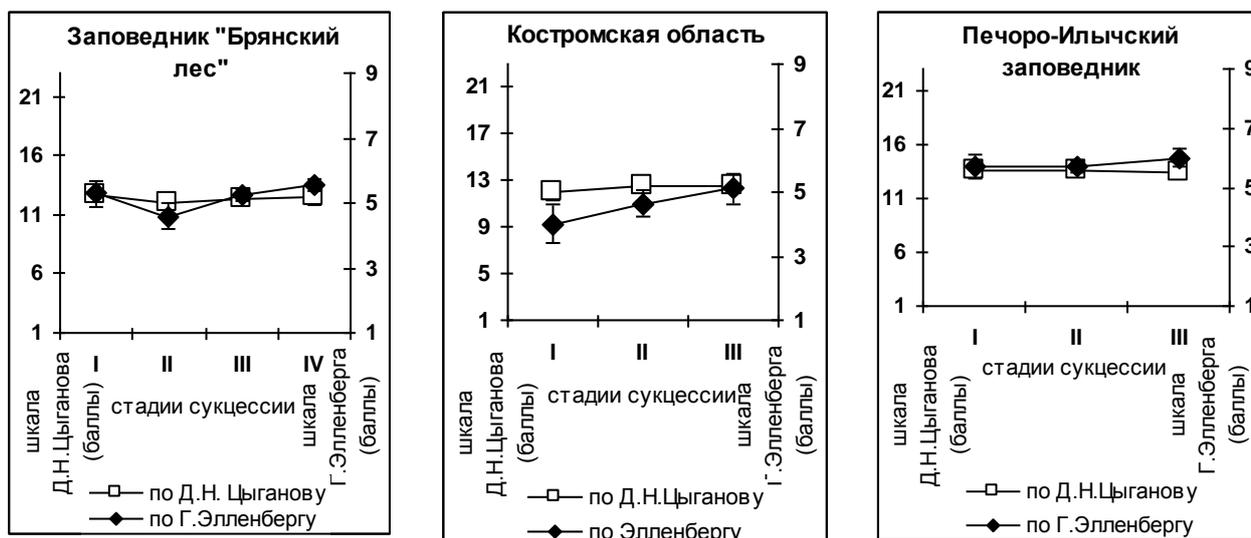


Рис. 3. Оценка увлажнения почв по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга по стадиям сукцессии

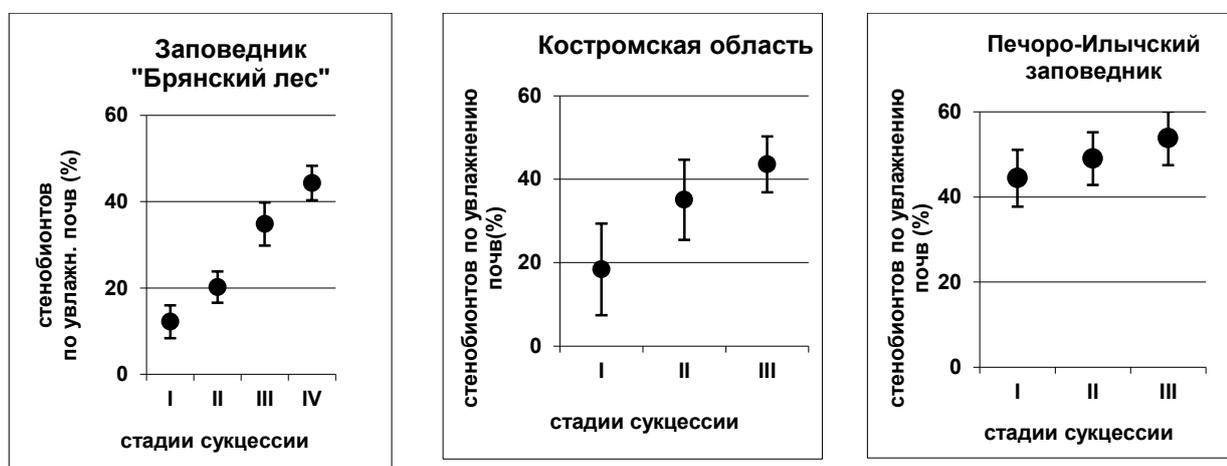


Рис. 4. Доля стенобионтов по фактору увлажнения почв по стадиям сукцессии

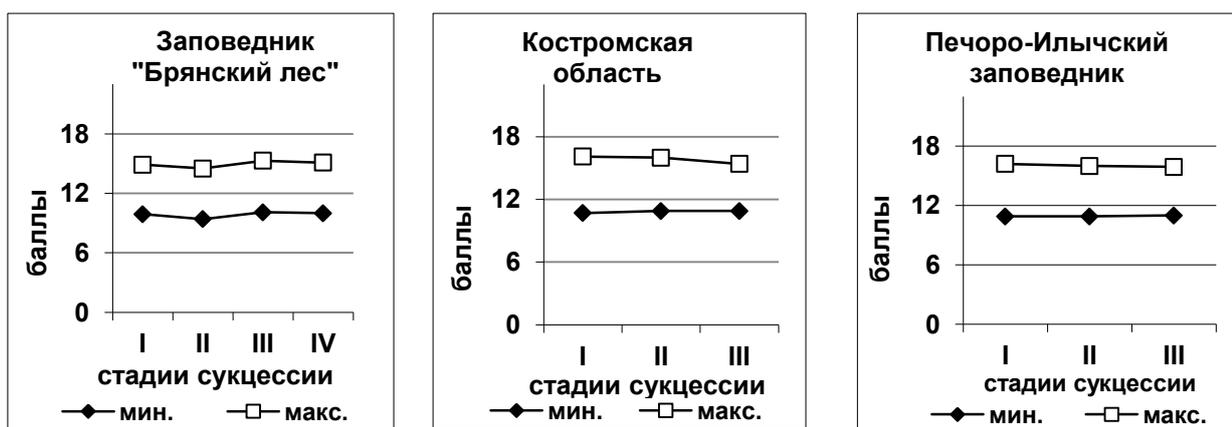


Рис. 5. Медианы границ толерантности стенобионтных видов по фактору увлажнения почв по стадиям сукцессии

По фактору богатства почв в ходе сукцессии происходит статистически значимое изменение условий экотопов в сторону увеличения богатства почв (рис. 6).



Рис. 6. Оценка богатства почв по шкалам Д.Н.Цыганова и Г.Элленберга по стадиям сукцессии

Доля стенобионтов по богатству почв по ходу сукцессии не изменяется закономерно (Рис.7).

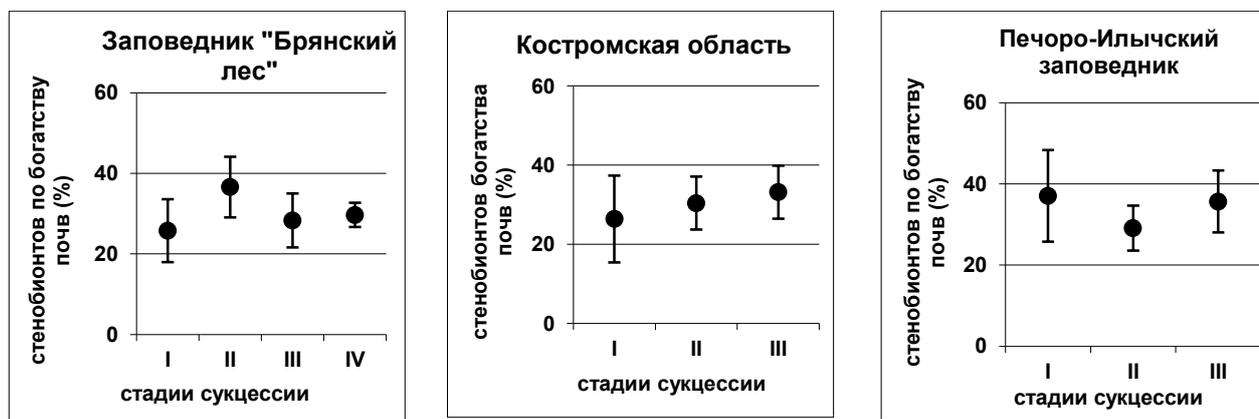


Рис. 7. Доля стенобионтов по фактору богатства почв по стадиям сукцессии

Медианы границ толерантности стенобионтных видов по богатству почв по стадиям сукцессии статистически значимо смещаются в сторону более богатых почв, что указывает на изменение условий богатства почв и на то, что вновь пришедшие в сообщество виды являются стенобионтами более богатых почвенных условий (Рис.8.).

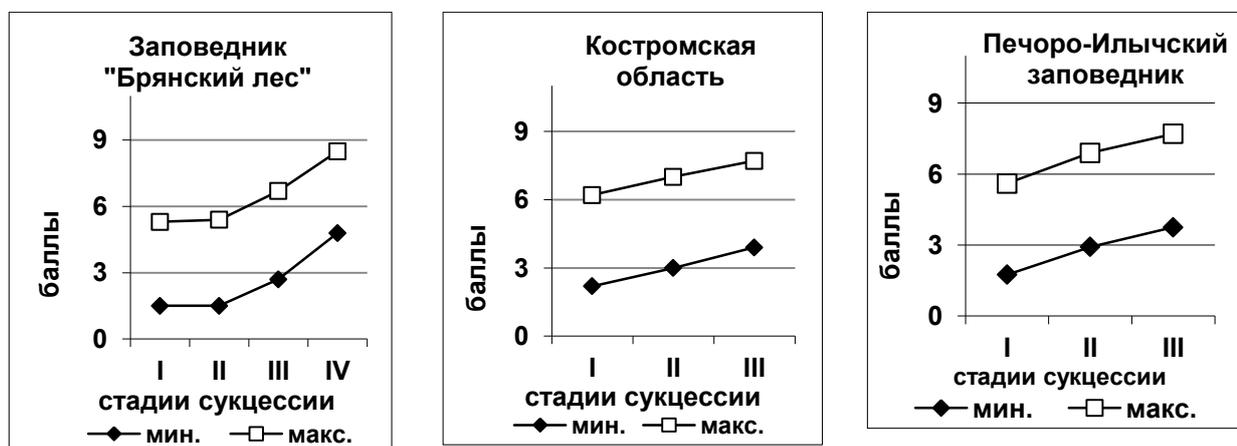


Рис. 8. Медианы границ диапазонов толерантности стенобионтных видов по фактору богатства почв по стадиям сукцессии

По фактору кислотности почв в ходе сукцессии происходит статистически значимое изменение условий экотопов в сторону уменьшения кислотности почв (рис. 9).



Рис. 9. Оценка кислотности почв по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга по стадиям сукцессии

Доля стенобионтов по кислотности почв по ходу сукцессии увеличивается (Рис.10).

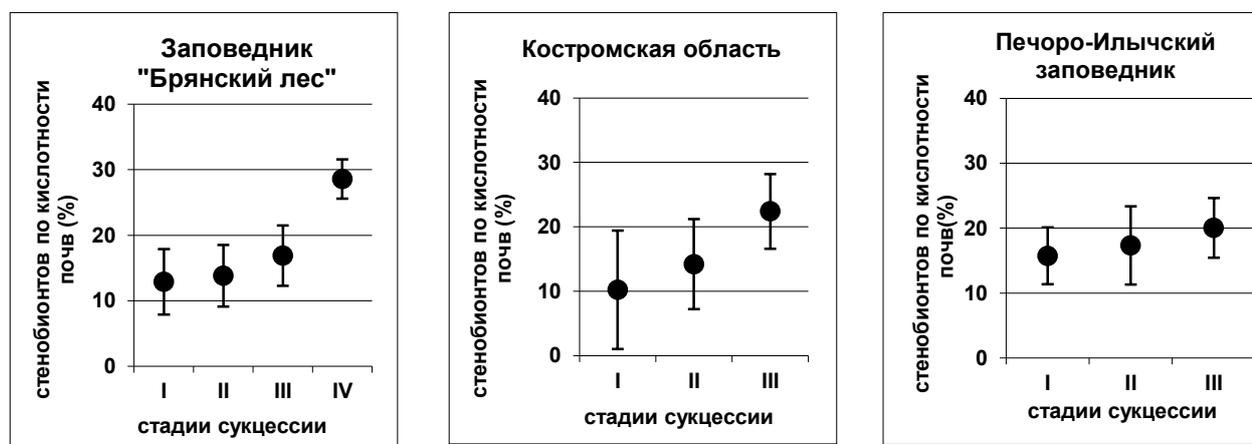


Рис. 10. Доля стенобионтов по фактору кислотности почв по стадиям сукцессии

Медианы границ толерантности стенобионтных видов по кислотности почв по стадиям сукцессии смещаются в сторону более щелочных почв, что указывает на изменение условий кислотности почв и на то, что вновь поселяющиеся виды являются стенобионтами более щелочных почвенных условий (Рис.11).

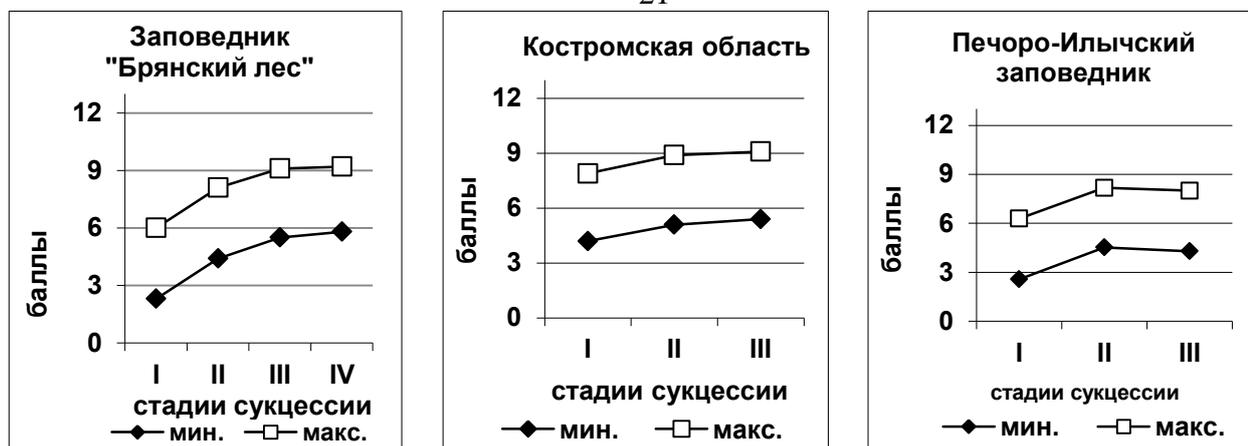


Рис. 11. Медианы границ толерантности стенобионтных видов по фактору кислотности почв по стадиям сукцессии

Таким образом, увеличение числа видов в ГБО и числа стенобионтов по увлажнению почв при неизменности условий увлажнения почв по стадиям сукцессии, говорит об увеличении мозаичности местообитания, что ведёт к увеличению возможностей вселения новых видов от начальной сукцессионной стадии к конечной. При этом вероятность заселения территории новыми видами не зависит от увлажнения почв, так как вновь поселяющиеся стенобионтные виды имеют те же средние оценки границы диапазонов толерантности по этому фактору, что и стенобионтные виды, прежде существовавшие в сообществе. Однако вероятность поселения новых видов зависит от богатства и кислотности почв, так как именно эти условия меняются. Из сравнения сукцессионных стадий видно, что медианы границ толерантности стенобионтных видов по шкалам богатства и кислотности почв смещаются в сторону изменения условий экотопа вслед за изменением условий среды. Вновь поселяющиеся стенобионтные виды имеют характеристики границ диапазонов толерантности по этим факторам иные, чем виды, ранее существовавшие на этой территории.

4.2. Сравнение динамики видового состава лесных растений с различной шириной экологических ниш на постоянной пробной и временных пробных площадях

Результаты сравнения сукцессионных стадий по условиям среды и составу сообществ, изложенные в предыдущей главе, были получены на большом количестве временных площадок в среднем по большим статистическим массивам данных. Для проверки выявленных тенденций аналогичным образом были обработаны данные многолетнего мониторинга постоянной пробной площади (ПП-10) в Воронежском заповеднике. В случае прямого анализа данных на постоянной пробной площади мы имеем всего одну выборочную реализацию случайной последовательности, и в этом случае результаты могут оказаться статистически менее устойчивыми. Однако важным в этом случае является подтверждение на постоянной пробной площади тех же тенденций изменения характеристик, что и на временных площадках, а также возможность непосредственно проследить динамику смен ценопопуляций видов на конкретной территории при изменении условий среды обитания.

Особенностью развития растительного сообщества на постоянной пробной площади Воронежского заповедника (в течение 61 года) стало мощное разрастание липы сердцевидной и лещины обыкновенной в древесно-кустарниковом ярусе (Стародубцева и др., 2004), аналогичное происходящему в заповеднике «Брянский лес» на третьей и четвертой сукцессионных стадиях, что повлекло существенное (более чем в два раза) уменьшение видов травяно-кустарничкового яруса.

Оценка условий экотопов по видовому составу растений по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга на постоянной пробной площади в Воронежском заповеднике, так же как и на временных пробных площадях в лесах заповедника «Брянский лес», в Костромской области и в Печоро-Илычском заповеднике показала относительную стабильность условий по фактору увлажнения почв. Об этом можно судить по показателю увлажнения почв по общему списку видов (рис.12 А), а также по медианам границ диапазонов толерантности стенобионтных видов (рис. 12 Б).

Доля стенобионтных видов по увлажнению почв относительно общего числа видов постоянной пробной площади Воронежского заповедника осталась прежней. С учётом существенного уменьшения видов травяно-кустарничкового яруса вследствие затенения ярусом подроста, это можно рассматривать как следствие стабильности условий по увлажнению почв.

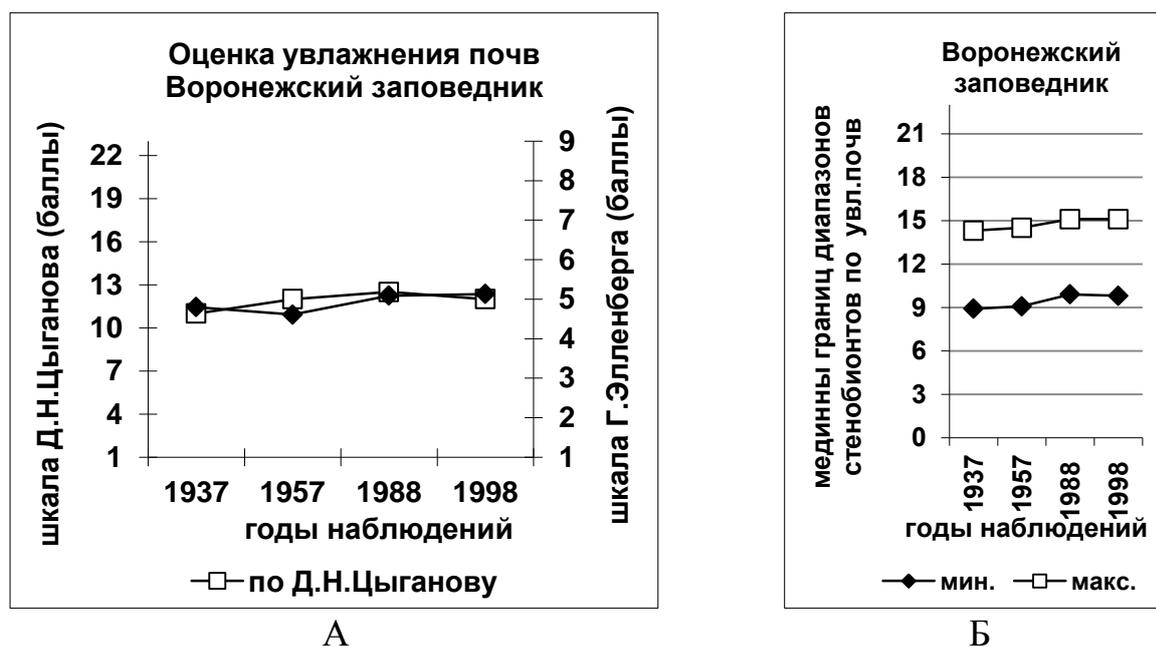
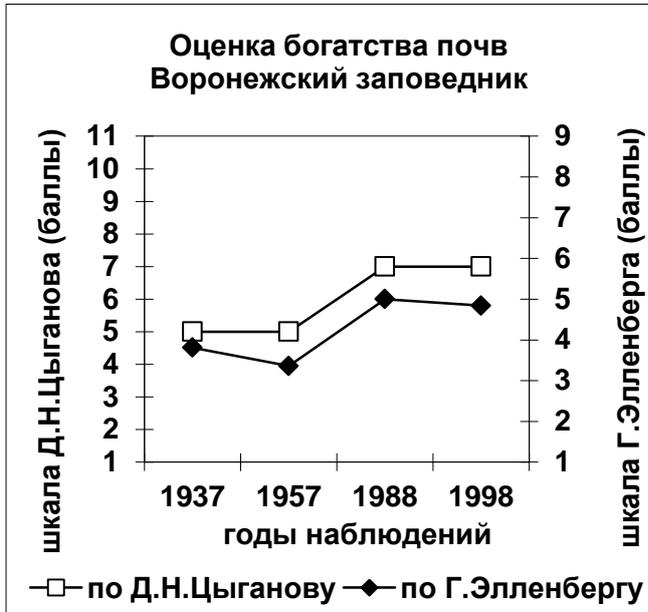
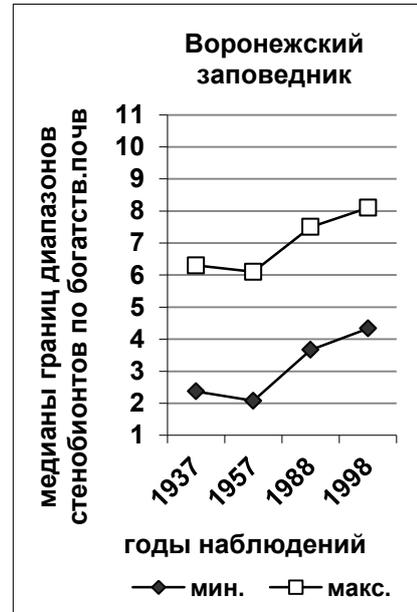


Рис. 12. А - оценка увлажнения почв по шкале Д.Н.Цыганова и шкале Г.Элленберга; Б - медианы границ толерантности стенобионтных видов по шкале увлажнения почв Д.Н.Цыганова

Изменение условий по фактору богатства почв в Воронежском заповеднике, как и на временных пробных площадях в лесах заповедника «Брянский лес», в Костромской области и в Печоро-Илычском заповеднике произошло в сторону увеличения богатства почв, о чем говорит как показатель богатства почв по общему списку видов (рис. 13 А), так и медианы границ диапазонов толерантности стенобионтных видов (рис. 13 Б).



А



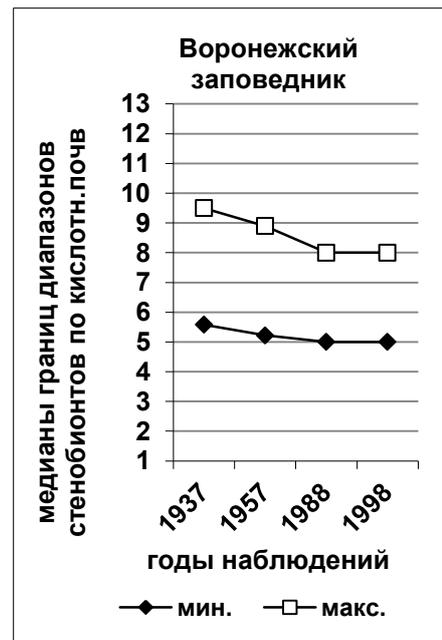
Б

Рис. 13. А - оценка богатства почв по шкале Д.Н.Цыганова и шкале Г.Элленберга; Б - медианы границ толерантности стенобионтных видов по шкале богатства почв Д.Н.Цыганова

Показанное увеличение богатства почв при сукцессии как во всех трёх сообществах, исследованных маршрутным способом, так и на постоянной пробной площади Воронежского заповедника, является следствием естественного развития сообществ. Неравномерность условий богатства почв приводит к флуктуациям доли стенобионтов во всех рассмотренных сообществах, так как идет процесс смены стенобионтов бедных мест обитания на стенобионтов более богатых мест обитания, что было показано при анализе смещения медиан границ диапазонов толерантности стенобионтов как на временных, так и на постоянной пробной площади.



А



Б

Рис. 14. А - оценка кислотности почв по шкале Д.Н. Цыганова и шкале Г. Элленберга; Б - медианы границ толерантности стенобионтных видов по шкале кислотности почв Д.Н. Цыганова

По фактору кислотности почв на исследованных территориях в лесах заповедника «Брянский лес», в Костромской области и в Печоро-Илычском заповеднике в ходе сукцессии отмечено изменение условий экотопов в сторону уменьшения кислотности почв. По данным двух стадий сукцессии в Воронежском заповеднике эти результаты не подтвердились (рис. 14 А, Б), что может быть объяснено единственностью пробной площади, «коротким» в сукцессионном смысле временем исследования и тем, что стенобионты по фактору кислотности почв в большинстве рассмотренных случаев были стенобионтами и по другим факторам (богатству почв, увлажнению почв, освещенности-затенения), что привело к сложно предсказуемым без учета действия других факторов изменениям состава стенобионтов.

ВЫВОДЫ

1. На большом геоботаническом материале разработан и опробован количественный метод выделения групп видов с узкими (стенобионты) и с широкими (эврибионты) интервалами приспособленности по конкретным экотопическим факторам с использованием интервальных экологических шкал Д.Н.Цыганова.
2. Выявлены на массовом материале временных пробных площадей закономерности распределения ценопопуляций стенобионтных видов растений на разных стадиях пирогенных восстановительных сукцессий.
3. Проверка гипотезы Ю.Одума об увеличении доли стенобионтов при сукцессионном развитии на материале лесных сообществ показала, что изменение доли стенобионтов зависит от стабильности фактора среды, по которому мы оцениваем долю стенобионтов. Так, если условия не изменяются (увлажнение почвы), то доля стенобионтов в сообществе возрастает. При изменении условий (богатство почвы) происходит смена стенобионтов на типичные для новых условий, при этом их доля остается примерно постоянной.
4. Проведенная верификация по материалам постоянной пробной площади (Воронежский заповедник) подтвердила найденные на массовом материале временных пробных площадей закономерности изменения условий экотопов по влажности и богатству почв, а также подтвердило гипотезу о смене стенобионтов бедных мест обитания стенобионтами богатых мест обитания по мере изменения характеристик экотопа вследствие естественного эндогенного развития сообществ.
5. Найденные изменения соотношения стенобионтов и эврибионтов по ходу сукцессии сообществ показали сходные тенденции в лесах разных климатических зон, что позволяет предположить фундаментальный характер найденных закономерностей, которые могут быть использованы при построении процессных моделей лесных сукцессий.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Zubkova E., Komarov A. Realized ecological niches composition along plant succession // Proceedings 7 of the European Conference on Ecological Modelling, Trieste, November 27-30, 2007. P. 555-556.
2. Грохлина Т.И., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В. Программа обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам EcoScaleWin: новые возможности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т; Йошкар-Ола, Пушкино, 2008. С. 467-469.
3. Зубкова Е.В., Комаров А.С. Оценка реализованных экологических ниш растений и изменения их композиций по ходу сукцессии растительности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научной конференции / Мар. гос. ун-т; Йошкар-Ола, Пушкино, 2008. С. 469-470.
4. Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: Учебное пособие / Мар. гос. ун-т, Пушкинский гос. ун-т. Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. 96 с.
5. Зубкова Е.В., О.И. Евстигнеев, А.С. Комаров О динамике распределения реализованных экологических ниш растений при сукцессии // Математическая биология и биоинформатика: II Международная конф., г. Пушкино, 7-13 сентября 2008 г.: Доклады / Под ред. В.Д. Лахно. С. 219-220.
6. Зубкова Е.В. Смены распределения реализованных экологических ниш сообществ растений при сукцессии // XVI Конференция серии «Математика. Компьютер. Образование» г. Пушкино, 19-24 января 2009 г. РХД Москва-Ижевск, 2009а. С. 256, [Электронный ресурс] URL: <http://www.mce.su./rus/archive/mce16/doc24853/> (дата обращения 12.04.2013).
7. Зубкова Е.В. Динамика распределения стенобионтных видов разных эколого-ценотических групп по стадиям сукцессии // Математическое моделирование в экологии Материалы Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии», 1-5 июня 2009 г. / Пушкино, ИФХиБПП РАН, 2009б. С. 115-116.
8. **Зубкова Е.В. Изменения соотношения реализованных экологических ниш растений в сообществах при сукцессии // Известия Самарского научного центра РАН, Т. 11, № 7(11), 2009в. С. 1634-1639.**
9. Zubkova Elena, Alexander Komarov. Changing of Ecological Niches Composition in the Course of Plant Succession // Conference ISEM 2009 Ecological Modelling for Enhanced Sustainability in Management, October 6-9 2009 Quebec City, Universite Laval, Havillon Alphonse – Desjardins. Conference handbook. 2009. P. 250.

10. Зубкова Е.В. Изменения соотношения реализованных экологических ниш растений в лесных сообществах при сукцессии // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием / Мар. Гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2010. С. 116-119.
11. Zubkova E.V. Changing of Proportions of Plant Specialists and Generalists Along Succession in Forests // Types of Strategy and Not Only... (Materials of the Fourth Russian-Polish School of Young Ecologists; Togliatti, September, 6-12th, 2010) / Editor-in-ehler G.S.Rozenberg. / Togliatti: Kassandra, 2010. С. 65-66.
12. Зубкова Е.В. Обоснование выбора репрезентативного интервала при определении области выделения видов специалистов и генералистов по шкалам Д.Н.Цыганова // Материалы Второй национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии», 23-27 мая 2011 г. / Пущино, ИФХиБПП РАН, 2011а. С. 102-104.
- 13. Зубкова Е.В. О некоторых особенностях диапазонных экологических шкал растений Д.Н.Цыганова // Известия Самарского научного центра РАН, 2011б, Т. 13, № 5. С. 48-53.**
14. Комаров А.С., Зубкова Е.В. О стенобионтности и эврибионтности у лесных растений // Материалы Международной научной конференции, посвящённой 110-летию А.А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики, флористики» Кострома, 31 октября - 3 ноября 2011. 1 том. / Кострома, 2011. С. 334-339.
- 15. Комаров А.С., Зубкова Е.В. Динамика распределения экологических ниш в сообществах лесных растений при сукцессии // Математическая биология и биоинформатика. 2012а. Том 7. Выпуск 1. С.152-161.**
- 16. Комаров А.С., Зубкова Е.В. О стенобионтности и эврибионтности // Известия Самарского научного центра РАН, 2012б, Т. 14, № 1 (5). С. 1268-1271.**
17. Зубкова Е.В. Долговременная динамика видов лесных растений с различной шириной экологических ниш на постоянной пробной площади в сосняке с дубом и липой в Воронежском заповеднике // Известия Самарского научного центра РАН, 2012, Т. 14, № 5. С. 49-55.