

УДК 630*182.47:581.527.5

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ФИТОИНДИКАЦИОННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ ФАКТОРОВ НА ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДА

© 2000 г. Л. В. Тетерюк

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

167610 Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

Поступила в редакцию 09.02.99 г.

С помощью фитоиндикационных экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) дана характеристика биотопов на северной границе распространения трех неморальных видов – живучки ползучей, копытня европейского, медуницы неясной. Определены региональные амплитуды модельных видов. Как неблагоприятные выделены экологические факторы, близкие к нижней границе амплитуды видов в шкалах Д.Н. Цыганова.

Ключевые слова: фитоиндикационные экологические шкалы, граница ареала, *Ajuga reptans* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Asarum europaeum* L.

Северная граница распространения целого ряда видов неморального флористического комплекса (*Tilia cordata* Mill., *Asarum europaeum* L., *Ajuga reptans* L., *Pulmonaria obscura* Dumort. и др.) в настоящее время расположена в пределах средней тайги Республики Коми. Эти виды сохранились на Северо-Востоке европейской части России со временем термического оптимума голоцене и имеют сходные очертания своих северных границ (Юдин, 1954; Мартыненко, 1976). С появлением современных методов исследований появилась возможность нового подхода к описанию особенностей местообитаний видов на границе ареала и определению факторов, ограничивающих их распространение. Несмотря на разные взгляды относительно способности факторов частично компенсировать друг друга (Цыганов, 1983; Горышина, 1979), все сходятся во мнении, что фактор, находящийся в “минимуме” для экологических требований вида, является ограничивающим его жизнедеятельность и распространение. Один из методов, с помощью которого возможно выделение неблагоприятных факторов, находящихся в “минимуме”, – фитоиндикационные экологические шкалы.

Целью данной работы было описание особенностей условий произрастания нескольких неморальных видов на северной границе их ареала в подзонах средней и частично южной тайги Республики Коми и выделение возможных неблагоприятных факторов с помощью фитоиндикационных экологических шкал.

В настоящее время разработано большое количество различных фитоиндикационных экологических шкал. Их характеристика и область приме-

нения отражены в ряде работ (Раменский и др., 1956; Самойлов, 1973, 1986; Львов, 1979; Львов и др., 1987; Дидух и др., 1991; Дидух, Плюта, 1993, 1994; Прокопьев, 1993; Заугольнова и др., 1995, 1998). Нами были выбраны для работы диапазонные экологические шкалы Д.Н. Цыганова (1983), в которых рассматривается характеристика растений по отношению к 10 экологическим факторам: терморежиму (*Tm*), омброрежиму (*Om*), режиму континентальности (*Kn*), криорежиму (*Cr*), увлажнению почв (*Hd*) и солевому режиму почв (*Tr*) биотопа, кислотности почв (*Rc*), переменности увлажнения почв (*fH*), обеспеченности почв азотом (*Nt*), режиму освещенности–затенения (*Lc*) в сообществе. В этих шкалах приведены экологические амплитуды более 2000 видов растений для подзоны хвойно-широколиственных лесов, включая виды, распространенные и в других растительных зонах.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве модельных видов были выбраны неморальные виды – *Asarum europaeum* (копытень европейский), *Ajuga reptans* (живучка ползучая), *Pulmonaria obscura* (медуница неясная). Исследования проводили на северной границе распространения модельных видов, в бассейне рек Сысола, Вычегда и Летка, в подзонах средней и частично южной тайги Республики Коми. Зональным типом растительности являются среднetaежные леса, главной группой ассоциаций – зеленошночная. Наиболее распространены пихтово-еловые черничники на сильно подзолистых почвах. В центральных частях водоразделов рас-

Таблица 1. Общие и региональные экологические амплитуды модельных видов

Шкала	Размер шкалы, баллы	Общая экологическая амплитуда вида в шкалах Д.Н. Цыганова (1983)			Региональная (в подзоне средней тайги Республики Коми) амплитуда вида		
		живучка ползучая	копытень европейский	медуница неясная	живучка ползучая	копытень европейский	медуница неясная
Термоклиматическая (<i>Tm</i>)	1–17	4–13	6–12	5–12	6.5–7.9	6.8–7.9	7.0–7.8
Континентальность климата (<i>Kn</i>)	1–15	3–13	5–11	4–12	8.5–9.5	8.4–9.5	8.6–9.2
Омброклиматическая (<i>Om</i>)	1–15	5–11	7–9	7–11	7.6–8.8	8.0–8.9	8.3–10.1
Криоклиматическая (<i>Cr</i>)	1–15	6–11	5–10	5–11	5.8–7.4	5.6–7.2	6.1–6.9
Увлажнение почв (<i>Hd</i>)	1–23	11–15	11–15	9–16	11.9–14.6	11.4–14.1	12.0–13.9
Трофность почв (<i>Tr</i>)	1–19	3–9	3–9	3–9	5.1–7.4	4.8–6.9	5.4–6.3
Кислотность почв (<i>Rc</i>)	1–13	1–11	7–11	7–11	5.7–7.8	5.4–7.8	6.1–7.5
Обеспеченность почв азотом (<i>Nt</i>)	1–11	5–9	5–9	5–10	4.9–6.3	4.6–6.2	4.9–6.3
Переменность увлажнения (<i>fH</i>)	1–11	—	—	5–7	4.2–5.7	4.4–5.7	4.5–5.7
Освещенность в сообществах (<i>Lc</i>)	1–9	3–7	4–9	1–9	3.3–5.4	3.8–5.4	4.3–5.2

пространены долгомошные ельники на торфяно-подзолисто-глеевых почвах. Чернично-кисличные, кисличные и кислично-мелкопапоротниковые пихтово-еловые леса связаны с долинами рек, южными склонами. На территории Республики Коми центральной ассоциацией южнотаежных лесов является ассоциация кисличного ельника. Неморальные виды встречаются изредка в южных частях среднетаежной полосы и в травяном покрове южнотаежных лесов.

По приведенным в шкалах Д.Н. Цыганова экологическим амплитудам модельные виды одинаково требовательны к трофности почв и обеспеченности их азотом и отличаются по пределам толерантности в осях других факторов (табл. 1). К таким отличиям можно отнести требования видов к освещенности в сообществах, криорежиму, кислотности почв. Живучка ползучая в отличие от медуницы неясной и копытня европейского может расти на очень кислых почвах, она более чувствительна (на 1 балл) к суровости зимних условий. Копытень европейский по сравнению с другими модельными видами наиболее теневынослив (Горышна, 1979). Медуница неясная обладает широкой амплитудой по отношению к фактору освещенности.

Определение экологических особенностей местообитаний и региональных амплитуд модельных видов проводили на основе анализа геоботанических описаний, сделанных автором по общепринятым методикам, и любезно предоставленных д.б.н. В.А. Мартыненко, к.б.н. С.В. Дегтевой материалов прошлых лет из фитоценоза Института биологии Коми НЦ. Описаны сообщества, в которых было отмечено присутствие живучки ползучей, копытня европейского и медуницы неясной в Летском, Прилузском, Койгородском,

Сысольском и Сыктывдинском районах Республики Коми: это травянистые сосняки; крупнотравные пихтарники; кислично-папоротниковый, бруснично-зеленомошный, приручейный крупнотравный и травянистые ельники; крупнотравные, дубравноразнотравные и вейниковые березняки; дубравноразнотравные, вейниковые, крупнотравные, разнотравные осинники; приручейные таволговые, придорожный и расположенные на заросших просеках, старых дорогах сероольшники. Обилие копытня европейского составляло в этих сообществах один–три балла, живучки ползучей и медуницы неясной – не превышало двух баллов по шкалам Друде. Нами проанализировано 90 геоботанических описаний (44 – с копытнем европейским, 66 – с живучкой ползучей, 33 – с медуницей неясной), включая описания сенокосных и сеянных лугов, вырубки, придорожной насыпи. Такую выборку описаний можно считать достаточной, поскольку в ней представлены различные типы местообитаний модельных видов.

Обработка геоботанических описаний произведена по программе Ecoscale (“Информационно-аналитическая система…”, 1995). Показатель режима каждого фактора вычислен методом средневзвешенной середины интервала по формуле

$$Y = \sum (a_i \times x_i / n),$$

где Y – среднее значение режима фактора среды в баллах, a_i – оценка обилия вида, x_i – среднее значение амплитуды выносливости вида к данному фактору, n – количество видов в описании, по которым имеются сведения.

Для модельных видов были рассчитаны средние показатели факторов для района исследований, по ним дана характеристика биотопов. По ми-

Таблица 2. Характеристика экотопов модельных видов в подзоне средней тайги Республики Коми

Параметры	Шкала									
	<i>Tm</i>	<i>Kn</i>	<i>Om</i>	<i>Cr</i>	<i>Hd</i>	<i>Tr</i>	<i>Rc</i>	<i>Nt</i>	<i>fH</i>	<i>Lc</i>
Живучка ползучая										
<i>x</i>	7.38	8.87	8.40	6.76	13.18	5.90	6.65	5.50	5.05	4.50
<i>m</i>	0.03	0.03	0.03	0.04	0.07	0.06	0.05	0.04	0.04	0.06
<i>CV, %</i>	3.3	2.5	2.7	4.9	4.1	8.6	5.5	5.5	6.2	10.8
Копытень европейский										
<i>x</i>	7.31	8.96	8.46	6.55	13.23	5.66	6.60	5.39	5.11	4.67
<i>m</i>	0.04	0.04	0.03	0.06	0.07	0.06	0.08	0.06	0.05	0.05
<i>CV, %</i>	3.6	2.7	2.0	5.6	3.5	6.7	7.5	6.9	6.2	7.4
Медуница неясная										
<i>x</i>	7.32	8.96	8.55	6.57	13.32	5.71	6.66	5.52	5.06	4.78
<i>m</i>	0.03	0.03	0.05	0.03	0.06	0.03	0.06	0.04	0.05	0.04
<i>CV, %</i>	2.6	1.7	3.5	2.9	2.6	3.2	5.4	4.5	5.1	4.8

Примечание. Статистические параметры: *x* – среднее значение, баллы; *m* – ошибка средней; *CV* – коэффициент вариации, %. Обозначения шкал приведены в табл. 1.

нимимальным и максимальным значениям факторов определены региональные (Самойлов, 1986) экологические амплитуды видов. Последние сравнивали с экологической амплитудой видов в шкалах Д.Н. Цыганова. При этом факторы, близкие к нижней границе экологической амплитуды вида или выходящие за ее пределы, рассматривались как неблагоприятные. При таких значениях факторов коэффициенты удовлетворительности условий среды (Цыганов, 1983) для вида равны 0. Факторы, значения которых приближались к условному оптимуму вида (середина экологической амплитуды по шкалам Д.Н. Цыганова), рассматривали как благоприятные. Значения фактора кислотности почв переведены из балловых значений в физико-химические количественные характеристики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты (табл. 2) позволяют охарактеризовать по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) экологические условия местообитаний живучки ползучей, копытня европейского и медуницы неясной на границе ареала в подзонах средней и частично южной тайги Республики Коми. В нашей работе с помощью экологических шкал Д.Н. Цыганова удалось проанализировать от 72 до 100% видового состава геоботанических описаний, что позволяет дать достаточно объективную экологическую характеристику биотопов.

Местообитания, в которых произрастают модельные виды в районе исследований, характеризуются следующими значениями экологических факторов. Значения климатических факторов

соответствуют бореальной–суббореальной термоzone, материиковому типу континентальности, тип омброрежима близок к субгумидному, криорежим местообитаний соответствует типу умеренных зим. Виды встречаются на слабо кислых и нейтральных почвах ($\text{pH } 5.0\text{--}6.5$, в среднем 5.8), по шкале трофности почвы местообитаний соответствуют типу небогатых, по обеспеченности азотом – типу бедных. Влагообеспеченность местообитаний соответствует влажно-лесолуговому и характеризуется переменно-обеспеченным типом увлажнения. По шкале освещенности–затенения характеристики местообитаний живучки ползучей и копытня европейского соответствуют типу режима светлых лесов (светлохвойные, мелколиственные, сильно расстроенные темнохвойные сообщества).

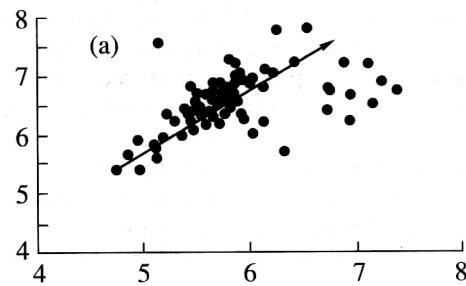
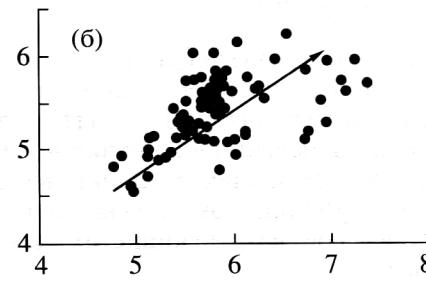
Координация экологических характеристик сообществ в осях факторов кислотности, трофности почв, обеспеченности их азотом и освещенности (см. рисунок) показала, что в смешанных и особенно в мелколиственных лесах, где господствуют *Populus tremula* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Betula pendula* Roth., *Alnus incana* (L.) Moench., почвы содержат больше азота, повышается трофность и снижается кислотность почв. Сравнение экологической характеристики разных типов сообществ с экологической амплитудой видов показало, что в подзоне средней тайги Республики Коми условия именно в этих сообществах наиболее близки к условному экологическому оптимуму модельных видов.

Экологическая амплитуда любого вида в диапазонных шкалах (в том числе и в шкалах Д.Н. Цыганова) складывается из набора его региональ-

ных амплитуд. Региональный отрезок амплитуды вида, как правило, является небольшой частью его общей экологической амплитуды. Уменьшение набора местообитаний, пригодных для нормального роста и развития модельных видов на границе ареала, небольшая площадь исследований (ограниченная подзоной средней тайги) отразились в относительно узких региональных отрезках амплитуд живучки ползучей, копытня европейского и медуницы неясной (см. табл. 1) по сравнению с их полной экологической амплитудой в шкалах Д.Н. Цыганова.

Сравнение полученных нами региональных участков амплитуд модельных видов для подзоны средней тайги Республики Коми с экологическими амплитудами видов, приводимых в шкалах Д.Н. Цыганова (1983) для подзоны хвойно-широколиственных лесов, показало, что значения некоторых из изученных нами факторов близки к нижней границе выносливости вида (а минимальные значения часто выходят за ее пределы). Возможно, что именно эти факторы или их совокупность являются неблагоприятными для развития видов на границе ареала. Из климатических факторов (в целом благоприятных для модельных видов) для живучки ползучей таким фактором является суровость зимнего периода. Анализ почвенных факторов показал, что для всех трех видов средние значения показателей обеспеченности почв азотом близки к нижней границе их толерантности, а для копытня европейского и медуницы неясной в "минимуме" находятся также значения фактора кислотности почвы. Низкая переменность увлажнения местообитаний отмечена для медуницы неясной. Такие факторы, как суровые холодные зимы, конкуренция древостоя и травянистой растительности за элементы питания, и в частности за азот, отмечались ранее в литературе как ограничивающие распространение неморальных видов на север и северо-восток (Горчаковский, 1968; Карпов, 1969; Положий, Крапивкина, 1985). Известна и взаимосвязь факторов кислотности и богатства почвы – меньшая приспособленность неморальных видов к поглощению питательных веществ на кислых почвах, чем таежных кустарничков и трав (Работников, 1979; Ющенкова, 1990).

На северной границе распространения мы наблюдаем незначительное расширение нижнего предела экологической амплитуды копытня европейского по отношению к фактору освещенности в сообществах. В районе исследований копытень обычно встречается в более освещенных сообществах, чем в подзоне хвойно-широколиственных лесов (в хвойно-мелколиственных, мелколиственных сообществах, иногда на лесных лугах и вырубках). Этим сообществам соответствует тип светового режима светлых лесов и полуоткрытых пространств.

Кислотность почв (Rc), баллыОбеспеченность азотом (Nt), баллыОсвещенность в сообществах (Lc), баллы

Координация местообитаний модельных видов в осях факторов трофности, кислотности (а), обеспеченности почв азотом (б) и освещенности в сообществах (в). Стрелкой указано направление изменений от темнохвойных к смешанным и мелколиственным сообществам.

Исходя из полученных региональных амплитуд модельных видов для подзоны средней тайги Республики Коми возможно уточнение их экологических амплитуд в шкалах Д.Н. Цыганова. При включении региональной амплитуды по факторам криорежима (Cr), кислотности почв (Rc) и их обеспеченности азотом (Nt), освещенности в сообществах (Lc) в экологические амплитуды модельных видов (табл. 1) нижние пределы последних сдвигаются: незначительно (на 0.1–0.4 балла) расширяется экологическая амплитуда модельных видов за счет смещения точки минимума в сторону менее обеспеченных азотом почв; небольшое смещение (на 0.2 балла) произойдет для экологической амплитуды живучки ползучей в сторону более суровых зимних условий, для копытня европейского – в сторону более светлых условий произрастания. На 0.5 балла расширится ампли-

туда медуницы неясной по фактору переменности увлажнения, вид переносит более низкую переменность увлажнения, чем указано в шкалах. Наиболее значительное расширение экологической амплитуды произойдет для копытня европейского (1.6 балла) и медуницы неясной (0.9 балла) за счет смещения точки минимума в сторону более кислых почв. Подобное уточнение экологической амплитуды видов имеет значение для точности последующих расчетов по шкалам Д.Н. Цыганова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение метода фитоиндикационных экологических шкал позволило дать экологическую характеристику местообитаний копытня европейского, медуницы неясной и живучки ползучей на границе ареала в подзонах средней и частично южной тайги Республики Коми и выделить сообщества, наиболее соответствующие их экологическим требованиям.

С помощью метода экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) выделены неблагоприятные факторы (и их сочетание) для конкретных видов. Для модельных видов определены общие (недостаток азота) и специфические (для живучки ползучей – криорежим, копытня европейского и медуницы неясной – кислотность почв, медуницы неясной – низкая переменность условий увлажнения в сообществах) неблагоприятные экологические факторы, близкие к “минимуму” экологической амплитуды видов. Отдельные факторы уже отмечались исследователями как ограничивающие распространение неморальных видов на север и северо-восток.

На основании полученных региональных амплитуд модельных видов возможно дополнить и уточнить их экологическую амплитуду в шкалах Д.Н. Цыганова (1983).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. Вып. 59. 208 с.

Горьшина Т.К. Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.

Дидух Я.П., Плюта П.Г. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал увлажнения почвы) // Экология. 1993. № 5. С. 32–40.

Дидух Я.П., Плюта П.Г. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал терморежима и эдафических) // Экология. 1994. № 2. С. 34–43.

Дидух Я.П., Плюта П.Г., Каркущев Г.Н. Опыт фитоиндикации экологических режимов экотопов долины р. Воркслы // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 699–709.

Заугольнова Л.Б., Быховец С.С., Баринов О.Г., Баринова М.А. Верификация балловых оценок местообитания по некоторым параметрам среды // Лесоведение. 1998. № 5. С. 48–58.

Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пущино, 1995. 51 с.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 334 с.

Льзов Ю.А. Болотный процесс как фактор среды обитания человека в Западной Сибири // Особенности естественно-географической среды и исторические процессы в Западной Сибири. Томск, 1979. С. 12–18.

Льзов Ю.А., Шепелева Л.Ф., Лапшина Е.Д. Оценка пойменных лугов по флуктуационной способности растительного покрова // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 599–609.

Мартыненко В.А. Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1441–1444.

Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 158 с.

Прокопьев Е.П. Использование метода стандартных экологических шкал в ландшафтной экологии. Методические указания. Томск, 1993. 29 с.

Работнов Т.А. О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 1. С. 35–42.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 646–655.

Самойлов Ю.И. Экологические шкалы Л.Г. Раменского и аспекты их применения // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 137–147.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.

Юдин Ю.П. Некоторые реликтовые виды растений в Кomi АССР // Изв. Кomi фил. Всесоюз. геогр. общ-ва. 1954. № 2. С. 28–32.

Ющенкова Л.Н. Кислотность почвы как фактор синэкологических ареалов видов кустарничков и трав еловых лесов // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 8. С. 1120–1128.