

УДК 574.21+581.5:581.522:581.524

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ИЛИ ЭКОМОРФЫ А.Л. БЕЛЬГАРДА – СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НА ПРИМЕРЕ ЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРНОЙ СТЕПИ УКРАИНЫ

© Н.Н. Назаренко

Ключевые слова: эколого-ценотические группы; экоморфы; степные лиственные леса.

Проведен сравнительный анализ системы эколого-ценотических групп видов сосудистых растений, разработанной для Зоны широколиственных лесов Европейской части России, и системы экоморф А.Л. Бельгарда, используемой при анализе экосистем Степной зоны Украины. В анализе выделено 8 групп ЭЦГ и 18 ценоморф видов сосудистых растений, проведено их сопоставление и сравнительный экоморфический анализ на примере северо-степных лиственных лесов Украины. Доказано, что система ЭЦГ может применяться для характеристики лесных экосистем Степной зоны. Выявлены недостатки системы ЭЦГ и предложена коррекция эколого-ценотического анализа экосистем совместным использованием ЭЦГ и экоморф А.Л. Бельгарда.

ВВЕДЕНИЕ

Формирование теории эколого-ценотических групп видов растений связано с развитием теории эдификаторов в геоботанике и экологии растений [1]. Выделение этих групп, с одной стороны, отражало экологическое сходство видов, а с другой – совместное произрастание видов в сформированной эдификатором среде. Влияние эдификатора в данном случае обуславливает существование в сообществе экологически сходных видов, которые формируют эдификаторную «свиту». Последняя обычно рассматривается с точки зрения экологической близости и сходного генезиса в результате эволюции растительных сообществ [2–6].

Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) в настоящее время понимаются группы растений, сходные по отношению к совокупности экологических факторов и высокой степенью взаимной сопряженности и приуроченности к местообитаниям определенного типа [1, 4]. При этом существует достаточно большое количество классификаций ЭЦГ как для территории бывшего СССР, так и региональных [4–10].

При экосистемных исследованиях состав ЭЦГ, как правило, определяют экспертно, на основе встречаемости видов в сообществах и местообитаниях различного типа и используют для фитоиндикации режимов экотопов и биотопов, оценки ценотического разнообразия, типологии земель и определения направлений и характера сукцессионной динамики. В качестве базовой принята система ЭЦГ Европейской России, основанная на классификациях А.А. Ниценко [4] и Г.М. Зозулина [3] и приуроченности видов к сообществам и микроместообитаниям, а также аутоэкологии видов [1].

Менее известной является система экоморф А.Л. Бельгарда, разработанная для экологической паспортизации местообитаний Степной зоны Украины [11]. Экоморфы Бельгардом рассматриваются как система адаптаций видов к биоценозу (фитоценозу) в целом и для каждой структурной компоненты экотопа в отдельности. В соответствии с ведущими лимитирую-

щими экологическими факторами степных экосистем выделяются адаптации к трофотопу, гигротопу и климатопу в целом и термическому режиму и режиму освещенности отдельно. Соответственно, рабочая схема экоморф А.Л. Бельгарда включает: 1) климатоморфы как адаптации к определенным климатическим условиям и фактически являющиеся жизненными формами Раункиера; 2) термоморфы как адаптации к термическому режиму; 3) гелиоморфы как адаптации к освещенности, особенно под лесным пологом; 4) трофоморфы как адаптации к эдафическим режимам; 5) гигроморфы как адаптации к режимам гигротопов.

Отдельно Бельгардом выделяется система ценоморф, под которыми понимаются «...приспособления видов к фитоценозу в целом... Среди ценоморф можно различать силванты (лесные виды), степанты (степные виды), пратанты (луговые виды), палюданты (болотные виды), галофиты (виды, связанные с засоленными почвами) и рудеранты (сорные виды)...».

Как и ЭЦГ, экоморфы определяют экспертно, а экоморфический анализ выполняется путем построения по экоморфам экоспектров, в которых указывается доля каждой экоморфы. Такие спектры являются «паспортом» экосистемы и служат для тех же целей, что и ЭЦГ.

Задачей данной работы является сравнительный анализ системы ЭЦГ и экоморф А.Л. Бельгарда на примере лиственных лесов северной Степи Украины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились на территории Днепропетровской и северной части Запорожской области, где представлены типичные природные северо-степные лиственные леса. Описания предварительно были структурированы для парциальных флор байрачных, прибрежных (правых коренных берегов рек), краткопоемных дубрав, березово-осиновых колков, лесов на осолоделых почвах и краткопоемных ольшаников [12].

В работе использовались группы ЭЦГ в соответствии с их определением в Базе данных сосудистой фло-

ры Центральной России [13–14], а для системы экоморф – их определение для флоры сосудистых растений Днепропетровской и Запорожской областей [15]. Отнесение вида к той или иной ЭЦГ или экоморфе производилось на основе экспертно-статистической оценки [12]. Для экоморф в сопряженный анализ включены цено-, трофо-, гигро- и гелиоморфы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе описаний были выделены следующие ЭЦГ: 1) степная (St) – включает виды луговых и настоящих степей; 2) свежелогувая (MFr) – виды влажных лугов; 3) сухо-луговая (MDr) – группа видов суходольных лугов; 4) ксерофильно-дубравная (OX) – группа видов разреженных широколиственных степных (байрачных) лесов; 5) боровая (Pn) – виды сомкнутых сосновых лесов и разреженных (остепненных) сосновых боров; 6) неморальная (Nm) – группа видов сомкнутых широколиственных лесов и их полян и

опушек; 7) нитрофильная (Nt) – виды сомкнутых и разреженных ольшанников; 8) водно-болотная (Wt) – группа видов прибрежно-водной растительности, низинных болот и водных местопроизрастаний. Спектр ЭЦГ исследованных лесов приводится в табл. 1.

Таким образом, степные леса в большинстве случаев характеризуются как сообщества неморального типа с невысокой долей видов других ЭЦГ. Исключение составляют березово-осиновые колки и краткопоемные ольшанники, характеризующиеся сложной ценотической структурой. Сообщества такого типа А.Л. Бельгард характеризовал как амфиценозы [16].

Следует отметить, что виды нитрофильной ЭЦГ, характерной по определению для ольшанников, составляют 17,4 % флоры северо-степных краткопоемных ольшанников. Также ксерофильно-дубравная ЭЦГ, характерная по определению для байрачных дубрав, составляет только 11 % их флоры и встречается и во флорах других северо-степных лесов.

Таблица 1

Спектры ЭЦГ исследованных лиственных лесов, %

ЭЦГ	Дубравы байрачные	Дубравы пристенные	Дубравы краткопоемные	Березово-осиновые колки	Леса на осолоделых почвах	Ольшанники краткопоемные	Лиственные леса в целом
St	2,7				4,8		1,9
MFr	2,7	6,6	5,7	33,3	14,3		17,3
MDr	12,3	13,1	1,9	2,8	9,5		9,6
OX	11,0	9,8	3,8	5,6			7,7
Pn				9,7	4,8		5,1
Nm	69,9	67,2	79,2	31,9	66,7	52,2	42,3
Nt		1,6	1,9			17,4	3,8
Wt	1,4	1,6	7,5	16,7		30,4	12,2

Таблица 2

Спектры ценоморф исследованных лиственных лесов, %

Ценоморфа	Дубравы байрачные	Дубравы пристенные	Дубравы краткопоемные	Березово-осиновые колки	Леса на осолоделых почвах	Ольшанники краткопоемные	Лиственные леса в целом
HalPr, PrHal				2,8			1,3
Pr				2,8			1,3
RuPr				5,6			2,6
SilPr	1,4	3,3	5,7	5,6			3,2
Pal	1,4					21,7	3,2
SilPal				2,8		8,7	2,6
PrPal			3,8	8,3		8,7	5,1
PrPs				2,8	4,8		1,3
Ps				2,8			1,3
PsSt, StPs				5,6			2,6
Ru	5,5	8,2	7,5	18,1	28,6		12,8
SilRu		1,6				4,3	1,3
StRu				1,4	9,5		1,9
Sil	64,4	67,2	67,9	31,9	33,3	47,8	40,4
RuSil	9,6	9,8	11,3	1,4	19,0	8,7	5,1
StSil	4,1						1,9
SilSt	13,7	8,2	1,9	1,4			7,7
PrSt, StPr		1,6	1,9	6,9	4,8		4,5

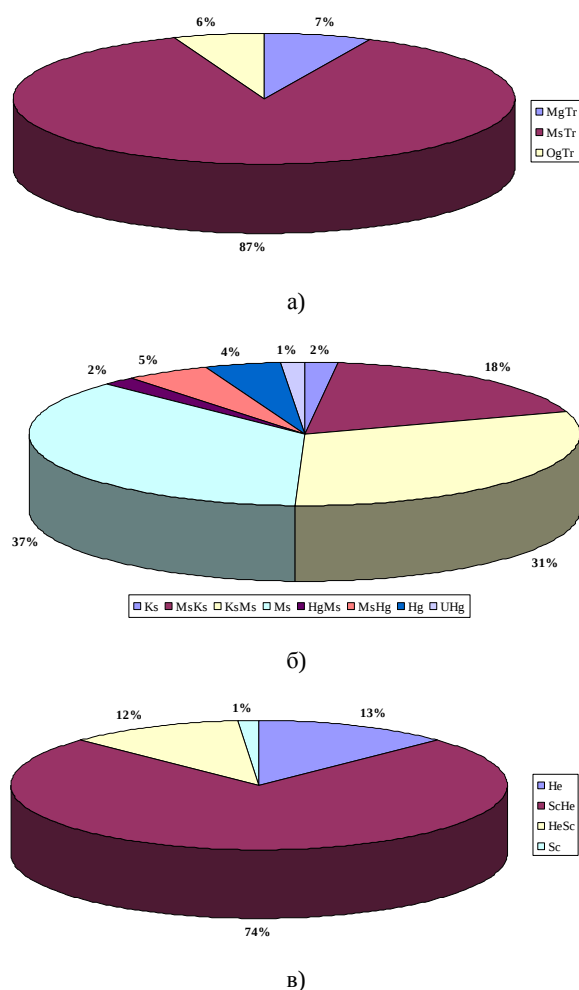


Рис. 1. Спектры экоморф естественных степных лиственных лесов: а – трофоморфы (MgTr – мегатрофы, MsTr – мезотрофы, OgTr – олиготрофы); б – гигроморфы (Ks – ксерофиты, Ms – мезофиты, Hg – гигрофиты, UHg – ультрагигрофиты, сочетания символов дает переходные формы гигроморф); в – гелиоморфы (He – гелиофиты (осветленных участков), Sc – сциофиты (тенелюбы))

При анализе ценоморф были выделены следующие группы (табл. 2): 1) луговых галофитов (HalPr, PrHal); 2) болотная (Pal); 3) лесо-болотная (SilPal); 4) луго-болотная (PrPal); 5) луговая (Pr); 6) лугово-псаммофитная (PrPs); 7) псаммофитная (Ps); 8) степных псаммофитов (PsSt, StPs); 9) сорная, рудеральная (Ru); 10) сорно-луговая (RuPr); 11) сорно-лесная (RuSil); 12) лесная, силвантная (Sil); 13) лесо-луговая (SilPr); 14) лесо-сорная (SilRu); 15) лесостепная (SilSt); 16) лугово-степная (PrSt, StPr); 17) степо-сорная (StRu); 18) степо-лесная. Объединение некоторых близких ценоморф в одну группу связано с тем, что одна из них представлена одним видом и ценоморфы характеризуются близкими параметрами экологических факторов [12].

Прежде всего, следует отметить выделение рудеральных ценоморф, которые позволяют оценить степень нарушенности исследуемых сообществ. Также в случае ценоморфического анализа амфиценоотический характер исследованных лесных экосистем виден наиболее отчетливо.

Так, естественные дубравы характеризуются как экосистемы силвантного типа с участием переходных между лесными и степными ценоморфами. Пристенные леса сходны с байрачными, однако характеризуются более высокой нарушенностью (доля рудеральных ценоморф выше) и меньшим участием переходных степных видов. Для краткопоемных дубрав отмечается более высокая доля луговых и лугово-болотных видов. Амфиценоотичность данных сообществ наименьшая, а наличие нелесных ценоморф связано с полянами и опушками лесных массивов.

В качестве амфиценозов выделяются краткопоемные ольшаники и наиболее сильно – леса на осолоделых почвах и березово-осиновые колки. Ольшаники характеризуются как болотно-лесные сообщества, леса на осолоделых почвах – как пионерные лесные сообщества с наивысшей долей рудеральной ксипоненты, наконец, колковые экосистемы – лугово-болотно-лесные с элементами степны и псаммофильных видов. В последнем случае характер амфиценоотичности связан с условиями формирования колков – котловинные понижения в условиях сосновых лесных первых песчаных надпойменных террас рек, с резкой сезонной динамикой увлажнения.

Спектры экоморф А.Л. Бельгарда (рис. 1) определяют исследованные леса как мезотрофные, ксеромезофильные и мезофильные с полуосветленной экологической структурой.

Сопоставление системы ЭЦГ и экоморф для исследованных естественных лиственных северо-степных лесов Украины представлено в табл. 3–4. Полученные результаты позволяют характеризовать выделенные ЭЦГ для северо-степных лесов следующим образом:

1) степная (St) – характеризуется как преимущественно лесостепная и, частично, лугово-степная, мезотрофная, преимущественно мезоксерофильная, характерная преимущественно для полуосветленных участков; в целом, для степных лесов определяется как группа видов опушек леса, переходных к степным сообществам;

2) свежелогувая (MFr) – преимущественно рудеральная и сорно-луговая, преимущественно мезотрофная с примесью мегатрофов, преимущественно ксеромезофильная, характерна для осветленных и полуосветленных участков; в целом, для степных лесов определяется как группа видов нарушенных лесных местообитаний;

3) сухо-луговая (MDr) – преимущественно лесостепная с примесью рудеральных и силвантных видов, преимущественно мезотрофная с примесью олиготрофов и мезоксерофильная с примесью ксерофитов, характерна для полуосветленных участков; в целом, для степных лесов определяется как группа экотонных опушечных видов и небольших «окон» в лесном пологом;

4) ксерофильно-дубравная (OX) – преимущественно силвантная и частично степо-лесная группа, мезотрофная с примесью олиготрофов, преимущественно ксеромезофильная, характерна для полуосветленных участков; в целом, для степных лесов определяется как группа видов чернокленовых дубрав с куртинным строением древостоя;

5) боровая (Pn) – псаммофильная и степо-рудеральная с примесью лесо-луговых и лесо-болотных видов, олиготрофно-мезотрофная, ксерофильно-ксеромезофильная, характерна для осветленных и полуосветленных участков; в целом, для степных лесов определяется как группа видов сосновых боров;

Таблица 3

Сопоставление ценоморф и ЭЦГ исследованных лиственных лесов, %

Ценоморфа	St	MFr	MDr	OX	Pn	Nm	Nt	Wt
HalPr, PrHal		3,7						5,3
Pr		3,7						5,3
RuPr		14,8						
SilPr		7,4			12,5	1,5		5,3
Pal							33,3	15,8
SilPal					12,5		16,7	10,5
PrPal								42,1
PrPs		3,7						5,3
Ps		3,7			12,5			
PsSt, StPs		3,7			37,5			
Ru		44,4	20,0			6,1		5,3
SilRu							33,3	
StRu			6,7		25,0			
Sil			13,3	66,7		77,3	16,7	5,3
RuSil						12,1		
StSil				33,3		1,5		
SilSt	66,7		53,3					
PrSt, StPr	33,3	14,8	6,7			1,5		

Таблица 4

Сопоставление экоморф и ЭЦГ исследованных лиственных лесов, %

ЭЦГ	Трофоморфа			Гигроморфа								Гелиоморфа			
	OgTr	MsTr	MgTr	Ks	MsKs	KsMs	Ms	HgMs	MsHg	Hg	UNg	He	ScHe	HeSc	Sc
St		100,0			66,7	33,3						33,3	66,7		
MFr		88,9	11,1		7,4	77,8	3,7	3,7	3,7	3,7		40,7	59,3		
MDr	6,7	93,3		6,7	86,7		6,7						100,0		
OX	8,3	91,7			33,3	66,7							100,0		
Pn	37,5	62,5		25,0	25,0	50,0						12,5	87,5		
Nm	3,0	90,9	6,1		10,6	10,6	78,8						75,8	21,2	3,0
Nt		100,0					50,0			16,7	33,3		83,3	16,7	
Wt		100,0				10,5	5,3	10,5	47,4	26,3		47,4	52,6		

6) неморальная (Nm) – силвантная группа с примесью рудерантов, мезотрофная, мезофильная, характерная для полуосветленных, полутеневых и теневых участков; для степных лесов определяется как группа видов широколиственных лесов;

7) нитрофильная (Nt) – неоднородная группа преимущественно болотных, а также лесо-болотных, сорно-лесных и лесных видов, мезотрофная, неоднородная по увлажнению (равно мезофильная и гигрофильная), характерна для полуосветленных и полутеневых участков; для степных лесов определяется как группа видов сырых и мокрых ольшанников;

8) водно-болотная (Wt) – группа болотных ценоморф, преимущественно лугово-болотная, мезотрофная, неоднородная по увлажнению, но преимущественно мезогигрофильная и гигрофильная, характерна в равной степени для полуосветленных и осветленных участков; для степных лесов определяется как группа видов лесных полян в условиях избыточного переменного увлажнения.

ВЫВОДЫ

Определенные для лесов европейской территории России эколого-ценотические группы могут быть использованы для корректного анализа флор степных лиственных лесов. Недостатком системы ЭЦГ является отсутствие групп рудеральных видов, выделение которых необходимо для анализа степени нарушенности экосистем естественных лесов.

Использование экоморф вообще и, в частности, ценоморф рекомендуется, прежде всего, для определения степени амфиценотичности лесных экосистем и характера и направления развития формирующихся и сформированных амфиценозов, следовательно, сукцессионных изменений лесных экосистем.

Для ЭЦГ необходима коррекция их определения, применительно к региональным географическим условиям объекта. Приемлемые результаты такой коррекции достигаются при совместном использовании системы ЭЦГ и экоморф А.Л. Бельгарда.

ЛИТЕРАТУРА

1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
2. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности // Ботанический журнал. 1970. Т. 55. № 1. С. 23-33.
3. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Ботанический журнал. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081-1092.
4. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002-1013.
5. Цыганов Д.Н. Экоморфы и экологические свиты // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 128-139.
6. Цыганов Д.Н. Системы экоморф и индикация экологических режимов местообитаний // Экология. 1975. № 6. С. 15-21.
7. Василевич В.И. Сероольшаники Европейской России // Ботанический журнал. 1998. Т. 83. № 8. С. 28-42.
8. Каразия С. Фитоцено-экологические группы растений лесов Литовской ССР // Труды Литовского НИИ лесного хозяйства. 1977. Т. 17. С. 3-10.
9. Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 153 с.
10. Сабуров Д.Н. Опыт классификации луговой растительности Центральной России по эколого-ценотическим группам // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1984. Т. 89. Вып. 1. С. 72-81.
11. Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР. Киев: КГУ, 1950. 263 с.
12. Назаренко Н.М., Стадник А.П. Листяні ліси північно-степового Придніпров'я (екологія, типологія фіторізноманіття). Корсунь-Шевченківський: ФОП Майдаченко І. С., 2011. 376 с.
13. Флора сосудистых растений Центральной России: база данных. URL: <http://www.jcbi.ru/eco1/index.shtml>. Загл. с экрана.
14. Расширенная система эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для бореальной, гемибореальной и умеренной лесных зон Европейской России: база данных. URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>. Загл. с экрана.
15. Тарасов В.В. Флора Дніпропетровської та запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів. Дніпропетровськ: ДНУ, 2005. 276 с.
16. Бельгард А.Л. Об амфиценозах // Научные записки Днепропетровского государственного университета. Днепропетровск: ДГУ, 1948. С. 87-89.

Поступила в редакцию 14 октября 2013 г.

Nazarenko N.N. ECOLOGICAL-COENOTICAL GROUPS OF A.L. BELGARD'S ECOMORPHS – COMPARATIVE ANALYSIS BY EXAMPLE OF NORTHERN-STEPPE OF UKRAINE DECIDUOUS FORESTS.

The comparative analysis of ecological-coenotical Groups (ECG) vascular plants system, developed for deciduous forests zone of European Russia, and A.L. Belgard's ecomorphs system, applied for ecosystems of Steppe Zone of Ukraine analysis, are completed. The 8 ECG and 18 ecomorphs of vascular plants has been marked out and their comparison and ecomorphic analysis are realized by example of northern-steppe of Ukraine deciduous forests. It is provided that ECG system can be used for forest ecosystems description. The limitations of ECG system have been detected and correction ecosystems ecological-coenotical analysis is proposed by combined ECG and A.L. Belgard's ecomorphs using.

Key words: ecological-coenotical groups; ecomorphs; steppe deciduous forests.