

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ (ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ) ГРУППЫ ВИДОВ И МОДЕЛИРОВАНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

Смирнов В. Э.

Институт математических проблем биологии РАН, г. Пушкино, Россия.
vsmirnov@issp.psn.ru

Задачи выделения групп (типов) растений, так или иначе связанных с их функциональной ролью в экосистеме, имеют давнюю историю в экологии. По современным представлениям функциональный тип растений (ФТР) определяется как группа растений, образованная без учета их филогенетических связей, но с учетом сходства свойств видов и/или сходства их отношений к определенным внешним условиям, например, абиотическим факторам среды или степени нарушенности местообитаний. При этом различают функциональные группы отклика (functional response groups) и функциональные группы эффекта (functional effect groups). Для формирования первых важен отклик видов на изменение экосистемных параметров, а для формирования вторых важна степень воздействия видов на экосистему (например, через продукцию биомассы или скорость разложения опада).

В большинстве случаев, однако, трудно разграничить отклик видов от их воздействия. Например, выпас зависит от структуры растительности и в то же самое время селективно удаляет биомассу – соответственно, можно разделить виды на ФТР по такому критерию, как влияние на интенсивность выпаса (некоторые растения поедаются лучше, некоторые – хуже), но сам выпас приводит к изменениям в растительном покрове (увеличивается «вес» ФТР, состоящих из видов, более устойчивых к поеданию животными). Кроме того, хотя растения, принадлежащие к разным ФТР, действительно могут играть разную роль в экосистемах, именно отклик видов на средовую вариацию, а не их экосистемные функции, формирует основу для большинства функциональных классификаций.

В отечественной геоботанике популярна концепция эколого-ценотических групп (ЭЦГ), которые более всего соответствует функциональным группам отклика, поскольку ЭЦГ видов формируются по принципу сходства экологических и ценотических условий, в которых они произрастают. Обзор представлений об ЭЦГ в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы выполнен О.В. Смирновой с соавторами (2004). ЭЦГ сосудистых растений восточноевропейских лесов можно рассматривать как один из вариантов функциональных

групп видов, поскольку последовательные смены в их доминировании маркируют основные этапы пирогенных, послерубочных и послепахотных сукцессий. Функциональная роль ЭЦГ, последовательно доминирующих в напочвенном покрове сообществ разных сукцессионных стадий, состоит в том, что виды каждой группы, концентрируя в опаде те или иные элементы питания и меняя кислотный режим почв, обеспечивают возможность успешного приживания и развития сменяющих группы видов, вплоть до достижения климаксового состояния, при котором питательный режим биоты принципиально не меняется (см., например, Лукина, Никонов, 1998).

И ФТР, и ЭЦГ являются обобщенным, генерализованным описанием растительности, что делает их удобным инструментом при моделировании динамики экосистем, в т.ч. и с учетом разного рода воздействий (нарушений). ФТР, например, используются при построении моделей, связанных с воздействием пожаров на растительный покров, при моделировании динамики ландшафтной структуры, островных экосистем, эффектов вырубок леса, моделировании различных режимов землепользования, лесопользования, выпаса и др. Также ФТР используются для оценки различных аспектов биоразнообразия – инвазии нежелательных видов, моделировании оценки влияния опада на биоразнообразие и др. Применение ЭЦГ, в свою очередь, связано с такими задачами, как оценки экосистемного и структурного разнообразия растительного покрова по геоботаническим и лесотаксационным данным, при анализе сукцессионного статуса и типизации растительных сообществ, для моделирования и прогноза динамики растительности. Такая широта применения ФТР и ЭЦГ обусловлена прежде всего тем, что они позволяют представить растительность данной территории в виде небольшого числа групп вместо десятков и сотен видов, что существенно упрощает решение задач, в которых требуется рассмотрение общих структурно-функциональных черт растительного покрова.

Основная проблема в практическом применении концепции ФТР заключается в отборе свойств растений, релевантных для выделения определенных ФТР, и в выборе подходящих методов для проведения функциональной классификации. Опубликованные подходы к функциональному описанию растительности включают как дедуктивные методы, когда функциональные группы определяются в соответствии с личным опытом исследователя и аутоэкологической информацией, так и индуктивные, количественно анализирующие полевые данные или результаты полевых экспериментов, причем индуктивные подходы преобладают (обзор методов см. Смирнов, 2007). ЭЦГ традиционно выделяют экспертным путем (т.е., «дедуктивно»). Это обстоятельство ограничивает возможности

их применения, поскольку ЭЦГ, выделяемые разными авторами для одной и той же территории, не всегда хорошо согласуются, результаты невоспроизводимы другими исследователями, само понятие ЭЦГ трактуется весьма широко. С другой стороны, богатый опыт российской геоботанической науки позволяет не подбирать наиболее существенные свойства видов и не выделять далее ЭЦГ на их основе (с привлечением информации по сообществам), по аналогии с ФТР, а уточнять и развивать уже существующие и хорошо себя зарекомендовавшие эколого-ценотические классификации видов, созданные на прочном теоретическом фундаменте. Поэтому для получения ЭЦГ возможна иная постановка задачи: не формальное разделение групп видов на основе их экологических и ценотических свойств (задаваемых чаще всего просто геоботаническими описаниями), а уточнение и анализ группировок видов, предложенных экспертами *a priori*.

Для разделения на ЭЦГ набора видов, по экологии и биологии которых накоплен большой объем знаний, не всегда формализуемых в числовом виде, нами предложен экспертно-статистический подход (Смирнов и др., 2006). В его основе лежит первоначальное разделение видов на группы экспертами с последующей проверкой и уточнением этого разделения с помощью статистических методов. В результате положение каждого вида в получаемой системе ЭЦГ согласуется как с известной о нем информацией (экспертной, биологической, экологической), так и с выводами статистического анализа. Такой подход был применен для построения ряда систем ЭЦГ сосудистых растений Европейской части России, прежде всего, базовой системы ЭЦГ из семи групп, выделенных О.В. Смирновой совместно с Л.Б. Заугольной и О.И. Евстигнеевым на основе ЭЦГ А.А. Ниценко и исторических свит Г.М. Зозулина. В окончательном виде базовая система образована следующими ЭЦГ: 1) бореальная, включающая виды темнохвойных (еловых и елово-пихтовых) лесов; 2) неморальная, включающая виды широколиственных лесов и дубрав; 3) нитрофильная, включающая виды черноольшаников; 4) боровая, образованная видами сосновых лесов; 5) лугово-степная, включающая виды лугов, степей и лесных опушек; 6) водно-болотная, образованная видами прибрежно-водных и внутриводных местообитаний, низинных болот; 7) олиготрофная, образованная растениями верховых (олиготрофных) болот.

Анализ семи базовых ЭЦГ выявил их различия в отношении к ведущим средовым факторам, что с учетом высокой ценотической приуроченности групп позволило применить эколого-ценотический подход для моделирования динамики напочвенного покрова лесных экосистем (Ханина и др., 2006). Для этого было предложено characterize

вать напочвенный покров через доминирующую ЭЦГ, а динамику напочвенного покрова – изменение доминирующей группы – задавать в зависимости от изменения параметров древостоя и экологических характеристик местообитания.

Данный подход был реализован в системе имитационных моделей EFIMOD (Komarov et al., 2003), разработанной для анализа сопряженного описания динамики почвы и растительности в лесных экосистемах. Динамика напочвенного покрова в EFIMOD оценивается путем модификации доминирующих ЭЦГ по результатам моделирования видовой и возрастной динамики древостоев, количества валежа, почвенного богатства (общее содержание гумуса и азота). Модификации доминирующих ЭЦГ осуществляется путем применения экспертных правил, сформулированных на основе анализа данных экспериментальных исследований – компьютерных и лабораторных экспериментов, полевых наблюдений. Общий результат прогноза сопряженной динамики древостоев, почвы, типов леса и оценок биоразнообразия, основанный на эколого-ценотических группах сосудистых растений, вполне согласуется с теоретическими представлениями и натурными наблюдениями как сукцессионной динамики лесных экосистем, так и последствий лесохозяйственных воздействий.

ЛИТЕРАТУРА

Лукина Н.В., Никонов В.В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1998. 316 с.

Смирнов В.Э. Функциональная классификация растений методами многомерной статистики // Математическая биология и биоинформатика. 2007. Т. 2. № 1. С. 1—17 ([http://www.matbio.org/downloads/Smirnov2007\(2_1\).pdf](http://www.matbio.org/downloads/Smirnov2007(2_1).pdf)).

Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая. 2006. Т. 111. № 1. С. 27–49.

Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность). М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 165–175.

Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Комаров А.С., Михайлов А.В., Быховец С.С., Лукьянов А.М. Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова // Лесоведение. 2006. № 1. С. 70–80.

Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Vykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. № 2–3. V. 170. P. 373–392.