

Глобальный Экологический Фонд
Проект «Сохранение биоразнообразия»
Экоцентр МГУ им. М.В. Ломоносова

Серия учебных пособий «Сохранение биоразнообразия»

СОХРАНЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Издательство НУМЦ

Москва 2002

УДК 504
ББК 28.088

Серия учебных пособий «Сохранение биоразнообразия».

Научный руководитель серии Н.С. Касимов.

Сохранение и восстановление биоразнообразия. Колл. авторов. М.:
Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. 286 с.

Редакционная коллегия книги:

М.В. Гусев, О.П. Мелехова, Э.П. Романова

Рецензенты книги:

Марфенин Н.Н., Масленников С.Л., Корзун Л.П., Ягодин Г.А.

*Рекомендовано Советом по экологии и биологии учебно-методического
объединения по классическому университетскому образованию в качестве
учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по
экологическим и биологическим направлениям и специальностям, а также
для системы дополнительного образования*

Раздел I. В.Е. Флинт. Сохранение редких видов в России (теория и практика)

Раздел II. О.В. Смирнова, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский, Н.А. Торопова,
Л.Б. Заугольнова. Руководство по полевой практике. Методы сбора и
первичного анализа геоботанических и демографических данных

Раздел III. О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский,
Н.А. Торопова. Популяционные и фитоценотические методы анализа
биоразнообразия растительного покрова

Раздел IV. О.П. Мелехова. Сохранение биоразнообразия в промышленных и
урбанизированных районах

Раздел V. А.Г. Сорокин. Современные проблемы сохранения и
восстановления популяций редких видов хищных птиц

**Серия учебных пособий издана при поддержке
Глобального Экологического Фонда**

ISBN 5-894140026-9

© Экоцентр МГУ, 2002

© В. Е. Флинт, 2002

© О.В. Смирнова, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский,
Н.А. Торопова, Л.Б. Заугольнова, 2002

© О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина,
М.В. Бобровский, Н.А. Торопова, 2002

© О.П. Мелехова, 2002

Раздел III. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова

Введение

Обратно в содержание

Цель раздела – изложить систему методов оценки внутривидового, видового или таксономического разнообразия и разнообразия растительных сообществ [van der Maarel, 1997] применительно к растительному покрову лесного пояса. Эта система основана на теоретических представлениях о популяционной организации биоценотического покрова лесных территорий и на многолетнем опыте полевых исследований авторов. Она реализована в виде компьютерной информационно-аналитической системы (ИАС) [Заугольнова и др., 1995; Оценка..., 2000] и получила широкое распространение как в учебном процессе, так и в научных исследованиях авторского коллектива и коллег из разных научных и научно-практических организаций.

Авторы выражают благодарность А.И. Широкову за предоставленные рисунки, О.И. Евстигнееву за помощь в разработке эколого-ценотических групп видов растений, В.Э. Смирнову за оказанные консультации, Е.М. Глухой за помощь в подготовке данных.

Глава 1. Общие закономерности организации биогеоценотического покрова лесных территорий

Решение проблем сохранения биологического разнообразия заставляет исследователей постоянно обращаться к поиску эталонных (нечтупрушенных, климаксовых) сообществ. Изучение таких сообществ дает возможность выяснить механизмы устойчивого существования в них множества биологически и экологически различных видов. Познавание этих механизмов позволяет составить обоснованные прогнозы изменения биоразнообразия в сообществах, состав и структура которых нарушены в результате природных или антропогенных воздействий. Исследование нечтупрушенных (климаксовых) сообществ разных природных зон позволило сформулировать концепцию мозаично-циклической организации экосистем, суть которой состоит в следующем: максимальное

таксономическое разнообразие проявляется в экосистемах (сообществах) с наибольшим структурным разнообразием и значительной внутрисценотической гетерогенностью среды [The mosaic-cycle..., 1991; Смирнова, 1998; Оценка..., 2000].

Исследования популяционной организации сообществ разных природных зон показывают, что внутрисценотическая гетерогенность среды в значительной степени определяется особенностями популяционной жизни представителей разных царств, в первую очередь растений, животных и грибов. С популяционных позиций сообщество – это множество сосуществующих популяций видов разных трофических групп. Из-за различий популяционных параметров разных видов на конкретном участке формируется разномасштабная мозаика популяций растений, животных, грибов. Механизмом, интегрирующим эту разномасштабную мозаику, и приводящим к формированию сообществ как популяционных множеств выступает популяционная жизнь наиболее мощных средообразователей (эдификаторов, конкурентных – С и толерантных – ST-видов [Grime, 1979], ключевых видов (key-species).

1.1. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий

Исследования последних лет и обобщение материалов показывают, что в ненарушенных (доагрикультурных, климаксовых) лесах гетерогенность среды создается популяционными мозаиками растений, животных и грибов. Эти данные внесли существенные коррективы в представления экологов о лесах как экосистемах детритного типа и показали, что мозаичность, вызванная жизнедеятельностью животных-фитофагов, столь же характерное свойство лесных ландшафтов, как и фитогенная мозаичность.

Фитогенная мозаичность в доагрикультурных лесах – следствие популяционной жизни ключевых видов деревьев. В ненарушенных лесах любого типа (тропических и умеренных) популяционная жизнь деревьев – эдификаторов создает весьма существенную мозаику светового, водного и почвенного режимов (о «гар-мозаике» – см.: [Коротков, 1991]). Она создается следующими процессами:

1) образование прорывов в пологом леса («окон возобновления» в русской и «gaps» в английской терминологии) вследствие старения и естественной смерти одного – нескольких рядом растущих деревьев;

2) образование ветровально-почвенных комплексов (ВПК в русской литературе и «tree fall» в английской), когда смерть дерева

сопровождается пертурбацией почвенного профиля и создается специфический «вывальный» микрорельеф, включающий бугры, западины, валеж [Скворцова и др., 1983]. Некоторые элементы фитогенной мозаики более подробно рассмотрены в разделе 3.5.

Зоогенная мозаичность в доагрикультурных лесах – следствие популяционной жизни ключевых видов животных. В ненарушенных евразийских и североамериканских лесах это три группы ключевых видов: 1) крупные стадные копытные-фитофаги (зубры, туры, тарпаны, лесные бизоны и др.), 2) листо- и хвоегрызущие насекомые и 3) бобры.

Зоогенная мозаика возникала по нескольким причинам:

- из-за локального уничтожения крупными копытными подроста и молодых деревьев, кустарников, лесных трав, уплотнения и унавоживания почв и возникновения полян с лугово-опушечной и лугово-степной флорой;
- из-за локального уничтожения листо- и хвоегрызущими насекомыми листьев и хвои в кронах взрослых деревьев, увеличения интенсивности солнечной радиации на поверхности почвы, повышения температуры воздуха и почвы на несколько градусов, обогащения почвы азотом и другими минеральными веществами из экскрементов, возрастания численности светолюбивых и нитрофильных видов трав;
- из-за строительства бобрами на ручьях и мелких речках плотин и каналов, формирования прудов и низинных болот, увеличения видового разнообразия и численности сопутствующих видов растений и животных;
- из-за избирательного уничтожения бобрами деревьев и кустарников по берегам водоемов и развития прирусловых луговых полян со светолюбивой флорой и фауной.

Постоянное присутствие в доагрикультурных лесных ландшафтах ключевых видов животных-фитофагов создавало четко выраженную гетерогенность среды: собственно лесные участки чередовались с зоогенными полянами и зоогенными водоемами. Все эти участки постоянно перемещались внутри лесного ландшафта. В результате очень широко были представлены экотонные сообщества – хранители максимального видового разнообразия.

1.2. Представления о сукцессиях и климаксе с популяционных позиций

Представление биогеоценотического покрова как разномасштабной мозаики популяций привело к существенному изменению представлений о климаксе и сукцессиях [Оценка..., 2000].

С общеэкологических позиций климакс рассматривается как динамически равновесное состояние сообщества, обеспечивающее постоянство видового состава и поддерживающее в целом устойчивое структурное разнообразие элементов за счет внутриценотических нарушений разного масштаба и разной природы. С популяционных позиций климакс характеризуется устойчивыми потоками поколений в популяциях всех потенциальных обитателей данной территории.

С общеэкологических позиций сукцессии рассматриваются как однонаправленные процессы развития сообществ, вызываемые как внешними, так и внутренними причинами [Миркин и др., 1989]. С популяционных позиций сукцессии – это процессы формирования (первичные и вторичные, демулационные сукцессии) или разрушения (дигрессионные сукцессии) устойчивых потоков поколений [Оценка и сохранение..., 2000].

Реконструкция доисторического облика биоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы [Смирнова и др., 2001] показала, что зональные поликлимаксы были представлены комплексом биогеоценозов, которые включали теневые леса (широколиственные, хвойно-широколиственные и хвойно-мелколиственные), опушечные сообщества и зоогенные поляны (луговые и лугово-степные) на водоразделах; сформированные и поддерживаемые крупными фитофагами (зубрами, турами, тарпанами и пр.); ольшаники, низинные болота и луга, в долинах ручьев и малых рек, регулируемые трофической и топической деятельностью бобров. Весь этот комплекс функционировал в пределах бассейнов малых рек как взаимосвязанная система популяций ключевых видов и сопутствующих им подчиненных видов из представителей разных трофических групп.

Активное природопользование, длящееся на территории Восточной Европы уже несколько тысячелетий, нарушило структуру природного биоценотического комплекса и превратило весь биоценотический покров в огромную сукцессионную систему [Восточноевропейские..., 1994; Оценка и сохранение..., 2000]. Из всего перечисленного набора биоценозов только собственно лесные сообщества способны восстанавливаться в ходе сукцессий при условии абсолютного

заповедания и затем устойчиво существовать в спонтанном режиме. Все остальные биоценозы, видовое разнообразие и структура которых в доагрикультурных ландшафтах поддерживалась трофической и топической деятельностью ключевых видов – фитофагов, не могут существовать в спонтанном режиме. В течение длительной истории природопользования, после уничтожения ключевых видов животных, зоогенные поляны, опушки, приречные леса, луга и болота поддерживались с помощью домашних животных и антропогенных сооружений (плотины, дамбы), имитирующих деятельность бобров. Исключение таких биоценозов из природопользования стимулирует восстановительные смены, которые приводят в лесном поясе к формированию теневых лесов, при этом исчезают многие виды растений и животных светлых местообитаний.

Таким образом, конечная стадия восстановительных сукцессий (демутаций) в современном растительном покрове лесного пояса – разновозрастный лес с хорошо выраженной мозаикой окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов. В зависимости от полноты представленности видов региональной флоры, способных существовать под пологом леса и в окнах, такой лес может быть определен как климакс или диаспорический субклимакс. Климаксным лесным сообществом мы будем называть разновозрастный лес с выраженной гар-мозаикой и с максимальным числом лесных видов региональной флоры. При ограниченных возможностях заноса зачатков лесных видов региональной флоры демутация приводит к формированию диаспорического субклимакса. Так же как и климакс, диаспорический субклимакс способен к длительному спонтанному существованию, однако он не содержит в своем составе многих видов, способных по своим экологическим свойствам обитать в лесных сообществах.

Восстановление естественного видового разнообразия собственно лесных сообществ (в отличие от зоогенных полян) на территориях заповедников, заказников и национальных парков может происходить в спонтанном режиме по мере восстановления гетерогенности среды в связи с развитием популяционных мозаик деревьев. Однако возможности восстановления видового разнообразия, в первую очередь, будут зависеть от расстояния, на которое распространяются зачатки природных компонентов сообществ. Предварительные расчеты показывают, что, при наличии устойчивого поступления зачатков, лесные сообщества способны восстановить доагрикультурный облик и относительно полный видовой состав в

процессе смены двух-трех поколений ключевых видов (600–1000 лет). Однако для тех подчиненных видов, у которых семена или вегетативные зачатки распространяются очень медленно, даже такое время недостаточно.

Современное сукцессионное состояние биоценотического покрова Восточной Европы, а также уничтожение или существенное сокращение ареалов многих ключевых видов животных и растений в течение длительной истории природопользования приводит к необходимости кардинальным образом пересмотреть существующую природоохранную политику. Помимо общепринятых мер абсолютной охраны территорий необходимо разработать системы природопользования, ориентированные на комплекс естественных и искусственных мер по поддержанию видового разнообразия.

Глава 2. Популяционно-демографические методы анализа биоразнообразия растительных сообществ

Использование популяционно-демографических представлений и методов позволяет оценить биоразнообразие на разных уровнях организации живого: от внутривидового до ценотического – и составить биологически обоснованные прогнозы его изменения.

Определение понятия «популяция». Термином «популяция» в демографических исследованиях обозначается совокупность особей одного вида, совместно живущих на определенной территории, связанных между собой отношениями родства (потоком поколений), системой внутренних взаимоотношений и отграниченные от других подобных совокупностей [Ценопопуляции..., 1976, 1988]. Разработаны представления об иерархии биосистем популяционного уровня от ценопопуляции до видовой популяции (вся совокупность особей вида в пределах ареала). В большинстве случаев реальные границы скопления особей вида распознать трудно или невозможно, тогда популяцией называют совокупность особей исследуемого вида в рамках пространства, ясно ограниченного границами некоторого природного объекта. Так, совокупность особей вида в границах фитоценоза принято называть «ценопопуляцией», а в границах одного экотопа – экотопической популяцией. Далее при описании подходов и методов анализа биоразнообразия мы используем общий термин «популяция», ранг объекта популяционного уровня (ценопопуляция,

локальная популяция, экотопическая и пр.) уточняется при необходимости.

2.1. Периодизация онтогенеза и диагнозы онтогенетических состояний растений. Типы онтогенеза

Основа для исследования состава и структуры популяций – способность видеть в природе отличающиеся по многим параметрам друг от друга организмы одного вида. В первую очередь различия определяются возрастными, онтогенетическими особенностями, что делает чрезвычайно важным членение непрерывного процесса индивидуального развития (онтогенеза) на биологически, экологически и ценотически различные периоды (или этапы). Онтогенез особи делится на этапы на основе объединения в группы 1) особей близкого возраста (например, классы возраста у деревьев) или 2) особей, находящихся на одном и том же этапе индивидуального развития, т.е. в одном возрастном состоянии (имеющих одинаковый биологический, физиологический возраст). Индикаторами возрастных состояний чаще всего бывают морфологические изменения, коррелятивно связанные с функциональными. Календарный (астрономический) возраст и возрастное состояние всегда связаны между собой. Однако соотношение их не всегда однозначно. Особи одного календарного возраста могут находиться на разных этапах своего онтогенетического развития, т.е. быть в разных возрастных состояниях, и, наоборот, особи одного возрастного состояния могут быть разного календарного возраста.

В популяционно-демографических исследованиях растений преимущественно используется определение онтогенетического состояния, а календарный возраст служит дополнительной характеристикой. Такое предпочтение объясняется тем, что особи растений разных видов проходят одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени, и поэтому сравнительная оценка (сопоставление) их роли в сообществе на основе календарного возраста теряет биологический смысл. Кроме того, определение календарного возраста у многих растений затруднено или невозможно вследствие обновления побегов и корней, определение возрастного состояния всегда реально.

Особи, относящиеся к одному онтогенетическому состоянию, объединяются в одну группу. Выделение их проводится в соответствии с классификацией онтогенетических состояний семенных растений. Сейчас изучены онтогенезы более 300 видов

сосудистых растений. Кроме того, описаны этапы онтогенеза для спорофитов и даже для гаметофитов некоторых видов споровых растений и лишайников. Для них разработаны в соответствии с периодизацией онтогенеза, принятой для спорофитов семенных растений, соответствующие периодизации и диагнозы возрастных состояний.

Качественные признаки (диагнозы) онтогенетических состояний семенных растений достаточно универсальны и могут быть использованы при описании любых видов семенных растений.

Проростки (всходы), pl – смешанное питание (за счет веществ семени или семядолей и ассимиляции первых листьев); наличие морфологической связи с семенем и/или наличие семядолей; наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) корня и побега.

Ювенильные, j – простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослому растению. Наличие листьев иной формы и расположения на побеге, чем у взрослых особей; иной тип нарастания и ветвления или отсутствие ветвления в побеговой сфере; возможно изменение типа корневой системы. Сохранение некоторых зародышевых структур: первичных корня и побега. Потеря связи с семенем (семя исчерпало запасы и семенная кожура засохла), как правило, отсутствие семядолей – их запасы использованы целиком, семядоли засыхают и опадают.

Имматурные (прематурные), im – наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа; появление некоторых признаков взрослого растения в структуре побегов (например, смена типа нарастания, начало ветвления, появление плагиотропных побегов и прочее). Сохранение отдельных элементов первичного побега.

Виргинильные (молодые и взрослые вегетативные), v – появление основных черт типичной для вида жизненной формы. Растение имеет характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему. Генеративные органы отсутствуют.

Молодые генеративные, g₁ – появление генеративных органов. Преобладание процессов новообразования над отмиранием, проявляющееся в разных формах. Окончательное формирование взрослых структур.

Средневозрастные генеративные, g₂ – уравнивание процессов новообразования и отмирания. Максимальные размеры и биомасса,

максимальный ежегодный прирост биомассы, максимальное число генеративных органов (максимальная семенная продуктивность).

Старые генеративные, g₃ – преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов побего- и корнеобразования. В некоторых случаях – упрощение жизненной формы, которое проявляется, в частности, в потере способности образования побегов разрастания.

Субсенильные (старые вегетативные), ss – отсутствие генеративных органов (возможно наличие скрытогенеративных побегов), значительное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования, возможно – упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания побега или в потере способности к ветвлению; появление листьев переходного (имматурного) типа.

Сенильные, s – накопление отмерших (прекративших рост и разрушающихся) частей растения, предельное упрощение жизненной формы; вторичное появление некоторых ювенильных черт (форма листьев, характер побегов и др.). В некоторых случаях – полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.

Типы онтогенезов. Разнообразие онтогенезов семенных растений можно объединить в два типа (рис. 2.1). В первом типе всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, умирающая по завершении онтогенеза (простой онтогенез). Во втором – последовательность этапов развития осуществляется в серии особей нескольких поколений (сложный онтогенез). Особь-родоначальница (семенного происхождения) не умирает, а однажды или многократно делится вегетативным путем на несколько особей, образуя *клон*. Смерть всего вегетативного потомства может наступить после последовательно прохождения серии поколений.

В популяционной биологии растений особь, возникшая из семени, и всё ее вегетативное потомство называется «генета», особь вегетативного происхождения – «рамета». Иногда раметой называют относительно самостоятельное структурное образование, входящее в физически целостную особь и потенциально способное к самостоятельной жизни (например, парциальный куст в системе парциальных кустов у черники или лещины).

2.2. Оценка состояния ценопопуляции по типу онтогенетического спектра

Типы онтогенетических (возрастных) спектров популяций. Наиболее просто определяемый признак устойчивого состояния популяции – это полночленный онтогенетический спектр, в котором

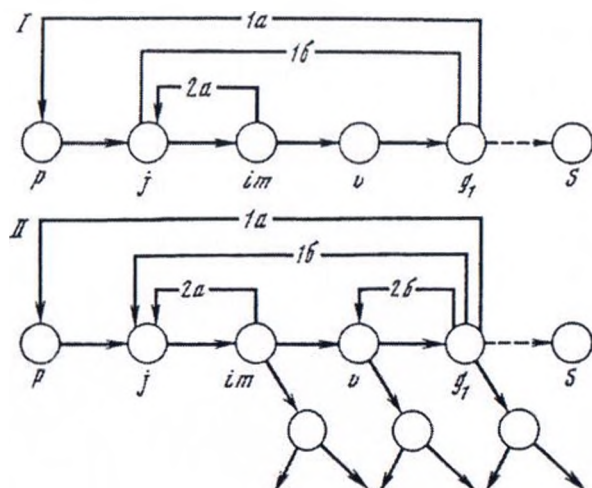


Рис. 2.1. Типы онтогенезов у сосудистых растений: I – полный онтогенез без смены поколений; II – полный онтогенез со сменой поколений; p-s – онтогенетические состояния

численное соотношение особей разных онтогенетических групп определяется биологическими свойствами видов: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний; 2) темпами развития особей в разных состояниях; 3) способом самоподдержания популяций: глубокоомоложенными диаспорами (семенами и вегетативными зачатками), неглубокоомоложенными вегетативными особями или разным сочетанием названных выше способов; 4) интенсивностью и периодичностью инспермации и элиминации особей; 5) способностью создавать почвенный запас семян; 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним – площадь питания). Такие спектры названы базовыми (характерными); они характеризуют дефинитивное (динамически устойчивое) состояние популяций [Ценопопуляции растений, 1988].

Типы базовых спектров выделяют по положению абсолютного максимума в спектре онтогенетических состояний. В пределах каждого типа в зависимости от способа самоподдержания популяции выделяют варианты.

Конкретные спектры популяций могут проявлять как большое сходство с базовыми спектрами, так и значительно отличаться от них. Разнообразие конкретных спектров можно объединить в несколько типов, соответствующих тому или иному состоянию (или этапу жизни) популяции:

1) инвазионное состояние – в спектре представлены лишь регенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;

2) нормальное состояние:

а) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения; может быть левосторонним, одновершинным (с максимумом на генеративных растениях) и правосторонним;

б) вегетативно-полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;

в) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;

3) регрессивное состояние – популяция состоит лишь из постгенеративных растений;

4) состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто – одна) онтогенетические группы – фрагментарный спектр.

Инвазионные популяции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий – с другой, имеют более или менее вероятные перспективы развития в нормальные. Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе. Популяции становятся регрессивными в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение, либо условия в сообществе препятствуют развитию подроста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагменты популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании вида при крайне низком уровне

численности и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно. Диагностика состояния популяций, основанная на указанных выше признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития ценопопуляций, а также подойти к оценке сукцессионного состояния сообщества. При этом для адекватной оценки перспектив популяции необходим учет биологических и экологических особенностей вида.

Оценка состояния ценопопуляций деревьев по геоботаническим данным. В случае, когда возможность проведения полноценных демографических исследований ценопопуляций деревьев отсутствует, можно проводить экспресс-оценку их состояния в фитоценозе по типовым геоботаническим описаниям, в которых указано обилие видов в каждом из ярусов лесного сообщества. Устойчиво существующие в сообществе виды с нормальными популяциями присутствуют во всех ярусах. Виды, популяции которых являются регрессивными или инвазионными, присутствуют, соответственно, только в древостое или только в травяном или кустарниковом ярусах.

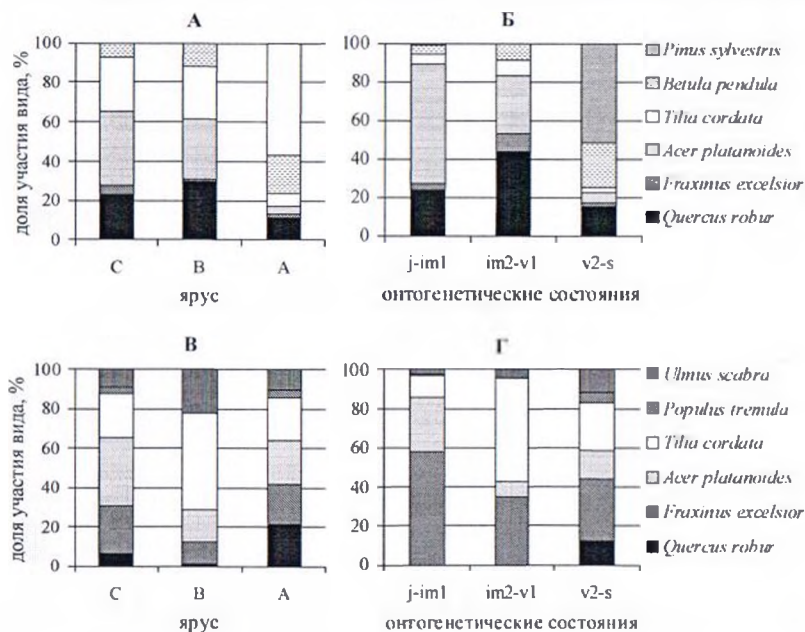


Рис. 2.2. Относительное участие видов деревьев по ярусам и онтогенетическим состояниям в сосняке неморальном (А, Б) и широколиственном лесу (В, Г) заповедника «Калужские засеки»

На рис. 2.2 проиллюстрирована возможность использования геоботанических данных для оценки состояния ценопопуляций древесных видов на примере сопоставления реальных данных геоботанических (рис. 2.2, А, В) и популяционно-демографических (рис. 2.2, Б, Г) исследований, представленных для двух сообществ заповедника «Калужские засеки». Показана доля участия древесных видов в сосняке неморальном – по ярусам А, В и С (рис. 2.2, А) и по соответствующим группам возрастных состояний (рис. 2.2, Б), а также доля участия древесных видов в широколиственном лесу – по ярусам (рис. 2.2, В) и по группам возрастных состояний (рис. 2.2, Г). При анализе геоботанических описаний обилие видов на площадках переводили в баллы по схеме: обилие «+» = балл 1, «1» = балл 2 и т.д.; затем рассчитывали среднее обилие (балл) видов в сообществе по ярусам. Для сравнения с популяционно-демографическими данными использовали относительное обилие вида – отношение его среднего обилия к сумме средних обилий всех видов деревьев яруса. Можно отметить высокую степень соответствия результатов независимых геоботанических и демографических исследований (для данного примера коэффициенты корреляции равны 0,67–0,98 при $p = 0,05$).

Количественное участие деревьев в первом ярусе (А) определяет современную структуру сообщества и отражает ранее существовавшие возможности самоподдержания популяций. Состав второго яруса (В) характеризует направленность перестройки современного первого яруса в ближайшем будущем вследствие замещения отмирающих старых деревьев более молодыми. Участие видов в третьем ярусе (С) отражает влияние современной структуры сообщества на выживаемость молодого поколения, а также возможности заноса и приживаемости зачатков. В широколиственных лесах в ярусе С обычно велика доля регулярно и обильно плодоносящих теневыносливых видов – кленов остролистного и полевого, ясеня, ильма [Восточноевропейские..., 1994].

2.3. Представления о популяционных стратегиях видов. Ранне- и позднесукцессионные виды деревьев

Типы популяционных стратегий. Популяционная стратегия или популяционное поведение – это совокупность биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном уровне, определяющая способность вида господствовать или занимать подчиненное положение в сообществах в целом или в его структурно-функциональных подразделениях: синузиях, ярусах,

мик로그руппировках [Grime, 1979; Смирнова, 1987]. Представления о популяционных стратегиях основываются на представлениях Л.Г. Раменского (1935) о фитоценоטיפах и о г- и К-отборе [Пианка, 1981]. Популяционная стратегия отражает фитоценоטיפически-значимое поведение вида или его фитоценоטיפические потенции. Она может быть охарактеризована большим набором частных признаков, различающихся у растений разных жизненных форм, и наиболее общими интегральными признаками:

- *конкурентоспособность* (большая конкурентная мощность) – способность одних видов подавлять другие вследствие высокой энергии жизнедеятельности и полноты использования среды;
- *фитоценоטיפическая толерантность* (выносливость, устойчивость к крайне неблагоприятным фитоценоטיפическим условиям) – способность видов длительно существовать на территории, контролируемой конкурентоспособными видами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности (задержка в росте и развитии);
- *реактивность* (динамичность, пионерность, рудеральность) – способность видов максимально быстро захватывать освобождающуюся территорию за счет высоких темпов размножения и разрастания.

Виды, у которых в наибольшей степени выражена конкурентоспособность, относятся к конкурентным, фитоценоטיפическая толерантность – к толерантным (или стресс-толерантным по Grime, 1979), реактивность – к реактивным или к пионерным. Разная степень выраженности свойств у разных видов определяет наличие переходных типов популяционных стратегий (табл. 2.1).

Представления о ранне- и позднесукцессионных видах и соотношение этих представлений с представлениями о типах стратегий. Изучение процессов смен видов растений и животных в ходе восстановительных сукцессий (демутаций) показало, что на ранних этапах восстановления обычно господствуют реактивные виды (пионерные или рудеральные), а на поздних этапах – толерантные и конкурентные виды, которые были соответственно названы ранне- и позднесукцессионными. Однако исследования видов деревьев и сукцессионных процессов в лесных сообществах выявили значительно более сложные соотношения между типом стратегии

вида и его ролью в сукцессиях. Их причина – в отсутствии соответствий между типом стратегии и светолюбием (теневыносливостью) видов деревьев. Все светолюбивые виды могут господствовать только на ранних этапах сукцессий, когда осваиваются безлесные территории, все теневыносливые виды способны сменять светолюбивые на более поздних этапах сукцессий и доминировать в климаксовых сообществах. В зависимости от дальности заноса семян светолюбивые виды осваивают большие или меньшие территории. В связи с этим среди раннесукцессионных видов (РСВ) восточноевропейских лесов выделены раннесукцессионные виды с большой дальностью разноса семян – виды реактивной (пионерной, рудеральной) стратегии: сосна обыкновенная, осина, березы, ивы; а также виды с небольшой даль-

Таблица 2.1

Классификация популяционных стратегий (популяционного поведения) видов деревьев восточноевропейских лесов

Тип популяционного поведения	Подтип популяционного поведения	Виды деревьев
I. Конкурентное	1. Типично конкурентное	дуб черешчатый, ель обыкновенная, ель сибирская
	2. Толерантно-конкурентное	бук лесной, бук восточный, дуб скальный, дуб пушистый
	3. Реактивно-конкурентное	ясень обыкновенный, сосна сибирская (кедр)
II. Толерантное	1. Типично толерантное	клен полевой, черемуха обыкновенная, рябина обыкновенная
	2. Конкуренто-толерантное	липа сердцевидная, клен остролистный, явор, пихта белая и сибирская
III. Реактивное	1. Типично реактивное	сосна обыкновенная, осина, березы, ивы
	2. Конкуренто-реактивное	граб обыкновенный, ольха черная и серая
	3. Толерантно-реактивное	вяз, ильм, яблоня лесная, груша обыкновенная, черешня

ностью разноса семян так называемые «опушечники» – виды конкурентной и толерантной стратегии: дуб черешчатый, яблоня лесная, груша обыкновенная и др. Группа позднесукцессионных видов (ПСВ) включает теневыносливые широколиственные виды (ясень, клены, липа, вязы), ель, пихту и кедр.

Соотношение видов в сообществах по типам стратегий позволяет составить прогнозы развития сообществ и получить дополнительную информацию о его структурном разнообразии. Обычно сукцессионные сообщества отличаются от климаксового неполным набором типов популяционных стратегий и их количественными соотношениями, не соответствующими особенностям биологии видов.

2.4. Оценка сукцессионного состояния лесных сообществ по географической структуре популяций деревьев

Оценка сукцессионного состояния сообщества проводится путем сравнения онтогенетических спектров и численности популяций видов деревьев, входящих в его состав. Антропогенные нарушения, инициирующие сукцессию, можно условно разделить на три группы по степени уничтожения существовавшей древесной растительности: 1) сильные – сплошные рубки с уничтожением подроста и нарушением напочвенного покрова, верховые пожары, распашка; 2) средние – сплошные рубки без уничтожения подроста и нарушения напочвенного покрова; 3) слабые – выборочные рубки, выпас, рекреация, низовые пожары. Для определения стадии сукцессии и ее направления наиболее существенным является соотношение состояний ценопопуляций ранне- и позднесукцессионных видов (табл. 2.2).

На ранних этапах сукцессий, после сильных и средних нарушений, чаще всего формируются сообщества с доминированием или значительным участием РСВ. Это, прежде всего, леса с доминированием берез и других видов реактивной стратегии – сосны, серой ольхи, осины. При возможности инвазии ПСВ с первых лет участвуют в составе сообщества, но по скорости роста отстают от РСВ, дольше находясь в ярусе кустарников или втором подъярусе древостоя. Распад поколения РСВ обычно происходит относительно синхронно и может носить катастрофический характер.

Следующая стадия сукцессии – формирование сомкнутого леса из ПСВ с выраженной ярусной структурой, иногда расцениваемое как завершение сукцессии. В этот период происходит уменьшение

видового разнообразия даже лесных, относительно теневыносливых видов.

Современное состояние большинства лесных сообществ европейской части России соответствует стадиям господства РСВ или формирования сомкнутого леса из ПСВ. При этом во многих лесах популяции ПСВ представляют собой первое поколение после сильных антропогенных нарушений. Примерами таких сообществ являются ельники, возникшие после интенсивной выборочной рубки соснового древостоя, широколиственные леса с деревьями порослевого происхождения, выросшими после сплошных рубок; лесные культуры. В зависимости от множества факторов (определяемых, в основном, характером предшествующих нарушений) распад первого поколения ПСВ может быть как асинхронным, так и носить массовый, катастрофический характер. В первом случае начинает формироваться устойчивая мозаично-ярусная структура сообщества, во втором случае время ее формирования задерживается. В дальнейшем формируется абсолютно разновозрастный полидоминантный лес с выраженной гар-мозаикой. Для формирования климаксного лесного ценоза требуется время, сопоставимое с временем жизни, как минимум, двух-трех поколений ПСВ. Часто происходят отклонения от описанной динамики, основными причинами их являются постоянные или частые экзогенные нарушения (например, пожары, выпас) и/или отсутствие возможности инвазии ПСВ. В этом случае может формироваться субклимаксное сообщество, основными эдификаторами которого являются РСВ. Так, многократно повторяющиеся пожары приводят к формированию разновозрастных сосновых лесов.

Таблица 2.2

**Состояние лесных сообществ при различных состояниях
ценопопуляций раннесукцессионных (РСВ) и
позднесукцессионных (ПСВ)
видов деревьев**

Тип возрастных спектров ценопопуляций		Сукцессионный этап развития лесного сообщества
РСВ	ПСВ	
-	Нормальные	Разновозрастный лес – климакс, субклимакс, поздний этап сукцессии

Нормальные	-	Разновозрастный лес – субклимакс, сформированный при периодически повторяющихся нарушениях или отсутствии заноса зачатков ПСВ
Инвазионные	-	Ранний этап сукцессии после сильного нарушения
Инвазионные	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
Регрессивные	Инвазионные	
Регрессивные	Нормальные	Средний этап сукцессии после сильного нарушения
-	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или слабого нарушения
Регрессивные	-	Задержка сукцессии при частых слабых нарушениях и/или регрессия к безлесной территории
-	Регрессивные	

Возможность инвазии в сообщество как эдификаторов, так и подчиненных видов имеет определяющее значение для протекания сукцессии от начальных и до конечных стадий. Иногда длительные предшествующие преобразования растительности и экотопа приводят к невозможности возобновления ПСВ даже при их доминировании в сообществе. Тогда вследствие дигрессии происходит формирование пустошей или иных безлесных территорий.

Разделение различных вариантов разновозрастного леса, образованного ПСВ, на сукцессионные, субклимаксные и климаксные представляет наибольшую трудность и не может быть основано только на демографических исследованиях. Необходимо учитывать особенности видового и структурного разнообразия сообществ, а также признаки сукцессионного состояния сообщества, отраженные в почвенном покрове. Для оценки последних возможно использование метода «археология экосистем», разработанного Е.В. Пономаренко с соавторами. Пониманию причин современного состояния сообществ и более обоснованному суждению о сукцессионных процессах помогает также знание истории природопользования на исследуемой территории [Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000].

Глава 3. Методы анализа видового и структурного разнообразия растительных сообществ

3.1. Методы расчета видового разнообразия растительных сообществ и их комплексов (альфа-, бета- и гамма-разнообразие)

Видовое разнообразие растительных сообществ и их комплексов оценивается, прежде всего, через показатели, предложенные в работах Уиттекера [Whittaker, 1972] и ставшие классическими в современной экологии: альфа-, бета- и гамма-разнообразие.

Материалом для анализа видового разнообразия служат типовые геоботанические описания на площадках фиксированного размера. Размер площадки при анализе лесных сообществ обычно составляет 25, 100 или 400 м². На площадке учитывается обилие каждого вида (об оценке обилия/проективного покрытия см. «Руководство...», 2002) в каждом из ярусов растительности.

Оценка альфа-разнообразия

Альфа-разнообразие характеризует богатство видами отдельных сообществ [Whittaker, 1972]. Основными показателями альфа-разнообразия растительности являются два показателя: видовое богатство (species richness) – общее число видов в сообществе; и видовая насыщенность (species density) [Hurlbert, 1971] – среднее число видов на единицу площади. Одновременный учет видового богатства и видовой насыщенности позволяет получать сопоставимые оценки видового разнообразия при анализе различных сообществ. Для расчета видовой насыщенности сообщества определяется число видов на каждой геоботанической площадке, относящейся к выделенному фитоценозу; затем рассчитывается насыщенность как среднее арифметическое (или медиана) числа видов на выделенных площадках и считается стандартная ошибка среднего. Видовое богатство сообщества определяется как общее число видов в сообществе по данным маршрутных учетов и описаний пробных площадок.

Для иллюстрации оценок, получаемых с помощью показателей видового богатства и видовой насыщенности, рассмотрим пример оценки альфа-разнообразия различных сообществ старовозрастных еловых и елово-пихтовых лесов в Республиках Коми и Карелия (рис. 3.1). В изученных сообществах Коми общее число видов сосудистых

растений (рис 3.1, Б) почти в два раза выше общего числа видов в сообществах тех же типов, выделенных в лесах Карелии, при этом значения видовой насыщенности были близки у однотипных сообществ (рис 3.1, А). Таким образом, данные свидетельствуют, что темновойные леса Коми в целом флористически богаче ельников Карелии, но сходные типы леса в рассмотренных регионах содержат близкое число видов сосудистых растений на единицу площади.

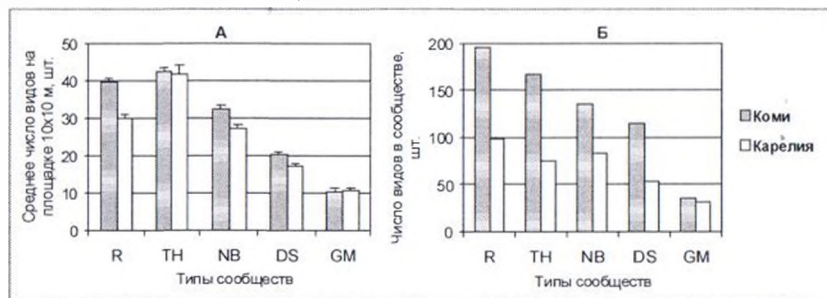


Рис. 3.1. Альфа-разнообразие различных сообществ старовозрастных темновойных лесов Республик Коми и Карелия (средняя и северная тайга). А – среднее число видов на площадке 10 x 10 м (видовая насыщенность). Б – число видов в сообществе (видовое богатство). Ось Y – число видов трав. Ось X – типы темновойных лесов: R – высокотравные приручевые, TH – высокотравные на водоразделах, NB – с доминированием неморальных и/или бореальных трав, DS – с доминированием кустарничков, GM – зеленомошные

Оценка бета-разнообразия

Бета-разнообразие характеризует изменчивость показателей альфа-разнообразия в пространстве – по градиентам факторов среды или при переходе от одного типа сообщества к другому. Обычно бета-разнообразие оценивается через индексы сходства и индексы гетерогенности [Мэгарран, 1992]. Кроме того, в качестве показателя бета-разнообразия растительного покрова можно использовать диапазоны варьирования растительности по первым осям ординационных диаграмм, выраженные в стандартных отклонениях (примеры см.: [Оценка..., 2000]). Однако следует помнить, что такая оценка в значительной степени лишь ориентировочна, поскольку на первые оси при любом методе ординации приходится не более 60–70% общего варьирования растительности.

Есть две основные группы индексов сходства видового состава, учитывающих: 1) присутствие или отсутствие видов и 2) показатели обилия видов. Первая группа позволяет получать оценки разнообразия флористического состава различных сообществ; а вторая оценивает разнообразие соотношений видов в сообществах. Наиболее распространенными индексами сходства являются коэффициенты Жаккара и Сьеренсена, построенные на отношении числа видов, общих для двух рассматриваемых сообществ, к суммам видовых богатств сообществ [Мэгарран, 1992]:

коэффициент флористического сходства Жаккара:

$$K_j = N_{AB} / (N_A + N_B - N_{AB}),$$

индекс Сьеренсена: $K_s = 2N_{AB} / (N_A + N_B)$,

где N_{AB} – число общих видов в сообществах А и В; N_A – число видов в сообществе А; N_B – число видов в сообществе В.

Среди индексов гетерогенности наиболее простым является индекс Уиттекера β_W (Whittaker, 1960, по: [Мэгарран, 1992]), построенный на учете соотношения видового богатства и средней видовой насыщенности растительности в пределах сообщества: $\beta_W = S/\alpha - 1$, где S – видовое богатство, α – средняя видовая насыщенность сообщества.

Оценка гамма-разнообразия

Гамма-разнообразие, общее разнообразие видов в ландшафте или его части, формируется в результате сложного и неаддитивного взаимодействия альфа- и бета-разнообразия. В качестве нижнего пространственного уровня, для которого правомочно применять понятие гамма-разнообразия, Ю.И. Чернов (1991) предлагает использовать ландшафтный профиль, или катену. Верхний уровень использования этого показателя соответствует региону. Оценивается гамма-разнообразие растительности по общему числу видов на исследуемой территории. Помимо числа видов при оценке альфа- и гамма-разнообразия желательно проанализировать структуру видового разнообразия, т.е. указать число и процент видов разных жизненных форм видов разных стратегий, различных экологических, эколого-ценотических групп.

3.2. Эколого-ценотическая структура растительных сообществ

Структура видового разнообразия оценивается по соотношению видов, входящих в разные эколого-ценотические группы (ЭЦГ). Под

эколого-ценотическими группами, в соответствии с представлениями А.А. Ниценко (1969) и Г.М. Зозулина (1973), понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. При исследовании растительности мы используем классификацию эколого-ценотических групп видов сосудистых растений Европейской части России [Оценка и сохранение..., 2000], составленную на основе эколого-ценотических свит А.А. Ниценко и исторических свит Г.М. Зозулина. На основании анализа более 1400 видов сосудистых растений Европейской части России выделены следующие эколого-ценотические группы видов:

- тепловых широколиственных и темнохвойных лесов* – неморальная (Nm), бореальная (Br) и нитрофильная (Nt) (черноольховая) группы;
- сосновых лесов* – боровая (Pn) группа;
- байрачных лесов лесостепи и степи* – ксерофильно-дубравная (Qx) группа;
- открытых переувлажненных местообитаний* – группа видов свежего аллювия и обнаженных субстратов с периодическим увлажнением – обрывов подмываемых берегов в долинах рек (Al), группа прибрежно-водных видов (Wt), внутриводных видов (InW), видов верховых сфагновых болот (Olg), низинных мега- и мезотрофных болот (Sw) и солончаков (Sal);
- открытых местообитаний с нормальным или недостаточным увлажнением* – группа видов свежих лугов (MFr), сухих лугов (MDr), степей (St), полупустынь (S-Ds) и группа видов скальных местообитаний (R).

Виды, отнесенные А.А. Ниценко к рудеральным, не выделены нами в отдельную группу, а отнесены к перечисленным выше группам в соответствии с их отношением к свету, влажности, богатству почв и другим экологическим факторам. Кроме перечисленных групп аборигенных видов Европейской части России, выделена группа адвентивных видов (Ad). Виды неморальной, бореальной, нитрофильной и боровой групп разделены на внутрилесные виды, которые произрастают под пологом леса (среди деревьев это – виды, которые могут возобновляться под пологом), и опушечные виды. Для их обозначения к буквам, обозначающим ЭЦГ, добавляются буквы Eg – опушечные виды или F – внутрилесные. Например, сочетание букв NmEg означает, что вид относится к неморальной эколого-ценотической группе, к подгруппе видов – обитателей опушек; сочетание букв NmF означает, что вид относится к неморальной эколого-ценотической группе, к подгруппе внутрилесных видов.

Предлагаемая аббревиатура эколого-ценотических групп основана на английских и латинских названиях соответствующих сообществ или видов.

Для решения разных задач анализа растительности можно использовать как полный набор ЭЦГ, так и обобщенные варианты. Так, например, для лесных территорий целесообразно использовать следующий набор ЭЦГ: бореальная Br, неморальная Nm, нитрофильная Nt, боровая Pn, ксерофильно-дубравная Qx, лугово-степная Md (состоящая из групп MFr, MDr, St, S-Ds, Sal), водно-болотная W (состоящая из групп Al, Wl, InW, Olg, Sw) и адвентивная группа Ad.

Список видов с указанием жизненной формы и принадлежности к эколого-ценотической группе и подгруппе (если она выделена) представлен в Интернете (<http://www.jcbi.ru/prez/prez5.shtml>).

Расчет эколого-ценотической структуры сообщества может быть осуществлен двумя способами, результаты которых отражают разные аспекты структуры видового разнообразия. Первый способ состоит в том, что соотношение ЭЦГ определяется по общему списку видов, встреченных на всех площадках, отнесенных к анализируемому типу сообщества (эколого-ценотическая структура видового богатства). Второй состоит в определении числа видов каждой ЭЦГ на каждой площадке и вычислении среднего арифметического для каждой ЭЦГ по всем площадкам, относящимся к сообществу данного типа (эколого-ценотическая структура видовой насыщенности). Оба способа дают возможность построить спектры как по абсолютному числу видов разных групп, так и по относительному (в процентах) участию видов. При первом способе расчета можно также рассчитать спектр по числу видов, нормированному на объем данной группы в региональной флоре. В этом случае эколого-ценотический спектр строится по отношению числа видов группы в анализируемом типе сообщества к числу видов группы в региональной флоре. Расчет такой характеристики позволяет в единой шкале оценить представленность в сообществе и растительном покрове локальной территории видов разных по объему эколого-ценотических групп. Пример эколого-ценотических спектров видового состава лесных сообществ различных типов приведен на рис. 3.2 Приложения.

Из рисунка видно, что в широколиственных лесах (Q) и осинниках (Pp) сходны как средняя видовая насыщенность (рис. 3.2, А), так и эколого-ценотическая структура площадок (рис. 3.2, Б). Вместе с тем общее число видов трав в типах Q и Pp различается более чем в 2 раза

(рис. 3.2, В) – в Q заметно выше богатство луговых, нитрофильных и водно-болотных видов (рис. 3.2, В, Г). Два других типа сообществ, боровые (PnF) и неморальные (PnN) сосняки, как и в предыдущем примере, имеют сходную видовую насыщенность (рис. 3.2, А), но ее эколого-ценотическая структура в них заметно различается (рис. 3.2, А, Б): в типе PnF выше доля луговых, боровых и бореальных видов; в типе PnN преобладают неморальные виды. При близких значениях общего числа видов в типах PnF и PnN (рис. 3.2, В) отличия в структуре видового богатства выражаются в большем числе неморальных видов в PnN и заметном участии водно-болотных видов в PnF (рис. 3.2, В, Г). Наконец, в черноольшаниках (А) наблюдается максимальная среди всех лесных сообществ заповедника видовая насыщенность, при том что общее число видов меньше, чем в типе Q (рис. 3.2). Эколого-ценотическая структура черноольшаников заметно отличается от остальных сообществ – в ряду других лесных сообществ они в наибольшей мере хранят водно-болотные, нитрофильные и луговые виды.

3.3. Оценка экологического пространства растительных сообществ

Экологическое пространство сообщества задается диапазонами значений экологических факторов, которые в совокупности определяют экологический режим местообитания рассматриваемого сообщества. Значения факторов среды могут быть либо измерены напрямую, либо определены методами фитоиндикации. В нашей стране еще в 50-х годах были разработаны специальные таблицы значений экологических факторов, характерных для конкретных видов растений для их использования в лесоводстве [Воробьев, 1953] и луговодстве [Раменский и др., 1956]. В геоботанических исследованиях Европейской части России наиболее широко используются отечественные балльные экологические шкалы Л.Г. Раменского [Раменский и др., 1956] и Д.Н. Цыганова (1983), а также европейские шкалы Г.Элленберга [Ellenberg, 1974] и Э.Ландольта [Landolt, 1977]. Общая характеристика популярных экологических шкал приведена в книге «Оценка и сохранение...» (2000).

Шкалы Л.Г. Раменского, разработанные в луговодстве, являются наиболее детальными, их использование наиболее целесообразно при обработке геоботанических площадок небольших размеров (менее 25 м²), предпочтительно для фитоиндикации луговых сообществ. Таблицы Д.Н. Цыганова, по сравнению с таблицами Л.Г. Раменского,

содержат большее число лесных видов растений и больше экологических шкал; они также являются диапазоными. В связи этим использование шкал Д.Н. Цыганова целесообразно для фитоиндикации лесных сообществ и удобно для расчета потенциальной флоры (см. раздел 3.4).

Таблицы Э.Ландольта содержат балльные характеристики большого числа альпийских видов, что определяет успешность их использования при анализе альпийских сообществ. Таблицы Г.Элленберга наиболее широко известны в Европе и, кроме того, они постоянно уточняются (последняя известная нам редакция относится к 1995 г.); применение их предпочтительно для фитоиндикации сообществ лесной зоны.

Для оценки экологического пространства сообщества по выбранным факторам рассчитываются балльные экологические оценки для каждого геоботанического описания, входящего в анализируемую группу описаний. При использовании точечных шкал балльная оценка описания по фактору вычисляется как среднее значение балльных оценок всех видов, входящих в описание, взвешенное на обилие видов. При использовании диапазонных шкал оценка описания вычисляется одним из трех способов – экстремальных границ, пересечения большинства интервалов, средневзвешенной середины интервала (описание методов см.: [Заугольнова и др., 1995; Оценка ..., 2000]). Итоговая экологическая оценка сообщества по каждому фактору определяется через диапазон балльных экологических оценок всех описаний, входящих в группу. Совокупность диапазонов экологических факторов дает оценку экологического пространства анализируемого сообщества.

При оценке биоразнообразия растительного покрова следует проводить сравнительный анализ экологических оценок растительных сообществ. Для этого рекомендуется строить графики диапазонов экологических оценок и проводить сравнение диапазонов, сравнение средних, проверку достоверности различий.

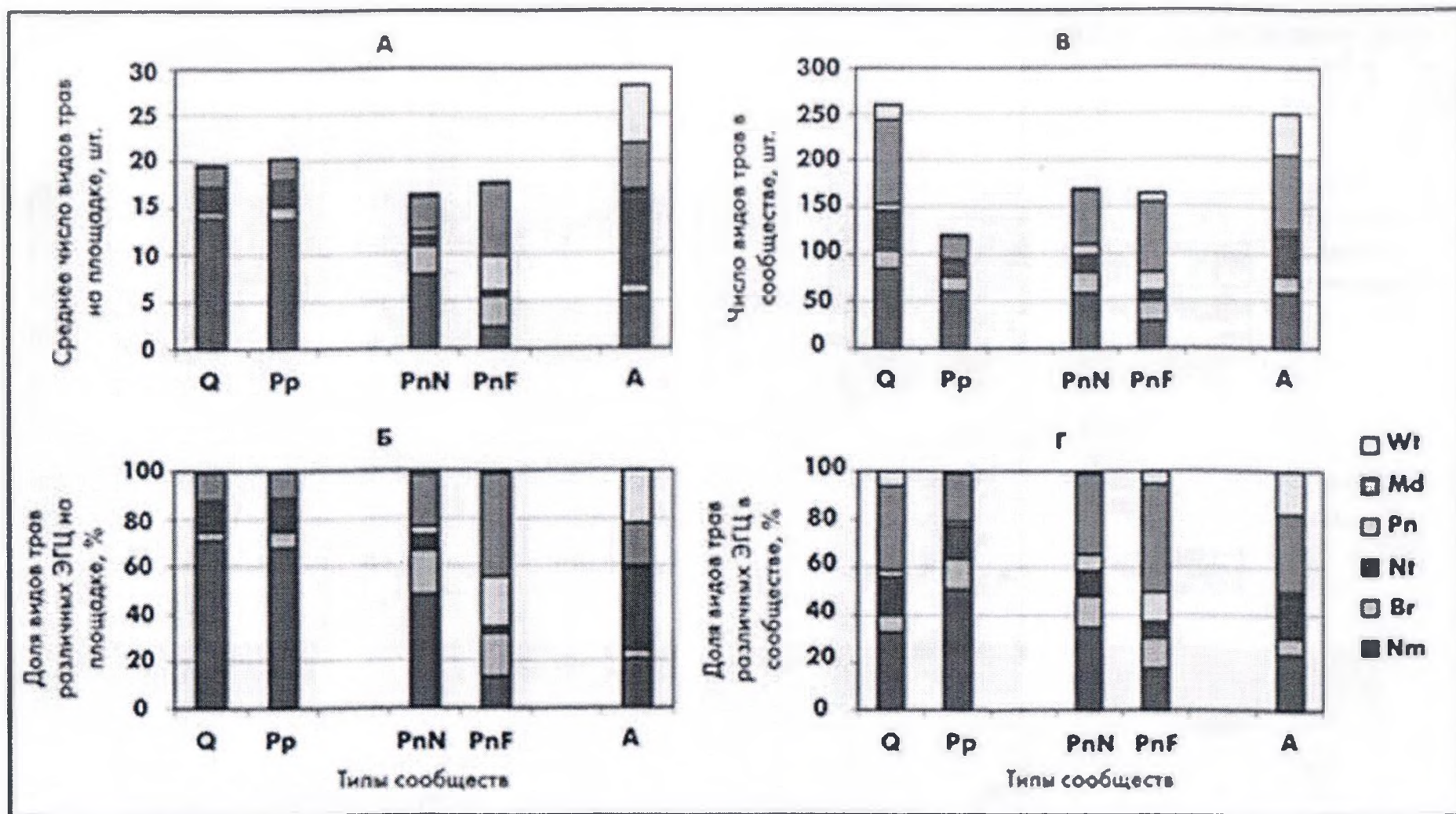


Рис. 3.2. Эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового яруса в некоторых типах лесных сообществ заповедника «Калужские засеки». А, Б – среднее число видов различных ЭЦЦ на площадке для разных типов сообществ; В, Г – общее число видов различных ЭЦЦ в различных типах сообществ. Типы сообществ: Q – широколиственные леса; Pp – осинники неморальные; PnF – сосняки боровые; PnN – сосняки неморальные; А – черноольшаники

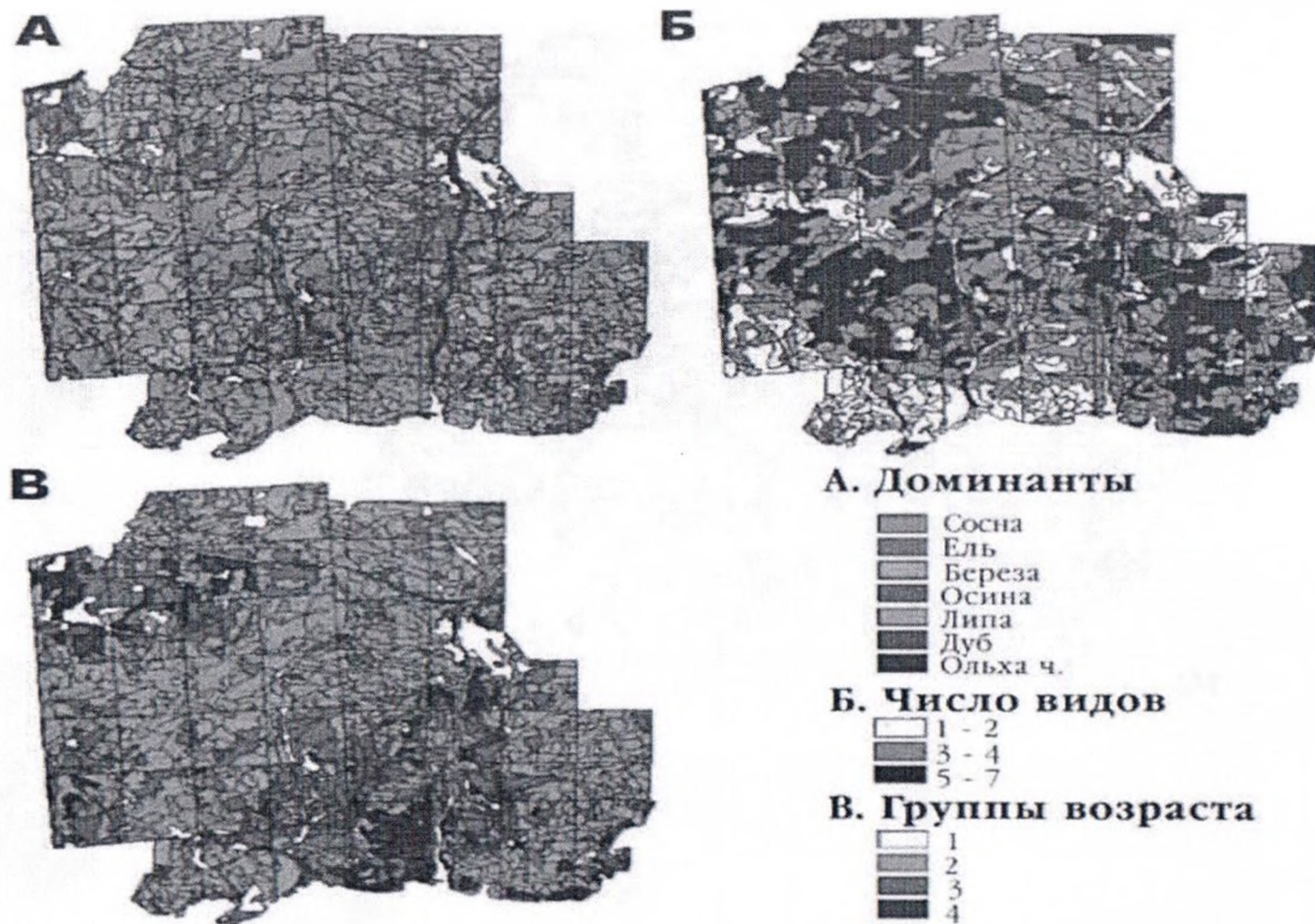


Рис. 4.1. Пространственное распределение выделов, различающихся по доминантам (А), видовому богатству (Б) и группам возраста (В) древостоя на территории Приокско-Террасного заповедника (по данным лесной таксации 1999 г.)

Вариант представления средних значений и диапазонов экологических факторов, полученных при обработке геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова, представлен на рис. 3.3.

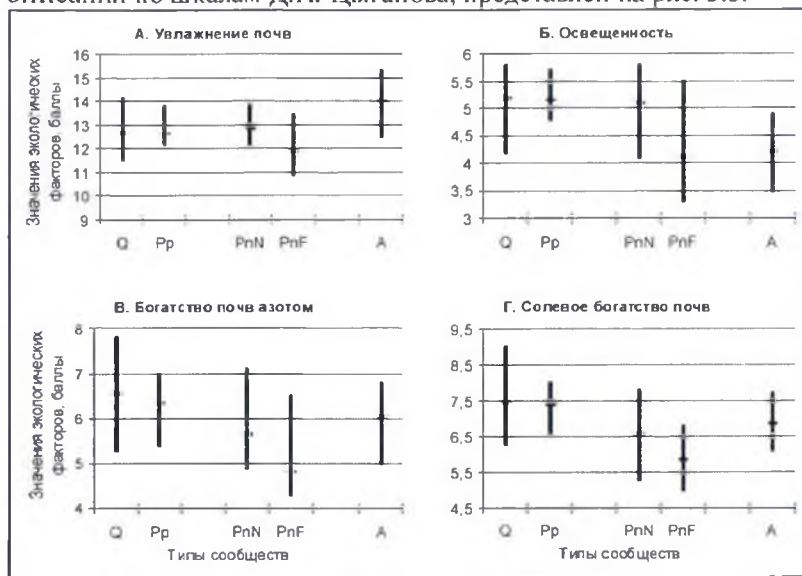


Рис. 3.3. Средние значений и диапазоны экологических факторов некоторых растительных сообществ заповедника «Калужские засеки», полученные при обработке геоботанических описаний по шкалам Д.Н. Цыганова. Обозначения типов сообществ те же, что на рис. 3.2.

Экологические оценки геоботанических описаний используются также для проведения прямой ординации геоботанических площадок, для интерпретации градиентов непрямо́й ординации видов и площадок, для расчета потенциальной флоры [Оценка..., 2000].

3.4. Представление о потенциальной флоре локальных территорий

Представление о потенциальной флоре базируется, с одной стороны, на понятиях, разработанных в области флористики [Юрцев, 1991; Юрцев, Камелин, 1991], а с другой – на концепции взаимосвязи между свойствами местообитаний и характеристиками видовых популяций.

Под потенциальной флорой территории понимается список видов из региональной флоры, которые по своим экологическим свойствам могут произрастать на рассматриваемой территории. Это понятие применимо к территории, границы которой определяются природными факторами.

Для установления реальной флоры (конкретная флора) предложена система единиц [Юрцев, Камелин, 1991], которая включает весь список видов (точнее, видовых популяций) в тех или иных природных границах: биотопа, экотопа, речного бассейна, флористического района, географической провинции. Для определения понятия потенциальной флоры имеет смысл использовать в качестве наименьшей такую природную единицу, которая связана, прежде всего, с неоднородностью абиотических условий, например экотоп в объеме, предложенном В.С. Ипатовым (1990).

Экотоп выделяется по признакам земной поверхности (положение в рельефе, почвообразующие и коренные геологические породы, уровень залегания грунтовых вод и т.д.). Тогда потенциальная флора экотопа будет представлять собой перечень видовых популяций, которые по своим экологическим свойствам соответствуют тем экологическим режимам, которые способен поддерживать соответствующий экотоп. В такой трактовке это понятие впервые было предложено Д.Н. Цыгановым (1983), а затем был предложен алгоритм расчета [Заугольнова и др., 1995; Zobel, 1997].

По алгоритму, список потенциальной флоры составляется на основе соответствия экологических характеристик видов растений региональной флоры, указанных в экологических шкалах, и соответствующих параметров местообитания, рассчитанных по реальному списку видов рассматриваемого местообитания с использованием экологических шкал. Представленность потенциальной флоры определяется как отношение числа видов реальной флоры к числу видов соответствующей потенциальной флоры.

Существует ряд теоретических проблем, связанных с понятием и методикой расчета потенциальной флоры. Прежде всего, требуется дополнительная разработка вопросов ограничений потенциальной флоры на число видов, которые определяются, в частности, пространственными характеристиками и гетерогенностью территории. Возникает также вопрос о том, в какой степени при определении потенциальной флоры следует учитывать степень

деградации экотопа и возможные варианты его преобразования биотой.

Оценку представленности потенциальной флоры мы считаем полезной, ибо она позволяет сравнить реальный уровень видового разнообразия с потенциально возможным на современном этапе, в качестве которого принимается существующий уровень регионального таксономического разнообразия [Юрцев, 1991]. Эта оценка способствует проведению анализа причин текущего уровня видового разнообразия. Кроме того, список «потерь» потенциальной флоры имеет практическую ценность при решении задач восстановления видового разнообразия.

3.5. Оценка структурного разнообразия растительных сообществ

Структурное разнообразие – одна из мер биологического разнообразия, выражающая разнообразие структурных элементов сообществ, экосистем. Структурное разнообразие лесных сообществ включает прежде всего разнообразие элементов вертикальной и горизонтальной структуры фитоценоза, таких как возрастные парцеллы, ярусы, микрогруппировки и др.; элементы ветровально-почвенных комплексов, включая валеж (лежащие на земле стволы деревьев); обилие стоящих мертвых деревьев (сухостоя). Кроме того, в качестве признаков структурного разнообразия рассматривают разнообразие синузий, жизненных форм растений (деревья, травы, кустарники, лианы, эпифиты и др.), слагающих их популяций, параметров особей внутри популяций.

Оценки структурного разнообразия часто основаны на сравнении структуры исследуемого сообщества и основных признаков структуры ненарушенных (климаксовых) лесных сообществ. Таким образом, результаты оценки структурного разнообразия одновременно могут служить оценками сукцессионного состояния лесных сообществ.

Для описания параметров структурного разнообразия на временных пробных площадях и при маршрутных исследованиях обычно используют сравнительно простые процентные или балльные оценки. Геоботанические и популяционно-демографические описания служат основой для анализа таких параметров, как разнообразие различных жизненных форм, синузий, стратегий популяционного поведения, характеристик ценопопуляций и др.

Для детального описания структурного разнообразия используются соответствующие специальные методы изучения структуры фитоценозов, такие как геоботаническое картирование элементов структуры фитоценозов, количественный учет запаса валежа и сухостоя и др. При исследовании растительности особо охраняемых природных территорий в этом случае целесообразно закладывать постоянные пробные площади (для описания компонентов всех ярусов сообщества) или площадки (для описания травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов; растительности различных микросайтов, в том числе элементов ВПК, и др.).

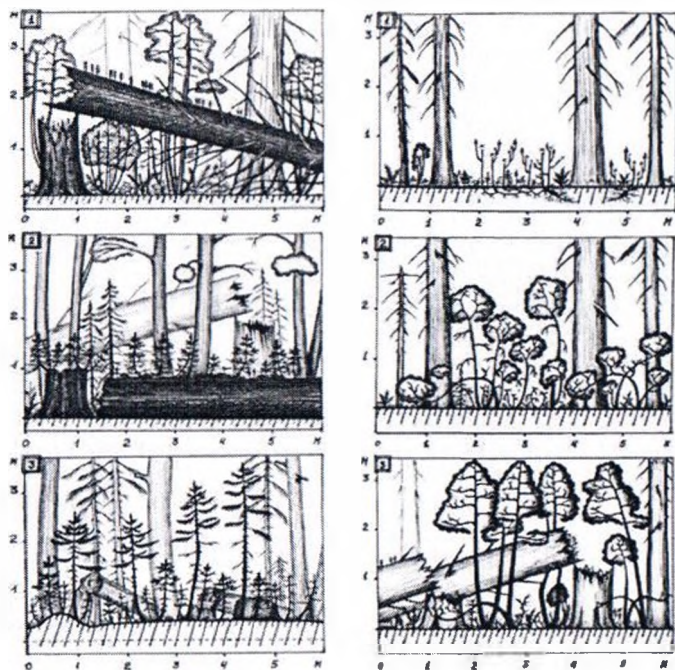
В ненарушенных лесных сообществах ведущим фактором формирования мозаично-ярусной структуры выступает популяционная жизнь деревьев (см. раздел 1), следствием которой является формирование «окон возобновления» и ветровально-почвенных комплексов. Структура сообщества в целом представляет собой совокупность этих структурных элементов, находящихся на разных стадиях развития.

«Окна» возобновления или возрастные парцеллы. В качестве индикаторного признака (маркера) этапов развития растительности в «окне возобновления» можно использовать онтогенетические состояния доминирующих видов деревьев. На начальном этапе после образования «окна» в нем доминируют травы и кустарники, подрост деревьев отсутствует или находится в ювенильном – имматурном онтогенетических состояниях. Дальнейшие этапы развития «окна» хорошо разграничиваются по доминированию виргинильных особей первой подгруппы, затем виргинильных второй подгруппы и молодых генеративных особей и, наконец, взрослых и старых генеративных и сенильных деревьев совместно [Восточноевропейские..., 1994]. Разные стадии развития «окон» представляют собой разные возрастные парцеллы (термин Н.В. Дылиса, 1978). Термин «возраст-ная парцелла» более четко, чем термин «окно» или «гар», характеризует основные изменения, происходящие в ходе спонтанной динамики сообществ.

На рис. 3.4 представлены два варианта развития возрастных парцелл. В первом варианте после гибели нескольких старых деревьев начинает успешно развиваться подрост липы и формируется парцелла с виргинильной липой. Во втором варианте после гибели старых деревьев на валеже формируется возобновление ели и формируется виргинильная парцелла ели.

Для оценки структурного разнообразия по степени выраженности возрастных парцелл можно использовать следующую шкалу: балл 1 – парцеллярная структура не выражена, древостой практически одновозрастный; балл 2 – присутствуют лишь часть возрастных парцелл; балл 3 – в сообществе имеется полный набор возрастных парцелл.

Детальный анализ парцеллярной структуры лесных сообществ основывается на картировании растительности на пробных площадях. На карты наносятся основания стволов и проекции крон деревьев (начиная с виргинильного онтогенетического состояния), контуры скопления подроста (имматурных особей деревьев) и микро-



А

Б

Рис. 3.4. Начальные стадии развития двух вариантов возрастных парцелл в хвойно-широколиственном лесу: А – формирование на месте окна парцеллы с доминированием в древостое генеративной липы и доминированием в подросте хвойных видов; активизация роста «накопившегося» хвойного подроста; Б – парцелла с преобладанием в древостое генеративной ели и пихты, а в подросте

– липы вегетативного происхождения; распад хвойного древостоя и активизация роста липы

группировок напочвенного покрова. Затем по очертаниям крон деревьев, входящих в одну возрастную группу, проводят границы возрастных парцелл. Полученная карта-схема позволяет рассчитать средние размеры парцелл на каждом этапе развития «окна» и их диапазоны. Проведение геоботанических описаний на площадках в пределах возрастных парцелл может служить для оценки внутриценотического видового разнообразия сообществ. Методы оценки видового разнообразия для парцелл и сообществ в целом одни и те же. Примеры анализа возрастных парцелл лесных сообществ приведены в [Восточноевропейские..., 1994; Сукцессионные процессы..., 1999; Евстигнеев и др., 1999; Оценка и сохранение..., 2000 и др.].

Ветровально-почвенные комплексы. Сухостой. Стоящие крупные сухие деревья (сухостой) и ветровально-почвенные комплексы (ВПК), образованные взрослыми и старыми деревьями, широко используются как для оценки структурного разнообразия лесных сообществ, так и в качестве индикатора малонарушенных или климаксовых лесов [Скворцова и др., 1983]. Наиболее часто проводятся оценки сухостоя и валежа, реже учитываются другие элементы ВПК (бугры и западины).

Оценка доли сухостоя в древесном ярусе проводится в процентах от общего запаса древесины или общего числа взрослых и старых деревьев. Возможно применение балльных оценок: балл 1 – сухостой отсутствует; балл 2 – доля сухостоя менее 3%; балл 3 – доля 3–10%; балл 4 – доля сухостоя более 10%. Отсутствие сухостоя, особенно в лесах с участием хвойных видов деревьев, обычно связано с регулярными хозяйственными воздействиями (рубками). Высокая доля сухих деревьев в древостое обычно связана с естественными процессами разрушения поколения деревьев, возникшего после сплошных рубок, пожаров или иных воздействий, либо имеющего лесокультурное происхождение.

Оценка проективного покрытия валежа обычно проводится в процентах, причем отдельно для валежа разной степени разложения. Разработаны предложения по оценке характера отклонения конкретных сообществ от климаксового состояния по состоянию валежа: балл 1 – валеж отсутствует; балл 2 – присутствует валеж только начальных степеней разложения; балл 3 – присутствует валеж

всех степеней разложений примерно в равных долях. Балл 1 имеют сообщества, представляющие собой начальные стадии развития леса после сплошных нарушений либо сообщества, где регулярно осуществляются рубки. Балл 2 характеризует лесные сообщества, также возникшие после нарушений, старшее поколение деревьев в которых достигло стадии распада. Балл 3 характеризует малонарушенные лесные сообщества, в которых устойчивый поток поколений в популяциях деревьев обуславливает постоянное образование валежа. Следует отметить, что наличие разновозрастного валежа не является однозначным индикатором ненарушенности леса, поскольку присутствие валежа всех стадий разложения может быть достигнуто за время жизни одного-двух поколений позднесукцессионных видов. Балловые шкалы степени разложения валежа (стволовой древесины) предложены разными авторами; выделяют 3–7 степеней разложения древесины [Стороженко, 1992; Keddy, Drummond, 1996]. Один из вариантов классификации стадий гумификации валежа приведен на рис. 3.5 Приложения.

Для изучения гетерогенности сообществ, обусловленной формированием ВПК, проводят специальные работы, которые включают картирование элементов ВПК и изучение растительности на разных элементах ВПК. На карты наносятся очертания основных элементов ВПК: 1) валеж (слабо-, средне- и сильногумифицированные стволы крупных деревьев); 2) бугры вывала (в стадии осыпания и в стадии сглаживания); 3) западины вывала (обводненные, переувлажненные без глеевого горизонта, переувлажненные с глеевым горизонтом). Дополнительно можно картировать подкروновые пространства (проекции крон деревьев) и открытые участки с выровненной поверхностью. Для того чтобы выяснить специфику растительности на разных элементах ВПК и микросайтах других типов, проводят геоботанические описания растительности микросайтов каждого типа на каждой стадии развития. Размеры площадок должны быть таковы, чтобы они размещались в пределах микросайтов.

Аналогичным образом исследуют другие варианты структурных элементов сообществ, происхождение которых связано со средообразующей деятельностью растений (кочки черной ольхи), животных (порои кабанов, выбросы кротов, муравейники) либо абиотических факторов (русовая деятельность реки) (например, см.: [Евстигнеев и др., 1999]).

Такие параметры структурного разнообразия лесных сообществ, как разнообразие жизненных форм и слагающих их популяций, используются, в первую очередь, для характеристики сукцессионного состояния сообществ. Методы их оценки описаны ниже.

3.6. Комплексная оценка сукцессионного состояния лесного сообщества

Оценка сукцессионного состояния растительных сообществ проводится обычно на основе построения конкретных сукцессионных рядов, представляющих собой перечень ассоциаций, характерных для разных стадий сукцессии. Однако синтаксономическое положение сообщества обычно не отражает структурные признаки разнообразия, по которым можно судить о характере преобразований сообщества и сукцессионных процессах в нем.

Для сопоставления структуры исследуемого сообщества и признаков ненарушенных (климаксовых) лесных сообществ предложена система расчетов сравнительно простых количественных показателей на основе геоботанических и популяционно-демографических данных [Заугольнова и др., 1995]. Оценки рассчитывают в процентах или в баллах, при этом 100% или наивысший балл соответствуют значениям параметра в климаксовом лесном сообществе. В качестве диагностических признаков используются характеристики жизненных форм деревьев, кустарников и трав, а также характеристики популяций составляющих их видов.

Оценка участия в составе сообщества видов теневых лесов. К видам теневых лесов относят виды неморальной, бореальной, черноольховой эколого-ценотических групп (ЭЦГ). Эта оценка основывается на предположении, что в климаксовом лесном сообществе представлены все виды теневых лесов данного региона, способные по своим экологическим свойствам произрастать на конкретной территории.

Расчеты проводят на основе флористических списков сообществ отдельно для деревьев, кустарников, трав. Участие теневых видов может быть оценено двумя способами: (1) как отношение числа видов теневых лесов в сообществе к общему числу видов в сообществе; (2) как отношение числа видов теневых лесов в сообществе к общему числу видов теневых лесов в регионе, способных произрастать в данном местообитании по экологическим оценкам (т.е. числу видов перечисленных ЭЦГ в потенциальной флоре сообщества).

Оценка доли видов деревьев и кустарников с конкурентной и толерантной стратегией. Доминирование древесных видов с чертами конкурентной и толерантной стратегий отмечается во многих исследованиях структуры климаксовых растительных сообществ.

Представленность древесных и кустарниковых видов, обладающих чертами конкурентной и толерантной стратегии, так же как и доли видов теневых лесов, проводится двумя способами. Оценивают долю этих видов по отношению (1) к общему числу видов сообщества и (2) к числу видов этих стратегий в потенциальной флоре сообщества. Расчет для древесных видов можно проводить среди видов, присутствующих в древостое – ярусе А, либо среди деревьев во всех ярусах. Аналогично, для кустарниковых видов – среди видов, присутствующих в подлеске – ярусе Б, и среди всех видов кустарников в сообществе. Результаты двойного расчета отражают динамику древесных и кустарниковых видов в анализируемом сообществе.

Оценка доли видов деревьев и кустарников, ценопопуляции которых демографически полночленны. Устойчивость структуры лесных сообществ обеспечивается за счет непрерывного оборота поколений видов. Наиболее простым индикатором этого процесса является полночленность популяций деревьев и кустарников. Определение доли древесных и кустарниковых видов в анализируемом сообществе, популяции которых являются демографически полночленными, производится на основе оценок состояния ценопопуляций по популяционно-демографическим данным; дополнительно в анализе можно использовать типовые геоботанические описания (см. подраздел 2.2).

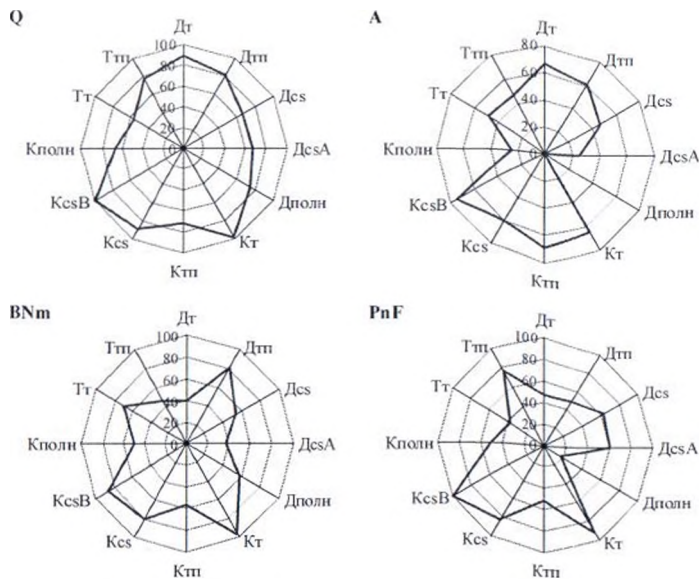


Рис. 3.6. Полиграммы «структурных портретов», построенных на основе оценок сукцессионного состояния некоторых лесных сообществ заповедника «Калужские засеки». Типы сообществ: Q – широколиственные леса, A – черноольшаники, BNm – березняки неморальные, PnF – сосняки боровые. Обозначения оценок: Дт, Кт, Тт, – отношение числа видов соответственно деревьев, кустарников, трав теневых лесов к общему числу видов этой жизненной формы в сообществе; Дтп, Ктп, Ттп – отношение числа видов соответственно деревьев, кустарников, трав теневых лесов к общему числу видов этой жизненной формы в потенциальной флоре теневых лесов; Дс, Кс – отношение числа видов соответственно деревьев, кустарников конкурентной и толерантной стратегий к общему числу видов деревьев, кустарников в сообществе; ДсА – отношение числа видов деревьев конкурентной и толерантной стратегий в ярусе А к общему числу видов деревьев в ярусе А; КсВ – отношение числа видов кустарников конкурентной и толерантной стратегий в ярусе В к общему числу видов кустарников в ярусе В; Дполи, Кполи – доля демографически полночленных популяций соответственно деревьев, кустарников

Удобным средством для сравнительного анализа полученных значений диагностических признаков является построение «структурного портрета» сообщества – его схематическое изображение в пространстве выделенных признаков в виде полиграмм. Так, на рис. 3.6 Приложения приведен пример «структурных портретов», построенных на основе оценок сукцессионного состояния некоторых лесных сообществ заповедника «Калужские засеки».

Сукцессионная оценка в виде полиграмм четко выявляет разнообразный характер преобразований видовых наборов деревьев, кустарников, трав и структуры популяций деревьев и кустарников. При этом площадь полиграммы косвенно отражает близость анализируемого сообщества к ненарушенному. Построение структурных портретов сообщества в виде полиграмм показывает многомерность сукцессионных процессов.

Предложенные «структурные портреты» представляют собой один из вариантов наглядного описания сукцессионного состояния лесного сообщества. Перечень используемых признаков может быть модифицирован в зависимости от задач исследования и особенностей объектов. Он может быть дополнен оценками выраженности парцеллярной структуры сообществ, обилия валежа, сухостоя и др.

3.7. Типология растительных сообществ

Типология растительных сообществ осуществляется путем деления массива геоботанических описаний на группы по признаку сходства состава и структуры растительности на геоботанических площадках. Состав и структура растительности на площадках отражены в списках видов с указанием их обилия в каждом ярусе растительности. Сходство описаний может устанавливаться эмпирически («вручную»), либо посредством использования формальных математических процедур, либо путем комбинирования этих подходов.

Формальными методами, традиционно используемыми для выделения сходных групп геоботанических описаний, являются кластерный анализ и ординация [Legendre, 1998 и др.]. Детальное описание этих методов приведено в книге [Джонгман и др., 1999]. К сожалению, в переводе допущено довольно много ошибок, дан неверный перевод многих терминов, названия которых уже устоялись в русскоязычной литературе.

Методов кластерного анализа к настоящему времени разработано достаточно много. В геоботанике наиболее популярны два иерархических метода: 1) гибкая классификация (beta-flexible), позволяющая увеличивать/уменьшать расстояние между объектами для выявления/игнорирования различий между ними; 2) универсальный метод Ward'a (другое название – метод Orloci); и 3) неиерархическая классификация методом К-средних. Среди ординационных методов наиболее популярны методы непрямого ординации – анализ главных компонент (PCA), бестрендовый анализ соответствий (DCA), неметрическое многомерное шкалирование (NMDS), а также метод прямого градиентного анализа ССА.

Кластерный анализ и частично ординационные методы реализованы практически во всех статистических пакетах общего назначения Statistica, Systat, Statgraphics, SPSS, SPlus. В специальных программах для обработки экологических данных ADE, PcOrd, Mulva помимо кластерного анализа реализованы специальные ординационные методы.

Существует также метод TWINSpan и программа с тем же названием [Hill, 1979], разработанные специально для решения классификационных задач в геоботанике и основанные на ординационной процедуре – методе взаимного усреднения или анализе соответствий (RA). Метод широко используется, особенно для проведения флористической классификации растительности. Однако следует учитывать, что метод негибок, в нем отсутствует возможность «настройки» – выбора параметров в зависимости от специфики анализируемого материала, поэтому его применение может приводить к искусственным результатам.

Помимо перечисленных, в литературе можно найти и другие методы выделения однородных групп объектов, основанные на математических процедурах: построение минимальных дендритов (дерева минимальной протяженности), нейронные сети, а также специальные методы – метод Чекановского, метод сопряженной встречаемости Гудола [Василевич, 1969], индикаторные биогруппы, «блок-метод» и др. [Методы выделения..., 1971]. Применять формальные методы надо всегда осторожно, так как любой исключительно формальный анализ в той или иной степени оказывается «фальсифицированным», далеким от реальности. Предпочтительнее использовать процедуры, комбинирующие формальные методы и экспертный анализ. Хорошая биологическая

интерпретация результатов является одним из основных критериев выбора формального метода.

Характеристика и классификация выделенных групп описаний (типов сообществ) осуществляется обычно на основе доминантного или детерминантного подходов, соответствующих наиболее распространенным системам классификации растительности – доминантно-физиономической и флористической. Классификация растительности в доминантно-физиономической системе осуществляется на основе физиономического выявления видов или групп видов – доминантов основных ярусов растительности. Традиционный вариант такой классификации – собственно доминантная классификация. Наименование типа сообщества в ней состоит из названий видовых (или родовых) таксонов доминирующего вида. Предложен проект кодекса для наименования типов сообществ, выявленных по доминантной классификации [Нешатаев, 2001]. Флористическая система классификации растительности строится на выявлении видов-детерминантов путем сравнения постоянства (встречаемости) видов на площадках [Миркин, Наумова, 1999]. Наименования типов сообществ (синтаксонов) устанавливаются согласно принятому кодексу [Veber et al., 2000]. Перечень номенклатурных типов (опубликованных по правилам кодекса) носит название продромуса (например, [Korotkov et al., 1991]).

Классическую доминантную классификацию просто и удобно использовать при наличии явных доминантов в растительном покрове. Однако выделяемые типы сообществ не отражают экологические связи и сукцессионные процессы в растительности. При отсутствии явных доминантов использование этой классификации затруднено. Флористическая классификация в большей мере способствует выявлению экологических связей растительности и среды, хотя зачастую маскирует сукцессионные процессы. Использование этой классификации удобно при компьютерной обработке материала вследствие существования достаточно четких алгоритмов и специальных программ. Однако она несовместима с лесотаксационной информацией, поскольку она не отражает доминирования видов в древостое, и все производные сообщества (березняки, осинники и пр.) при сходстве травяного покрова относятся к одному синтаксону. Это обстоятельство – существенный недостаток при использовании флористической

классификации для оценки экосистемного разнообразия лесной территории.

Для оценки биоразнообразия растительности, особенно больших территорий (заповедника, лесничества), мы предлагаем использовать эколого-ценотический подход к классификации растительности, развиваемый в рамках доминантно-физиономической системы [Оценка и сохранение..., 2000]. При нем типы сообществ выделяются по доминантам древесного полога и по соотношению доминирующих ЭЦГ видов в травяно-кустарничковом ярусе [подраздел 3.2 и Руководство..., 2002]. Доминирующие группы определяются по доле видов каждой ЭЦГ в составе травяно-кустарничкового яруса с учетом обилия видов. Произвольность выбора долевого участия видов групп, при котором они считаются доминирующими, следует признать недостатком данного подхода.

В настоящее время развивается классификация растительности на основе данного подхода. Для наименования типов сообществ используется индекс, состоящий из условного обозначения доминанта (доминантов) древесного полога и доминирующих эколого-ценотических групп. Эколого-ценотический подход выявляет экологические связи и сукцессионные процессы в растительности; он удобен для анализа больших массивов геоботанических описаний; выделяемые типы сообществ хорошо соотносятся с единицами доминантной классификации и лесной типологии. Эколого-ценотический подход был успешно применен для описания и анализа лесной растительности ряда заповедников Европейской части России [Оценка и сохранение..., 2000]. Разработан алгоритм и имеется соответствующее программное обеспечение для его реализации [Ханнина и др., 2002].

Число типов, выделенных на уровне ассоциаций, как правило, минимально при флористическом подходе и максимально при доминантном. Обычно легко установить соответствия между выделенными единицами доминантной и эколого-ценотической классификаций, определив эколого-ценотическую принадлежность доминантов. Соотношение единиц, выделенных по эколого-ценотическому и флористическому принципам, может быть разным. Исследования сообществ с различным составом древесного яруса показали, что отдельные ассоциации эколого-ценотической классификации часто соответствуют субассоциациям флористической классификации. Использование эколого-ценотического подхода может быть более результативно при сравнительном анализе

структуры видового богатства сообществ из разных географических зон или геоботанических провинций.

Глава 4. Методы анализа разнообразия растительного покрова локальных территорий

4.1. Методы исследования растительного покрова элементарных речных бассейнов

Для оценки и управления биоразнообразием необходимо понимание того, как влияют разные факторы (природные и антропогенные) на основные показатели биоразнообразия на той или иной территории. В качестве первой задачи встает проблема выбора такой естественной единицы, которая давала бы возможность сравнивать показатели как в пределах одного, так и между разными ландшафтами.

Традиции и методы выделения территориальных единиц складывались в рамках физической географии и ландшафтоведения, с одной стороны, и в фитоценологии (геоботанике) – с другой. Поскольку биогеоценотический покров, по определению, представляет собой сложное явление, постольку параллельно развивались принципы как тематического (внутри одного раздела науки), так и комплексного (по совокупности разных тематических признаков) его членения. Тематическое членение выражалось в создании геологического, топографического, геоботанического районирования территорий разного масштаба. Комплексное членение было представлено ландшафтным (экосистемным) районированием территорий.

Развитие электронного картографирования и геосистемных технологий в последние 20 лет способствовало формированию новых методов типизации и районирования территорий по совокупности признаков путем наложения разных тематических слоев. Такие методы открывают возможности определения роли разных факторов в современном состоянии биоразнообразия биоценотического покрова территорий.

Задача выбора природных единиц для оценки биоразнообразия заключается, во-первых, в том, чтобы эта единица обладала основными признаками исследуемого ландшафта и, во-вторых, могла быть представлена в виде нескольких тематических слоев.

В современной литературе существует, по крайней мере, два подхода к членению территории с целью изучения ландшафта как относительно целостного природного образования.

Первый подход основан на выделении морфологически однотипных единиц, объединяемых затем в генетическую последовательность. Система увеличивающихся по размеру и сложности строения единиц выглядит следующим образом: *фация-урочище-местность-ландшафт*. При таком подходе ни одна из единиц ниже ландшафта не дает возможности составить представление о ландшафте в целом, а единица уровня ландшафта слишком велика, чтобы служить базовой для оценки биоразнообразия. Второй подход к членению ландшафтных комплексов базируется на геохимических связях между соподчиненными частями ландшафта. Используемая система единиц выглядит следующим образом: *элементарный ландшафт – элементарная каскадная арена* (для ее характеристики используется цепь сопряженных элементарных ландшафтов от водораздела до водотока, названная *элементарной катеной*). Элементарный ландшафт – относительно однородная структура, он сопоставим с урочищем и по этой причине не может служить отражением ландшафта как комплексного природного образования. Границы единиц выше элементарного ландшафта устанавливаются по границам водосборных бассейнов. Самая мелкая каскадная единица – *бассейн небольшой реки* 3–4-го порядка (длиной около 20 м). Эта территориальная единица обладает основными характеристиками соответствующего ландшафта и доступна для реального изучения даже при ограниченном времени и финансовых возможностях. Эта единица естественна и позволяет сравнивать биоразнообразие в разных типах ландшафта, а также в разных географических зонах и геоботанических провинциях.

Исследование биоразнообразия в пределах малого речного бассейна включает несколько этапов.

Первый этап – характеристика ландшафта исследуемой территории и выбор малого речного бассейна как представителя определенного типа ландшафта. На этом этапе важно выяснить все возможные детали в структуре земной поверхности выбранной территории путем сопоставления различных карт: топографических, геологических, четвертичных отложений, глубины залегания грунтовых вод.

Второй этап состоит в разделении растительного покрова малого речного бассейна на пространственные единицы разного ранга – фитохоры. На этом этапе разграничение фитохор в пределах малого

речного бассейна можно проводить по границам экотопов и биотопов. Таким образом, в данном случае фитохора – это участок растительного покрова в границах экотопа или биотопа. Экотоп мы понимаем как совокупность экологических режимов, определяемых абиотическими (прямыми) факторами среды: положением в рельефе, почвообразующими и коренными породами. Выделение экотопов производится путем сопоставления разных тематических слоев (топографическое положение участка, уровень грунтовых вод, характер почвообразующих пород, мощность и тип четвертичных отложений, тип коренных пород). На основе этой информации в пределах выбранного бассейна вычленяются экотопы, т.е. участки с однотипным сочетанием указанных признаков.

Следующая операция – это выделение разных биотопов в пределах каждого из экотопов. Биотоп представляет собой средовое пространство, преобразованное существующими в настоящее время видами-эдификаторами, среди которых первое место занимают древесные виды растений. Конечно, надо учитывать то обстоятельство, что в большинстве случаев распределение деревьев по территории создано под прямым или косвенным воздействием человека.

Следует обратить внимание, что в ненарушенном или малонарушенном растительном покрове в пределах одного экотопа находится сообщество одного типа. В таком случае экотоп и биотоп занимают одну и ту же территорию. В растительном покрове, сильно преобразованном человеком в пределах одного экотопа, может быть несколько биотопов. Для выделения биотопов обычно используются лесотипологические карты, где отражено доленое участие видов в древесном ярусе. Биотопы можно выделять по некоторому условию, например, монодоминантными будут биотопы с участием одного вида деревьев не менее 7 единиц в формуле древесного яруса. Практика выделения биотопов показывает, что, в том случае, когда влияние на среду каждого из видов-эдификаторов существенно не различается, имеет смысл выделять биотопы с коллективными эдификаторами. Так, биотопы широколиственных лесов устанавливаются по суммарному участию (не ниже 7 единиц) дуба, липы, ясеня, клена остролистного.

Третий этап – проведение геоботанических описаний, для которых пробные площади размещаются обычно в среднем течении реки поперек выбранного бассейна от одного водораздела до соседнего. Размещение может быть регулярным (через определенный

промежуток) или регулярно-групповым, когда на трансекте описания располагаются группами, так, чтобы отразить специфику состава каждого из встреченных биотопов. Если на выбранной трансекте отсутствуют некоторые из предварительно намеченных экотопов или биотопов, то дополнительно закладывают площадки там, где они встречаются чаще. Минимальное число описаний, необходимое для характеристики биоразнообразия, – 100, при этом желательно, чтобы каждый из намеченных экотопов и биотопов был представлен не менее чем 10 описаниями. На этом этапе проводится типизация геоботанических описаний и классификация растительных сообществ (см. подраздел 3.7), расположенных в пределах разных экотопов или биотопов.

Четвертый этап – экологический анализ (см. подраздел 3.3) растительного покрова разных экотопов и биотопов в пределах изучаемого бассейна; выявление экологически эквивалентных экотопов, а также оценка роли разных видов деревьев в создании экологических режимов биотопов. Сопоставление экологического пространства разных фитоценозов по основным факторам среды производится с помощью обработки описаний по экологическим шкалам (см. подраздел 3.3), а если это возможно, то с помощью прямого измерения параметров среды.

Пятый этап – характеристика видового, структурного и экосистемного биоразнообразия растительного покрова каждого из экотопов и биотопов, а также растительного покрова бассейна в целом с помощью процедур, которые были описаны в разделе 3. Конкретные примеры приведены Л.Б. Заугольной в [Оценка и сохранение..., 2000].

4.2. Оценка биоразнообразия локальных территорий с использованием геоинформационных технологий

Оценка биоразнообразия растительного покрова локальных территорий может быть проведена без учета и с учетом пространственных параметров растительности.

Методически первый подход состоит из следующих основных этапов: 1) проводятся а) геоботанические и б) популяционно-демографические описания конкретных сообществ; 2) геоботанические описания объединяются в группы, соответствующие сообществам различных типов; 3) для типов сообществ, выделенных на анализируемой территории, рассчитываются оценки разнообразия,

описанные в разделах 2 и 3 настоящего пособия; 4) проводится сравнительный анализ оценок биоразнообразия сообществ разных типов. Примеры проведения такого анализа для заповедников Европейской части России описаны в коллективных монографиях [Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000]. Подробнее об этапах анализа см. в [Руководство..., 2002].

В связи с развитием компьютерных технологий обработки картографического материала (геоинформационных или ГИС-технологий) появилась удобная возможность дополнения анализа биоразнообразия растительного покрова данными по пространственному расположению фитоценозов и популяций: средствами визуализации результатов, методами оценки пространственных параметров биоразнообразия. В ландшафтной экологии разработан широкий набор методов оценки пространственных характеристик растительности [O'Neill et al., 1988]. Развитие ГИС-технологий, появление специальных программ анализа позволяют использовать эти методы для исследования больших территорий. Учет пространственных параметров позволяет прогнозировать динамику растительного покрова на анализируемой территории, эффективно проводить мониторинг биоразнообразия и работы по его сохранению и восстановлению. Кроме того, применение ГИС-технологий позволяет использовать тематические географические карты из сопряженных областей знания (почвенные, геологические, топографические и др.) для оценки влияния различных факторов на показатели биоразнообразия.

Для пространственной оценки биоразнообразия лесных территорий необходимо привлечение данных лесной таксации – лесотаксационных описаний и лесоустроительных карт, которые имеются практически на всю лесную территорию России. Достоинством использования лесоустроительных материалов является полный охват территории, а недостатком – высокая генерализация описаний и встречающаяся неточность информации. Для получения точных, пространственно привязанных оценок биоразнообразия растительности на достаточно обширных территориях (заповедник, лесничество) необходимо сочетание лесотаксационной информации с данными геоботанических и популяционно-демографических исследований. Вместе с тем возможно проведение оценки биоразнообразия растительности только по лесотаксационным материалам.

Оценка биоразнообразия растительности лесных территорий по лесотаксационным данным. По информации о составе и структуре древесных насаждений, содержащейся в лесотаксационных материалах, можно оценить некоторые параметры видового, структурного и экосистемного разнообразия. Единицей анализа растительности в этом случае является лесотаксационный выдел. *Видовое разнообразие* древостоя и подроста оценивается по числу видов деревьев, представленных в соответствующих формулах. Показателями *структурного разнообразия* являются параметры полноты древостоя, наличия или отсутствия ярусности древостоя, наличия или отсутствия подроста, подлеска, сухостоя, распределения пород по возрасту, по размерному классу. *Экосистемное разнообразие* оценивается по типам древостоя и по пространственным параметрам распределения древостоя разных типов на анализируемой территории. Тип древостоя определяется по доминирующей древесной породе, либо по сочетанию доминирующей породы и возраста насаждения.

В случае, когда лесотаксационные описания содержат сведения о видах трав, доминирующих в выделе (обычно указывают 3–5 видов), возможны уточнение типа лесного фитоценоза по эколого-ценотической классификации – по доминанту древостоя и доминирующей эколого-ценотической группе в напочвенном покрове, и опосредованная оценка видового разнообразия трав [Бобровский и др., 2002]. Для оценки средней видовой насыщенности сообщества того или иного типа необходимо проанализировать базу данных геоботанических описаний, собранных либо на анализируемой территории, либо на территории, расположенной в схожих эколого-флористических условиях. Формальное определение типов фитоценозов по лесотаксационным данным лучше проводить до полевых работ, чтобы иметь возможность их уточнения в ходе геоботанических исследований (маршрутных описаний и описаний пробных площадок).

Использование ГИС-технологий позволяет визуализировать пространственное распределение оценок биоразнообразия, в том числе сообществ разного типа, и оценивать параметры этого распределения: тип размещения, степень фрагментации, связанности и т.п. В качестве примера анализа пространственных параметров биоразнообразия можно привести анализ динамики древесной растительности Приокско-Террасного заповедника по лесоустроительным картам 1981 и 1999 годов, проведенный в ГИС

ArcView с использованием приложений SpatialAnalyst и PatchAnalyst (<http://flash.lakeheadu.ca/~rrempel/patch/>). На рис. 4.1 Приложения показано пространственное распределение выделов, различающихся по доминантам, видовому богатству и группам возраста древостоя.

Оценка сукцессионного состояния лесных территорий
Оценка сукцессионного состояния лесного покрова конкретных территорий, так же как и общая оценка биоразнообразия растительности, может быть проведена как без учета, так и с учетом пространственных параметров растительности. В первом случае оценка проводится по результатам популяционно-демографических и геоботанических исследований растительности; во втором случае – с привлечением лесотаксационных данных и с последующим анализом пространственных параметров лесонасаждений.

Оценка сукцессионного состояния растительности исследуемой территории складывается из оценок сукцессионного статуса сообществ всех типов, выделенных на территории, и сравнительного анализа состояний локальных популяций деревьев с учетом их принадлежности к группам ранне- и позднесукцессионных видов. Только сочетание всех этих параметров позволяет наиболее полно и точно оценить сукцессионное состояние растительности анализируемой территории.

Методика определения сукцессионного статуса отдельных сообществ описана подробно в подразделах 2.4, 3.5 и 3.6. Состояние локальных популяций древесных видов оценивается путем сопоставления состояний ценопопуляций этих видов в сообществах всех типов, выделенных на исследуемой территории. При этом желательно по лесотаксационным данным оценить доли площадей с нормальными, регрессивными и инвазионными ценопопуляциями рассматриваемых видов деревьев. Если в анализируемом растительном покрове по площади преобладают сообщества (типы леса), в которых ценопопуляции исследуемых видов имеют нормальные возрастные спектры, можно уверенно сделать заключение об устойчивом состоянии локальных популяций этих видов. Если в анализируемом растительном покрове по площади преобладают сообщества (типы леса), в которых ценопопуляции исследуемых видов оцениваются как регрессивные и/или инвазионные, а нормальные ценопопуляции есть в небольшом числе сообществ и на незначительной площади, то оценка локальных популяций соответствующих видов не может быть однозначной. В том случае, когда изучаемый лесной массив относится к заповедным

лесам, состояние локальных популяций видов, представленных в конкретных сообществах как инвазионными, так и регрессивными популяциями, следует охарактеризовать как неустойчивое. При этом можно с большой долей вероятности ожидать перехода инвазионных локальных популяций в нормальные (исключение составляют раннесукцессионные виды с реактивной стратегией) и исчезновения из сообществ видов с регрессивными популяциями. В том случае, когда изучаемый лесной массив относится к лесам с постоянным режимом эксплуатации, состояние локальных популяций видов, представленных в конкретных сообществах как инвазионными, так и регрессивными ценопопуляциями следует охарактеризовать как квазиустойчивое. Именно постоянный режим лесопользования и определяет эту квазиустойчивость. Анализируемые данные удобно представлять в виде серии онтогенетических спектров популяций деревьев и итоговой таблицы. Пример организации данных для оценки состояния локальных популяций древесных видов представлен в табл. 4.1.

Таблица 4.1

**Оценка состояния локальных популяций некоторых видов
деревьев по состоянию их ценопопуляций для территорий с
разным режимом
Лесопользования**

	Тип сообщества						Состояние локальной популяции
Название вида	1	2	3	4	5	...	
Заповедный лесной массив							
Quercus robur	инв.*		инв.		регр.		Неустойчивая, инвазионная
Tilia cordata	норм.		инв.	нор м.	норм		Устойчивая, нормальная
Fraxinus excelsior	инв.	инв.	инв.	инв.			Инвазионная
Pinus sylvestris	регр.						Неустойчивая, регрессивная
Эксплуатационный лесной массив							
Picea abies	инв.	инв.		инв.	норм		Квазиустойчив ая, нормальная
Betula verrucosa	инв.	регр.	регр	регр	инв.		Квазиустойчив ая,

						регрессивно-инвазионная
Quercus robur	инв.	регр.	инв.		регр.	Квазиустойчивая, нормальная

* Состояния ценопопуляций: инв. – инвазионное, норм. – нормальное, регр. – регрессивное.

Примеры оценок сукцессионного состояния растительности некоторых заповедных территорий Европейской части России, выполненных на основе анализа геоботанических и популяционно-демографических данных, приведены в [Сукцессии в заповедниках..., 1999, Оценка и сохранение..., 2000].

Использование данных лесной таксации позволяет оценить сукцессионное состояние растительности всей исследуемой территории. Оно также определяется через оценку состояний популяций древесных видов. Для этого на уровне выдела проводится анализ участия видов в древостое и подросте. Устойчиво существующие в сообществе виды с нормальными популяциями присутствуют как в древостое, так и в подросте. Виды, популяции которых являются регрессивными или инвазионными, присутствуют, соответственно, только в древостое или только в подросте. Отметим, что такой анализ можно проводить при условии, что при таксации учитывался подрост, и в составе подроста отмечалось участие всех видов, а не только целевых или коренных пород. Полученные оценки верифицируются и уточняются по результатам точечных популяционно-демографических исследований. Сравнение лесотаксационных материалов разных лет позволяет представить историческую ретроспективу развития территории.

Так, например, на рис. 4.2 приведен результат количественного анализа динамики площадей выделов с доминированием различных видов в древостое и подросте Приокско-Террасного заповедника. Анализ проведен по данным лесной таксации 1946 года (на момент организации заповедника) и 1981 года. Динамика участия видов деревьев в растительном покрове иллюстрирует сукцессионные процессы, происходящие на территории заповедника и приводящие к смене в древостое раннесукцессионных видов (сосны, березы, осины) на позднесукцессионные (ель и липу мелколистную).

Таким образом, по данным лесотаксационных описаний можно провести количественный анализ соотношения и динамики площадей сообществ разного типа. Для анализа пространственного

расположения сообществ необходимо привлечение лесоустроительных карт и использование ГИС-технологий. Учет пространственных параметров – площадей и взаимного расположения сообществ различного сукцессионного статуса, различного флористического состава – необходим для прогноза сукцессионной динамики растительности на исследуемой территории.

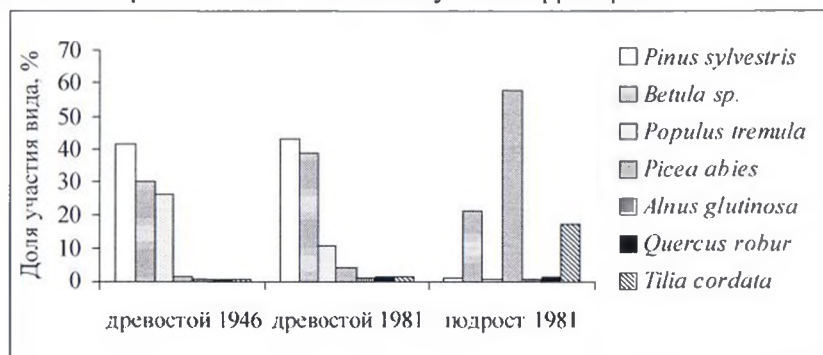


Рис. 4.2. Доля площадей выделов с доминированием различных видов в древостое и подросте Приокско-Террасного заповедника по данным лесной таксации 1946 и 1981 годов

Результатом пространственного анализа растительности может быть выделение крупных участков растительного покрова, характеризующихся общностью направления сукцессионной динамики. В простейшем варианте выделы могут быть объединены в крупные участки трех типов: 1) поздне-сукцессионные виды (ПСВ) присутствуют в древостое и подросте; 2) ПСВ присутствуют только в составе подроста; 3) ПСВ отсутствуют. Пример выделения и анализа сукцессионно однородных участков растительного покрова приведен в [Сукцессии в заповедниках..., 1999, гл. 5.5, Оценка..., 2000, гл. 3.5]. В зависимости от задач исследования выделять участки растительного покрова можно на основе различных классификаций выделов по участию в древостое и/или подросте видов или их групп.

Анализ пространственного размещения участков растительного покрова с присутствием ПСВ в древостое и подросте имеет определяющее значение при составлении прогнозов развития лесных массивов. Выделы с участием в древостое ПСВ рассматриваются как источники зачатков для соседних выделов, находящихся в радиусе дальности диссеминации (к примеру, для широколиственных видов –

в радиусе 150–300 м). Сопоставление среднего расстояния между участками растительного покрова, имеющими в своем составе популяции ПСВ, с дальностью диссеминации этих видов можно использовать для оценки возможностей расселения ПСВ и прогноза сукцессионной динамики растительности. Так, например, для Приокско-Террасного заповедника расстояние между участками с доминированием ели намного меньше дальности ее диссеминации (для липы отмечается обратная ситуация) (рис. 4.3 Приложения). Соответственно, можно предположить, что в дальнейшем будет продолжаться усиление позиций ели в растительном покрове заповедника. Прогнозы сукцессионной динамики растительности необходимо принимать во внимание при планировании лесохозяйственных мероприятий в национальных парках и лесхозах. Результаты прогнозов должны учитываться для оптимизации размещения хозяйственных секций, а также использоваться для одновременного решения задач восстановления сообществ с участием поздне-сукцессионных видов деревьев и обеспечения оборота поколений ранне-сукцессионных видов.

Таким образом, использование ГИС-технологий и лесотаксационных данных при анализе биоразнообразия растительности необходимо для визуализации данных, оценки пространственных параметров растительности, эффективного проведения мониторинга биоразнообразия, планирования лесохозяйственных мероприятий, а также для прогноза сукцессионной динамики растительности на исследуемой территории.

Литература

1. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с.
2. Василевич В.И. Разнообразие растительности в пределах ландшафта // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 34–41.
3. Воробьев Д.П. Типы лесов Европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 450 с.
4. Восточноевропейские широколиственные леса / Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 1994. 362 с.
5. Джонгман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.
6. Дылис Н.В. Основы биоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 172 с.

7. Евстигнеев О. И., Коротков В. Н. и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск, 1999. 176 с.
8. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пущино: Пущинский научн. Центр, 1995. 50 с.
9. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности // Ботанический журнал. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081–1092.
10. Ипатов В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380–1388.
11. Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7–20.
12. Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. 255 с.
13. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
14. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
15. Мзгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
16. Нешатаев В.Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценотической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
17. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014.
18. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской части России / Под ред. Л.Б. Заугольновой. М.: Научный мир, 2000. 185 с.
19. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
20. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–41.
21. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
22. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная пром-сть, 1983. 192 с.

23. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биол. 1998. Т. 2. С. 25–39.
24. Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 2001. Т.121. № 2. С. 144–159.
25. Стороженко В.Г. Комплексы сапрофитных грибов на валеже в еловых древостаях разного происхождения // Лесоведение. 1992. № 5. С. 64–67.
26. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. СПб.: Российское ботаническое общество, 1999. 549 с.
27. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника «Калужские засеки») // Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая. 2002. Т. 107. № 1. С. 40–48.
28. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
29. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.
30. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.
31. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. 1991. Т. 11. Вып. 4. С. 499–507.
32. Юрцев Б.А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 3. С. 305–313.
33. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Перм. ун-т, 1991. 80 с.
34. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen, 1974. 97 S.
35. Elkie P., Rempel R., Carr A. Patch analyst user's manual. A tool for quantifying landscape stucture. NWST technical manual TM-002. 1999. 23 p.
36. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.

37. Hill M.O. DECORANA – a FORTRAN programm for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University, Ithaca, N.Y. 1979. 31 p.
38. Hurlbert S.H. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters // Ecology. 1971. V. 52. P. 577–586.
39. Keddy P.A., Drummond C.G. Ecological properties for the evaluation, management, and restoration of temperate deciduous forest ecosystems // Ecological Applicatons. 1996. V. 6. No. 3. P. 748–762.
40. Korotkov K. O., Morozova O. V., Belonovskaja E. A. The USSR vegetation syntaxa prodromus. M., 1991. 346 p.
41. Landolt E. Okologische Zeigerwerts zur Sweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. H. 64. S. 1–208.
42. Legendre L., Legendre P. Numerical ecology. N.-Y., 1988. 853 p.
43. O'Neil R.V., Krummel J.R., Gardner R.H., Sugihara G., DeAngelis D.L., Milne B.T., Turner M.G., Zygmunt B, Christinsen S.W., Dale V.H., Graham R.L. Indices of landscape patterns // Landscape Ecol. 1988. V. 1. P. 153–162.
44. The mosaic-cycle concept of ecosystems / ed. by H.Remmert // Ecological studies. 1991. V. 85. 105 p.
45. van der Maarel E. Biodiversity: from babel to biosphere management. Opulus Press. Uppsala, Leiden. 1997. 60 p.
46. Veber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd editorial // J. Veg. Sci. 2000. V. 11. No 5. P. 739–768.
47. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon, 1972. V. 21. No 2–3. P. 213–251.
48. Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? // TREE. 1997. V. 12. No. 7. P. 266–269.

Раздел IV. Сохранение биоразнообразия в промышленных и урбанизированных районах

Введение

Обратно в содержание

Современная биосфера, среда обитания всех живых организмов, является в то же время и продуктом их жизнедеятельности: неустанного воспроизведения, метаболизма (обмена веществ) и посмертного разложения мириадов живых существ. Все среды жизни – почвенная, водная, наземная, воздушная – есть результат