

О ВЛИЯНИИ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ДРЕВОСТОЯ НА ДИНАМИКУ ВИДОВ НИЖНИХ ЯРУСОВ СООБЩЕСТВА В ЕЛЬНИКЕ ЛИПНЯКОВОМ

А.Г.Боголюбов

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН

Данная работа посвящена анализу влияния взаимодействий между елью и липой на видовой состав нижних ярусов сообщества. Влияние древостоя на видовой состав нижних ярусов - хорошо установленный факт (Сукачев, 1953). Однако, вопрос в какой мере повышение интенсивности взаимодействий, между растениями разных видов, образующих верхний полог сообщества, оказывает воздействие на видовой состав нижних ярусов сообщества, оставался без должного внимания. Наблюдения проводились на фиксированной пробной площади в ельнике липняковом, относящемся к группе *Piceetum compositae*, расположенной в 94 квартале Центрально-лесного заповедника (пп.6) (Тверская обл.). Начиная с 1986 г., на этой пробной площади проводились регулярные описания нижних ярусов сообщества на двух взаимно-перпендикулярных трансектах длиной 60-65 м и шириной 1 м. В 2000 г. первый ярус сообщества был представлен, главным образом, *Picea abies* (L.) Karst и *Tilia cordata* L. с примесью *Acer platanoides* L. Вдоль границ пробной площади, но за ее пределами, встречаются крупные экземпляры вяза (*Ulmus glabra* Huds.) и осины (*Populus tremula* L.) Ели первого яруса, как правило, относятся к I классу Крафта. Экземпляры липы первого яруса можно отнести ко II и реже к III классам Крафта. Размещение деревьев первого яруса крайне неоднородно, характеризуется крупными просветами в верхнем пологе сообщества. Сомкнутость древостоя в среднем составляет 0.1-0.2.

Для анализа структуры нижних ярусов сообщества в 2000 г. мы оконтурили 5 участков размером 25 м², в центре которых располагались взрослые представители *Picea abies* I яруса, удаленные от ближайшего взрослого экземпляра *Tilia cordata* I яруса более чем 2.5 м (участки «Е»). Аналогично мы оконтурили 5 площадок, свободные от елей I яруса, в центре которых находились взрослые экземпляры липы, удаленные от взрослых елей первого яруса на расстояние в среднем превышающее 3 м (участки «Л»). Были выделены 5 участков размером 25 м², в центре которых ель и липа первого яруса располагались на расстоянии друг от друга в среднем на 1,5 м². (участки «ЕЛ»). Участки «ЕЛ» рассматриваются как участки, на которых происходит усиление межвидовых взаимодействий между взрослыми экземплярами ели и липы по сравнению с участками «Е» или «Л». Оценка проек-

тивных покрытий и встречаемости видов нижних ярусов производились непосредственно под кронами оконтуренных деревьев на площадках размером в 1 м², центр которых был удален на расстояние 1 м от ствола.

Все виды нижних ярусов сообщества по типу динамики были разбиты на пять групп А, В, С, D и Е. В группу С (постоянный тип) отнесены виды, у которых была постоянная частота встречаемости и постоянное покрытие или для древесных растений постоянная численность за период с 1986 по 2000 гг. Иными словами, мы считали, что постоянным типом динамики обладают те виды, для которых на 5% уровне значимости принималась нулевая гипотеза о равенстве средних показателей за 1986, 1994 и 2000 гг. При этом, в группу С входили только виды, встречавшиеся во все годы наблюдений. Если на 5% уровне значимости мы принимали гипотезу о постоянстве частот встречаемости и проективного покрытия, но в какой-то из сроков наблюдений данный вид отсутствовал в наших списках, то мы относили его к группе Е (флуктуационный тип). Тем самым, к этой группе Е принадлежат только те виды, частоты встречаемости которых недостоверно отличаются от нуля. В группу А (увеличение обилия) отнесены виды, которые увеличивали частоту встречаемости и одновременно, по крайней мере, не уменьшали свое проективное покрытие или численность. К этой же группе А мы также относили виды, которые обладали постоянной частотой и достоверно увеличивали или свое проективное покрытие или свою численность. В группу В, естественно, попадали виды растений, которые впервые в 2000 г. были зафиксированы в данном сообществе и частота встречаемости или проективное покрытие которых достоверно отличались от нуля. К группе В (понижение обилия) отнесены виды, которые монотонно уменьшали встречаемость и одновременно не увеличивали проективное покрытие (или численность). К этой же группе В были причислены виды, частота встречаемости которых была постоянной, а проективное покрытие или численность монотонно понижались. Соответственно к группе D (колебания обилия) принадлежат те виды, для которых была отвергнута или гипотезы о равенстве частот встречаемости или проективных покрытий за все годы наблюдений. При этом частоты встречаемости или проек-

тивные покрытия (численность) видов, принадлежащих группе D были наибольшими или наименьшими в 1994 г. Следовательно, группу D составляют виды, частота встречаемости или проективные покрытия которых испытывали колебания. Проведенная классификация видов по типам динамики относится только к данному сообществу и конкретному отрезку времени.

Проективное покрытие объединения травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова было наибольшим в 1994 г. - 70 ± 1.3 , в 1986 - 60 ± 1.5 , а в 2000 г. было наименьшим - 42 ± 1.6 %. Зафиксированное колебание было достигнуто за счет колебаний проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса было наибольшим в 1994 г. и в два раза превосходило наименьшее значение, достигнутое в 2000 г. В травяно-кустарничковом ярусе в 1986 было зафиксировано 39 видов, в 1994 - 37, а в 2000 - 25. По-видимому, на данном интервале времени произошло понижение видового богатства травяно-кустарничкового яруса. Но на 1 м^2 в период наших наблюдений в среднем встречалось неизменное число видов. В 1986 г. в среднем встречалось 8.7 ± 0.2 видов, в 1994 - 11 ± 0.9 , в 2000 - 9.2 ± 0.2 видов. В 2000 г. с частотой не менее 80 % встречались *Oxalis acetosella* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A.Gray, *Majanthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt, *Stellaria holostea* L., по крайней мере, в половине наблюдений встречались *Trientalis europaea* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Milium effusum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newn. Именно эти виды образуют около 3/4 проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса. Из 30 видов травяно-кустарничкового яруса 22 были представлены под кронами лип (участки «Л»), 23 - под кронами елей («Е») и 24 - в под кронами сближенных пар («ЕЛ»). Видовое богатство под кронами деревьев на выделенных участках в целом было одинаковым. Вороний глаз (*Paris quadrifolia* L.), малина (*Rubus idaeus* L.) и плаун (*Lycopodium annotinum* L.) были встречены только в под кронами елей (участки «Е») и отсутствовали на других площадках. Но частоты их встречаемости и проективные покрытия незначимо отличались от нулевых показателей на участках с постоянным присутствием взрослых особей липы («Л») и («ЕЛ»). Заметим, что малина, столь характерная для пионерных стадий сукцессии, из года в год понижала свое обилие. Плаун был отнесен к группе Е с флуктуационным типом динамики, что сильно затрудняет подтверждение гипотезы о регулярности его пространственного распределения. Майник - был одинаково хорошо представлен и в подкроновом пространстве елей («Е») и сближенных пар («ЕЛ»), показывая достоверно более низкую встречаемость и проективное покрытие под кронами лип (участки «Л»). Другой из характерных для темнохвойной тайги видов - папоротник *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A.Gray - был одинаково хорошо представлен как под кронами условно изолированных елей («Е») и лип («Л»). Присутствие *Mercurialis perennis* L., *Stellaria nemorum* L., *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub в нашем списке было отмечено только под кронами сближенных пар

ло отмечено только под кронами сближенных пар «ЕЛ» ели и липы. Но из этих трех видов только для *M.perennis* можно говорить о значимом предпочтении подкронового пространства сближенных пар. В тоже время частота встречаемости *Galeobdolon luteum* Huds. и *Trientalis europaea* была наибольшей в условиях повышенной интенсивности межвидовых взаимоотношений ели и липы («ЕЛ»). Заметим, что на повышение интенсивности межвидовых взаимодействий между елью и липой понижением своей частоты встречаемости и проективного покрытия отреагировал лишь *Dryopteris dilatata*. Все растения, произраставшие на участках «Л» под кронами крупных особей липы, обязательно встречались и на других типах участков «Е» или «ЕЛ». Иными словами, нам не удалось выявить виды растений, которые произрастали бы только в подкроновом пространстве липы и отсутствовали бы в подкроновом пространстве и ели и сближенной пары. Среди других видов, которые встречались и на других участках, выделяются *Stellaria holostea* L., *Milium effusum* L. и подрост *Picea abies* (L.) Karst, которые наиболее хорошо произрастали в подкроновом пространстве лип (участки «Л»).

Моховой покров на протяжении наших наблюдений был слабо развит. Среднее проективное покрытие мохового покрова было постоянным и составляло 11 - 14 %. Сразу бросается в глаза, что в 2000 г. под кронами лип на участках «Л» было зафиксировано 10 видов мохообразных, на участках «Е» под кронами елей 15 видов, а наибольшее количество видов мохообразных - 20 - было на участках с повышенным уровнем межвидовых взаимодействий «ЕЛ». Столь большая разница видового разнообразия мохового покрова под кронами оконтуренных деревьев, по-видимому, заслуживает специального объяснения. Особый интерес может вызвать предположение о повышении видового разнообразия мохового покрова при условии повышения интенсивности межвидовых взаимодействий между крупными особями ели и липы, образующими верхний полог сообщества.

Видовой состав мохового покрова под кронами взрослых лип на участках «Л» имел высокое пересечение с флористическим составом мохового покрова на участках «Е» и «ЕЛ». В частности, 8 из 10 видов мхов с участков «Л» встречались на всех трех участках и только *Plagiomnium elatum* (Bruch. et Schimp. in B.S.G.) T.Kop не встречался под кронами сближенных пар («ЕЛ»), а *Brachytecium salebrosum* (Web. et Mochr) B.S.G. не обнаружен под кронами елей на участках «Е». *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.Kop., *Sphagnum squarrosum* Crome, *Rhizomnium* sp. обнаружены только под кронами елей на участках «Е» и отсутствовали на других участках. Но эти виды встречались не достаточно часто и образовывали не достаточно большое проективное покрытие.

Редко, но постоянно встречающийся *Plagiomnium medium* (Bruch et Schimp.) T.Kop, виды - *Brachytecium rutabulum* (Hedw.) B.S.G., *Polythyrium commune* Hedw., *P. longisetum* Brid. и *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst, *Hypnum pallescens* (Hedw.) Beav. - динамика которых была отнесена к флуктуационному типу Е, а также *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.)

Т.Кор, обладавший в 2000 г. очень низкой частотой встречаемости и характеризовавшийся колебательным типом динамики (D), встречались только на участках "ЕЛ" под кронами сближенных экземпляров ели и липы. У 4 видов - *Brachythecium salebrosum*, *B.reflexum* (Starke) B.S.G., *B.oedipodium* (Mitt.) Jaeg. и *Ciriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout, - представленных на всех типах участков, выявлено достоверное предпочтение подкроновому пространству сближенных пар ели и липы.

Все виды листостебельных мхов с флуктуационным типом динамики (*Brachythecium rutabulum*, *Polypodium commune*, *P. longisetum*, *Rhytidadelphus subpinnatus*, *Hypnum pallens*) были сосредоточены под кронами сближенных пар «ЕЛ» и не обнаруживали своего присутствия под кронами елей («Е») и лип («Л»). Можно ли считать этот факт следствием случайного стечения обстоятельств или нет - вопрос, который хотелось разрешить. Однофакторный дисперсионный анализ, проведенный для показателей встречаемости и проективного покрытия каждого из этих видов по отдельности, не показывает достоверных различий между участками. Вместе с тем, естественное предположение о инициации стохастической динамики, по крайней мере, некоторых видов мхов при повышении интенсивности межвидовых взаимодействий между деревьями первого яруса, не может быть опровергнуто проведенным дисперсионным анализом. Стохастической динамике видов должно предшествовать возникновение динамических неустойчивостей. Мы не можем исключить, что повышение интенсивности межвидовых взаимодействий ели и липы приводит к возникновению локальных динамических неустойчивостей в их подкроновом пространстве.

Поэтому, мы не можем исключить возникновения стохастической динамики, по крайней мере, некоторых видов нижних ярусов. Эта стохастическая динамика может быть представлена незначительными флуктуациями обилия видов. Поэтому, любое отклонение предположения о том, что при интенсивных межвидовых взаимодействиях между крупными особями ели и липы образуется «бильярд Синая» для некоторых видов листостебельных мхов, методами дисперсионного анализа будет встречать возражения.

Суммарное проективное покрытие листостебельных мхов, обладающих флуктуационным типом динамики, под кронами сближенных пар «ЕЛ» составляло 0.3 ± 0.1 % ($n=21$). Под кронами елей («Е») и лип («Л») мхи с флуктуационным типом динамики полностью отсутствовали. Данные согласуются с гипотезой об инициации стохастической динамики листостебельных мхов при повышении интенсивности межвидовых взаимодействий между крупными экземплярами ели и липы, образующими верхний полог сообщества.

Число видов с определенным типом динамики в зависимости от характера участка представлено в табл.1. Обилие 18 видов из 66 (27%) было постоянным на протяжении наших наблюдений с 1986 г. Это говорит о том, что данное еловое сообщество далеко от своего стабильного состояния. Столько же видов увеличивало свое обилие. Из 12 видов, понизивших свое обилие, 10 видов (83%) принадлежало травяно-кустарничковому ярусу. Это согласуется с понижением числа видов травяно-кустарничкового яруса с 39 в 1986 г. до 30 в 2000 г. Также обращает свое внимание, что из 9 видов с флуктуационным типом динамики 5 представителей мохового покрова, и все они сосредоточены под кронами сближенных пар «ЕЛ».

Таблица 1

Распределения числа видов подлеска, травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова по типам динамики, приуроченные к различным подкроновым пространствам, по данным 2000 г.

Тип Динамики	Подлесок				Травяно-кустарничковый ярус				Моховой покров				Сообщество			
	Л	Е	ЕЛ	все	Л	Е	ЕЛ	все	Л	Е	ЕЛ	Все	Л	Е	ЕЛ	
С	0	2	2	4	2	4	5	6	2	5	6	8	4	11	14	18
А	4	5	6	6	7	6	7	7	3	5	4	5	14	16	18	18
В	0	0	0	0	8	9	8	10	2	2	2	2	10	11	10	12
Д	0	0	0	0	4	4	4	5	3	3	3	4	7	7	7	9
Е	0	2	0	2	1	1	1	2	0	0	5	5	1	3	5	9
Сумма	4	9	8	12	22	24	25	30	10	15	20	24	36	48	53	66

Для 14 из 66 видов сообщества из списка 2000 г. зафиксирована значимая дифференциация их обилия по типам подкроновых пространств (табл. 2). Большинство из них (9) оказало предпочтение участкам «ЕЛ» с повышенным уровнем межвидовых взаимодействий. Строгое предпочтение подкроновому пространству липы («Л») оказало 3 вида из 14. Только папоротник *D. dilatata* строго понижал свое обилие под кронами близко произрастающих экземпляров ели и липы. Вероятно, следует воздержаться от прямолинейных высказываний о преимущественном произрастании видов, представленных в табл. 2, под кронами тех или

иных пород.

Данные табл. 2 можно трактовать в пользу предположения о благоприятном влиянии повышения интенсивности межвидовой конкуренции на обилие некоторых видов, произрастающих под кронами сближенных пар ели и липы. Тем самым, для видов представленных в табл. 2, среди которых мы видим и калину, и травянистые растения и листостебельные мхи, можно говорить о детерминированности пространственного распределения их обилия взаимодействиями между крупными особями верхнего полога древостоя.

Таблица 2

Список видов с дифференцированным обилием по различным подкروновым пространствам "Е", "Л", "ЕЛ"

Виды	Тип	Предпочтение	Соотношения
<i>Galeobdolon luteum</i>	В	ЕЛ	ЕЛ > Л > Е
<i>Brachytecium salebrosum</i>	С	ЕЛ	ЕЛ > Л > Е
<i>B. reflexum</i>	В	ЕЛ	ЕЛ > Л > Е
<i>B. oedipodium</i>	В	ЕЛ	ЕЛ > Л > Е
<i>Trientalis europaea</i>	А	ЕЛ	ЕЛ > Л >= Е
<i>Viburnum opulus</i>	А	ЕЛ	ЕЛ > Л = Е
<i>Mercurialis perennis</i>	С	ЕЛ	ЕЛ > Л = Е
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	С	ЕЛ	ЕЛ > Л = Е
<i>Majanthemum bifolium</i>	А	ЕЛ, Е	ЕЛ = Е > Л
<i>Picea abies</i>	А	Л	Л > Е >= ЕЛ
<i>Stellaria holostea</i>	А	Л	Л > Е - ЕЛ
<i>Milium efrusum</i>	А	Л	Л > Е >= ЕЛ
<i>Sorbus aucuparia</i>	А	Е	Е > ЕЛ >= Л
<i>Dryopteris dilatata</i>	В	Л, Е	Л - Е > ЕЛ

Ровно половина видов - 7 из 14, - пространственное размещение которых дифференцировано по подкroновым пространствам, монотонно увеличивали свое обилие в сообществе на временном отрезке наблюдений. Остальные виды принадлежали к группам с постоянным (тип С) или понижающимся обилием (тип В). Виды с флуктуационным типом динамики Е вследствие методики выделения типов динамики в принципе не могли попасть в список табл.6, но то, что обилие ни одного вида с колебательным типом динамики D не дифференцировано по типам подкroновых пространств может дать пищу для размышлений. Частоты встречаемости и проективные покрытия у *Gymnocarpium dryopteris*, *Galium odoratum*, *Aegopodium podagraria*, *Lusula pilosa*, *Plagiomnium affine*, *P. elatum* и у *Plagiochila asplenoides*, отнесенных к группе D, превосходили показатели обилия видов с флуктуационным типом динамики. Тем самым, причина колебательного характера поведения этих видов из группы D может лежать вне межвидовых взаимодействий крупных особей ели европейской и липы мелколистной, образующих верхний полог сообщества.

Таким образом, 5 видов листостебельных мхов, динамика которых отнесена к флуктуационному типу,

зафиксированы исключительно под кронами сближенных пар ("ЕЛ") ели европейской и липы мелколистной. Эти виды обладали очень малым средним проективным покрытием и редкой встречаемостью, которые не позволяли дифференцировать их обилие по подкroновым пространствам условно изолированных крупных особей ели европейской ("Е"), липы мелколистной ("Л") и сближенных пар ели и липы ("ЕЛ"). Вместе с тем их суммарное проективное покрытие под кронами сближенных пар ели и липы достоверно выше нулевых показателей проективного покрытия на участках "Е" и "Л". Последний факт позволяет принять гипотезу о том, что повышение интенсивности межвидовых взаимодействий между крупными особями ели европейской и липы мелколистной I яруса сообщества способно возбуждать стохастическую динамику у части листостебельных мхов. Принимая последнюю гипотезу, мы объясняем наблюдаемое увеличение видового богатства мохового покрова при условии повышения интенсивности межвидовых взаимодействий между крупными особями ели европейской и липы мелколистной, образующими верхний полог сообщества.