МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И ЭКОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

ТРУДЫ

ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

ВЫПУСК 7

Товарищество научных изданий КМК

Москва 2020

УДК 502/504
ББК 28.088

Редакционная коллегия:

*Н.А. Потемкин, к.б.н., А.С. Желтухин, к.б.н., Е.А. Шуйская,
В.И. Желтухина, В.П. Волков*

Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 7. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 238 с.

В сборнике Трудов приведены данные о современном состоянии и основных процессах, происходящих в экосистемах заповедника и окружающих территорий. В нём отражены вопросы воздействия климата на динамику снежного покрова, динамику уровня почвенно-грунтовых вод, тепловой баланс сфагновых болот и вырубленных участков леса, об использовании современных технологий для изучения пространственной структуры тепловых полей, физико-химических свойств почв в ризосферах. Значительное место уделено сезонному развитию и динамике развития растительности, состоянию и структуре коренных лесов, динамике развития растительности на лугах и вырубленных участках. Показано видовое разнообразие лишайников и представлены данные о находке нового для европейской части России вида миксомицетов. Представлены данные по исследованиям биологии бурого медведя и реабилитации медвежат-сирот, методам описания его экологической ниши, характеристике местообитаний рыси, половому диморфизму волка, лисицы и енотовидной собаки и др.

Рецензенты:

М.В. Марков, доктор биологических наук

А.В. Зиновьев, доктор биологических наук

ISBN 978-5-907213-99-9

© ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник», 2020.
© ООО «КМК», издание, 2020.

УДК 581.55+58.01/.07

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЫСОТЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА И ЕГО ОХРАННОЙ ЗОНЫ

Чередниченко О.В., Гаврилова Т.М., Бородулина В.П., Елумеева Т.Г.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва
gentiana07@yandex.ru

Изучена высота вегетативных органов 10 видов типичных луговых растений и проведено сравнение относительного участия (по биомассе) растений разной высоты в трёх типах травяных сообществ: используемых лугах, неиспользуемых лугах и субрудеральных сообществах. Показано разнообразие изменений высоты растений в ответ на факторы среды – режим использования и продуктивность сообщества.
Ключевые слова: *функциональные признаки, высота, луга, изменение землепользования, заповедный режим*

Введение

Исследования функциональных признаков растений, в том числе, их внутривидовой вариабельности, являются важным инструментом изучения механизмов формирования и функционирования фитоценозов (Siefert et al., 2015, Garnier et al., 2016). В последние годы функциональный подход активно применяется к изучению растительных сообществ в контексте снижения интенсивности землепользования и забрасывания сельскохозяйственных земель (Chelli et al., 2019). Высота растения – это важный и легко измеряемый функциональный признак растений (Cornelissen et al., 2003; Дудова и др., 2019б), который определяет способность конкурировать за свет и стратегию поглощения ресурсов (Moles et al., 2009, Онипченко, 2014), а также, связан с эффективностью опыления и распространения семян (Cornelissen et al., 2003, Garnier et al., 2016), что определяет положение вида в сообществе. Размер растения также зависит от скорости обмена веществ и максимальной плотности популяции. На экосистемном уровне высота растений влияет на такие важные свойства экосистем, как способность связывать углерод (за счёт её связи с биомассой) и разнообразие животных (которое связано с разнообразием высот ярусов сообщества) (Moles el al., 2009). Исследования высоты как функционального признака проведены в разных регионах мира (Moles el al., 2009, Siefert et al., 2015, Funk et al., 2017), но в России такие работы пока редки (Дудова и др., 2019а, б), а травяные сообщества Средней полосы России остаются неизученными с этой точки зрения.

Луга Центрально-Лесного заповедника являются удобным объектом для исследования изменений растительности, происходящих при смене землепользования, так как известны история и тип их землепользования. Цель этой работы – оценить различия высот вегетативных органов типичных луговых видов растений в трёх типах травяных сообществ, находящихся под разными режимами использования.

Материалы и методы исследований

Измерения проводили в первой половине августа 2019 года в пределах 12 постоянных пробных площадей (100 м^2 каждая), заложенных на трёх разных типах лугов

– по 4 площадки на каждый тип (используемые, неиспользуемые и субрудеральные). Исследованные участки используемых лугов находились на восточной окраине дер. Большое Фёдоровское, в настоящее время здесь проводится нерегулярное сенокошение и слабый выпас. Высота травяного яруса составляла от 40 до 120 см. Это сообщества с богатым видовым составом, всего на исследованных площадках насчитывалось 72 вида (от 37 до 50 видов на 100 м^2), высокое проективное покрытие имели *Centaurea phrygia, Festuca pratensis, Trifolium medium*.

Участки настоящих неиспользуемых лугов и субрудеральных сообществ изучены на урочище Красное, где сенокошение не проводится с середины 1980-х годов. Неиспользуемые (заповедные) луга имеют высокое сходство с используемыми, коэффициент сходства Сёренсена составил 69%. На исследованных площадках насчитывается 88 видов (от 43 до 62 видов на 100 м^2), невысокий травостой (от 45 до 90 см), преобладают типичные луговые виды: *Alchemilla vulgaris, Centaurea phrygia, Dactylis glomerata, Trifolium medium.*

Высокотравные субрудеральные сообщества имеют небольшое число видов в составе (всего – 52 вида, от 20 до 32 видов на 100 м^2). Высота травяного яруса – 130-150 см. Высокое проективное покрытие имеют как нитрофильные виды (*Anthriscus sylvestris, Elytrigia repens*), так и менее требовательные к богатству почв (*Dactylis glomerata, Trifolium medium*).

Настоящие луга и субрудеральные сообщества граничат друг с другом в пределах заповедного урочища Красное, мы предполагаем, что они составляют сукцессионный ряд, отражающий изменение растительности при отсутствии сенокошения.

На каждой пробной площади измеряли по 6 побегов массовых видов, в некоторых случаях меньше, если особи этих видов были редки. Высоту измеряли согласно международному протоколу (Cornelissen et al., 2003) как наименьшее расстояние между субстратом и верхним хорошо развитым фотосинтезирующим листом. Для анализа нами использованы данные по высоте вегетативных органов десяти видов, число измерений приведено в таблице 1. Из них высота шести видов измерена на используемых лугах, на заповедных лугах и в субрудеральных сообществах, а высота четырех видов – только на лугах, так как в субрудеральных сообществах они практически отсутствуют. Для изучаемых видов рассчитана их доля в надземной биомассе сосудистых растений. Для этого на каждой из 12 пробных площадей было взято и разобрано по видам от 6 до 8 укосов надземной фитомассы площадью 0.0625 м^2 от (всего 27 укосов на заброшенных лугах, 25 на используемых лугах и 31 в высокотравных субрудеральных сообществах).

Обработка данных проведена в статистической среде R (R Core Team, 2016). Чтобы выявить различия между высотой этих видов в разных сообществах, мы использовали t-тест Стьюдента для видов, измеренных в двух типах сообществ, и дисперсионный анализ с последующим апостериорным тестом Тьюки (Tukey HSD) для видов с данными из трех типов сообществ. Распределение высоты всех видов не отличалось от нормального.

Результаты и их обсуждение

Диапазон изученных видов растений включал как растения с низко расположенными, так и с относительно высоко расположенными вегетативными органами. Можно выделить три группы по высоте: низкорослые – в среднем около 30 см (*Achillea millefolium, Deschampsia caespitosa*, *Plantago lanceolata, Potentilla erecta,*

Таблица 1. Высота вегетативных органов луговых растений в травяных фитоценозах Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны. n – повторность, M – среднее, SE – ошибка среднего. ИЛ – используемые луга, НЛ – неиспользуемые луга, СРС – субрудеральные сообщества. p – значимость отличий (t-тест Стьюдента для видов, измеренных в двух сообществах, или дисперсионный анализ для видов, измеренных в трех сообществах). Разными буквами отмечены значимо различающиеся между собой значения (по результатам апостериорного теста Тьюки, Tukey HSD, $p<0.05$). – – нет данных для вида в сообществе.

Вид	p	ИЛ		НЛ		СРС		Все сообщества	
		n	M±SE	n	M±SE	n	M±SE	n	M±SE
Achillea millefolium	**0.044**	24	26.6±1.7[a]	22	28.9±2.0[ab]	12	36.1±3.1[b]	58	29.4±1.3
Centaurea phrygia	**0.044**	23	79.7±3.8[ab]	24	76.1±3.5[a]	18	87.4±2.8[b]	65	80.5±2.1
Deschampsia caespitosa	**0.032**	18	40.4±2.3[a]	19	36.8±2.8[b]	-	-	37	38.6±1.8
Hypericum maculatum	**0.027**	22	51.4±1.4[ab]	24	48.0±2.0[a]	20	56.6±2.2[b]	66	51.6±1.2
Phleum pratense	0.402	18	76.6±3.5[a]	24	77.4±3.7[a]	12	84.7±5.0[a]	54	78.7±2.3
Plantago lanceolata	**0.006**	19	33.0±1.7[a]	13	25.3±1.9[b]	-	-	32	29.9±1.4
Potentilla erecta	0.539	23	29.5±1.6	24	28.0±1.7	-	-	47	28.7±1.2
Ranunculus acris	**0.045**	24	32.2±1.8[a]	24	27.1±1.7[b]	-	-	48	29.6±1.3
Trifolium medium	**<0.001**	24	41.8±2.1[a]	24	51.8±2.2[b]	24	60.0±2.1[c]	72	51.2±1.5
Veronica chamaedrys	**<0.001**	24	26.3±2.2[a]	24	20.5±1.5[a]	18	36.6±2.4[b]	66	27.0±1.4

Ranunculus acris, Veronica chamaedrys), среднерослые – в среднем около 50 см (*Hypericum maculatum*, *Trifolium medium*), высокорослые – в среднем около 80 см: *Centaurea phrygia, Phleum pratense*) (таблица 1, рисунок 1). Это соответствует основным подъярусам травостоя, выделяемым в изученных сообществах визуально.

Различия по высоте растений между используемыми и заповедными лугами были разнонаправлены. Три вида (*Deschampsia caespitosa, Plantago lanceolata, Ranunculus acris*) достигали большей высоты на используемых лугах, один вид (*Trifolium medium*) – на заповедных лугах, а высота остальных видов значимо не отличалась (таблица 1). Из шести видов, высота которых была измерена также в субрудеральном сообществе, у *Veronica chamaedrys* и *Trifolium medium* она была значимо больше по сравнению с обоими типами лугов, у *Centaurea phrygia* и *Hypericum maculatum* – значимо выше, чем на заповедных лугах, а у *Achillea millefolium* – выше, чем на используемых лугах. Ни один из исследованных видов в субрудеральных сообществах не был значимо ниже, чем на настоящих лугах. Высота *Phleum pratense* значимо не отличалась во всех трёх типах сообществ.

Относительное участие на используемых лугах было выше по сравнению с остальными типами сообществ у шести из десяти видов (рисунок 1): *Deschampsia caespitosa*, *Hypericum maculatum*, *Plantago lanceolata*, *Phleum pratense*, *Ranunculus acris*, *Veronica chamaedrys*. Четыре из шести исследованных низкорослых видов (*Plantago lanceolata*, *Deschampsia caespitosa*, *Ranunculus acris*, *Veronica chamaedrys*) имели тенденцию к большему участию и большей высоте на используемых лугах по сравнению с неиспользуемыми (рис. 1). Только *Potentilla erecta* показала обратную зависимость, хотя различия высот между двумя типами лугов статистически не значимы.

У *Plantago lanceolata* на неиспользуемых лугах, помимо снижения высоты вегетативных органов, наблюдалось и уменьшение площади листа с соответствующим

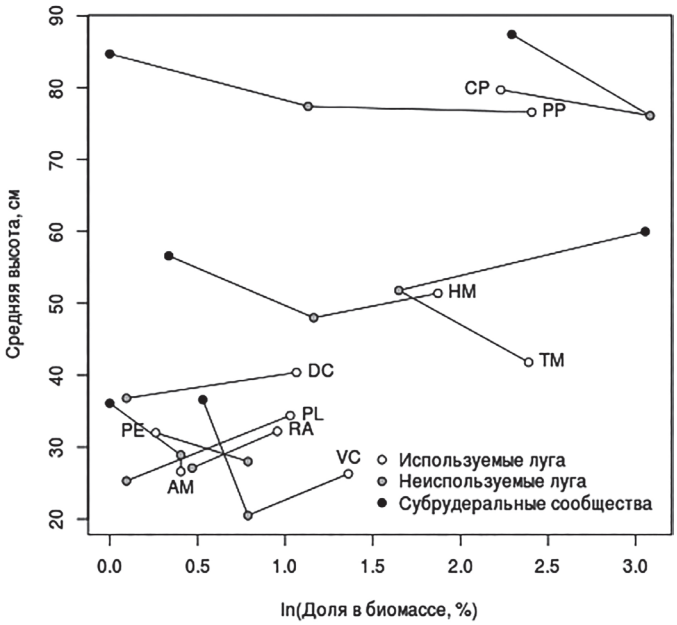

Рис. 1. Высота растений и их относительное участие в травяных сообществах. Сокращения: *AM – Achillea millefolium, CP – Centaurea phrygia, DC – Deschampsia caespitosa, HM – Hypericum maculatum, PP – Phleum pratense, PL – Plantago lanceolata, PE – Potentilla erecta, RA – Ranunculus acris, TM – Trifolium medium, VC – Veronica chamaedrys.*

увеличением удельной листовой поверхности (Елумеева и др., 2017; Гаврилова и др. 2019). Это может объясняться большей продуктивностью используемых лугов, где розеточный вид должен формировать более крупные и вертикально расположенные листья с увеличением доли механической ткани.

Большая высота вегетативных органов растений в субрудеральных сообществах связана с их более высоким запасом фитомассы (в среднем, 1730 г/м^2) по сравнению с лугами (1130 г/м^2 на используемых и 930 г/м^2 на заброшенных лугах, наши неопубликованные данные). Однако для разных видов здесь могут действовать разные механизмы. Так, высота клевера среднего (*Trifolium medium*), который является одним из доминирующих видов в субрудеральных сообществах и составляет 20.2% биомассы, увеличивается одновременно с увеличением его относительного и абсолютного участия по сравнению с лугами. У видов с низко расположенными листьями увеличение высоты в субрудеральных сообществах наблюдается при снижении участия (рис. 1), что отражает конкуренцию за свет с доминантами. Таким образом, увеличение высоты вегетативных органов растений не всегда связано с их доминированием.

Заключение

Большая часть исследованных видов (8 из 10) показала значимые различия в исследованных растительных сообществах, отличающихся по продуктивности и находящихся под разными режимами использования. Наибольшая высота вегетативных органов была характерна для рудеральных сообществ (наиболее продуктивных из

исследованных), что для *Trifolium medium* связано с его доминирующим положением. Для видов с низким относительным участием это связано с конкуренцией за свет, так как они находятся внутри густого полога, создаваемого доминантами сообщества. Большее относительное участие и большая высота низкорослых видов на используемых лугах, даже по сравнению с неиспользуемыми настоящими лугами, может быть связана с более благоприятным световым режимом, складывающимся в результате умеренного выпаса.

Даже на небольшом наборе видов может быть показано разнообразие изменений высоты растений в ответ на факторы среды – режим использования и продуктивность сообщества. Они зависят от высоты расположения вегетативных органов растения, обусловленных его жизненной формой.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-00799а.

Литература

Гаврилова Т.М., Чередниченко О.В., Елумеева Т.Г. 2019. Функциональные признаки листьев на заповедных и используемых лугах Центрально-Лесного заповедника // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сборник научных трудов XX Международной научно-практической конференции. М.: РУДН. С. 67-71.

Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Кипкеев А.М., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Смирнов В.Э., Текеев Д.К., Салпагаров М.С., Онипченко В.Г. 2019а. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журнал Общей Биологии. Т. 80. № 6. С. 439-450.

Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Клинк Г.В., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Онипченко В.Г. 2019б. Высота как функциональный признак альпийских растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. Т. 124. Вып. 1. С. 33-46.

Елумеева Т.Г., Железова С.Д., Чередниченко О.В. 2017. Площадь листьев луговых растений при сенокосном и заповедном режимах на примере Центрально-Лесного заповедника // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. Т. 12. № 4. С. 39-42.

Онипченко В.Г. 2014. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: Красанд. 576 с.

Chelli, S., Marignani, M., Barni, E., et al. 2019. Plant-environment interactions through a functional traits perspective: a review of Italian studies // Plant Biosystems. V. 153. № 6. P. 853–869.

Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. V. 51. № 4. P. 335–380.

Funk J.L., Larson J.E., Ames G.M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J., Firn J., Wright J. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes // Biological Reviews. V. 92. № 2. P. 1156-1173.

Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. 2016. Plant Functional Diversity. Oxford: Oxford Univ. Press. 231 p.

Moles A.T., Warton D.I., Warman L., Swenson N.G., Laffan S.W., Zanne A.E., Pitman A., Hemmings F.A., Leishman M.R. Global patterns in plant height // Journal of Ecology. 2009. V. 97. № 5. P. 923-932.

R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., et al. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities // Ecology Letters. V. 18. P. 1406-1419.

PLANT HEIGHT VARIABILITY IN HERBACEOUS COMMUNITIES IN CENTRAL FOREST NATURE RESERVE AND ITS BUFFER ZONE

Cherednichenko O.V., Gavrilova T.M., Borodulina V.P., Elumeeva T.G.

Lomonosov Moscow State University, Moscow
gentiana07@yandex.ru

The vegetative height of 10 typical meadow plant species was studied and the relative biomass-weighted abundance of plants with different height was compared in managed meadows, abandoned meadows and subruderal communities. Various changes in plant height in response to environmental factors, management regime and community productivity, were shown.
Keywords: *functional traits, height, meadows, land use changes, protection regime.*