

БОТАНИКА

УДК 581.52 (571.66)

ВЛИЯНИЕ ВУЛКАНИЧЕСКИХ ПЕПЛОПАДОВ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСАХ КЛЮЧЕВСКОЙ ГРУППЫ ВУЛКАНОВ (КАМЧАТКА)*

Т.Л. Некрасов, А.П. Кораблёв

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

Изучено влияние вулканических пеплопадов на альфа-, бета- и гамма-разнообразие сосудистых растений в лиственничных лесах в окрестностях вулканов Плоский Толбачик и Ушковский (Центральная Камчатка). Под воздействием пеплопадов альфа-разнообразие в лесных сообществах снижается, в то время как увеличивается бета- и гамма-разнообразие. Нарушение приводит к снижению общего проективного покрытия сосудистых растений и увеличению обилия лишайников и мхов. В лиственничных лесах, подверженных интенсивным пеплопадам, редки виды мезофитного разнотравья и некоторых зеленых мхов, по сравнению с ненарушенными лесами; более распространены виды пионерных мхов и лишайников.

Ключевые слова: видовое разнообразие, первичная сукцессия, растительные сообщества, вулканизм, Камчатка.

DOI: 10.26456/vtbio120

Введение. Лиственничные леса произрастают на Камчатке в пределах Центральной Камчатской депрессии и являются здесь наиболее распространенной формацией в лесном высотном поясе (до 1000 м над у.м.). Известно, что вулканические извержения нарушают растительный покров и изменяют структуру сообществ (Манько, Сидельников, 1989). Существует большое число исследований, посвященных влиянию различных нарушений на видовое разнообразие растений, однако до настоящего времени изменение видового разнообразия под воздействием вулканических извержений и, в частности пеплопадов, не рассматривали. В данном исследовании мы постарались выяснить, как мощные вулканические пеплопады влияют на видовое разнообразие сосудистых растений в лесных сообществах на

* Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 17-04-01754). Исследования частично выполнены на базе ресурсного центра «Обсерватория экологической безопасности» (СПбГУ).

территории, подвергшейся пеплопаду в 1975 г. В пределах трех типов местообитаний, различающихся по степени нарушения, мы рассмотрели варьирование видового разнообразия на трех уровнях: альфа-, т.е. видовое разнообразие в пределах пробной площади (20x20 м); бета-, разнообразие сообществ в пределах отдельного типа местообитания; гамма-разнообразие – видовое разнообразие в пределах типа местообитания. Мы также проанализировали проективное покрытие разных ярусов и видовой состав сообществ.

Согласно гипотезе умеренного нарушения (Connell, 1978), отношение видового разнообразия к степени нарушения можно описать в виде выпуклой кривой, достигающей пика при средних уровнях нарушения. Гипотеза построена на предположении, что умеренные нарушения препятствуют развитию конкурентно сильных видов и вытеснению ими других видов из сообщества. Так проявляется компромисс между способностью видов к конкуренции и их способностью выдерживать нарушения. Мы предположили, что наибольшим разнообразием сосудистых растений будут обладать лиственничные леса, подвергшиеся умеренному влиянию пеплопада.

Методика. Геоботанические описания были выполнены в лиственничных сообществах в двух модельных районах в Центральной Камчатке: 1) импактный район – плато Толбачинский дол, на котором в течение последних 2500 лет были мощные пеплопады, последний из них 44 года назад (Большое..., 1984); 2) фоновый район – плато Ушковский дол, на котором крупных извержений не происходило около 8000 лет. Оба плато характеризуются сходными орографическими и климатическими условиями и располагаются на расстоянии 30 км друг от друга. Плато Толбачинский дол образовано лавовыми потоками и пеплово-шлаковыми отложениями преимущественно голоценового возраста; распространены слабо развитые слоисто-пепловые почвы с прослойками пеплов и захороненными гумусовыми горизонтами (Захарихина, Литвиненко, 2011). Ушковский дол характеризуется более развитым почвенным профилем, в лиственничных лесах распространены слоисто-пепловые почвы с прослойками многочисленных пепловых горизонтов. Климат умеренно-континентальный; годовая сумма осадков 700 мм. На 700 м над ур. моря среднемесячная температура июля составляет 13,8°C, января –22,6°C.

Для анализа мы отобрали наиболее распространенные лиственничные сообщества: кустарниково-разнотравные, голубичные и беднотравные. Проанализировано 61 геоботаническое описание в импактном и 23 в фоновом районах (BG), выполненных в сходных орографических условиях на высотах 400–900 м над ур. моря. Мы оценили параметры альфа-, бета- и гамма-разнообразия сосудистых растений в лиственничных сообществах в разных типах местообитаний.

Из анализа видового разнообразия были исключены мохообразные и лишайники в виду неоднородной степени выявления их видового состава. Однако обилие по общему проективному покрытию (ОПП) этих групп организмов нами были рассмотрены.

В импактном районе мы отдельно выделили сильно- (SD) и слабо нарушенные (WD) сообщества. SD характеризуются большей мощностью слоя тефры 1975 г. (30–42 см), большой долей погибших деревьев лиственницы (более 50 %), почти полным уничтожением живого напочвенного покрова. WD имеют меньший слой тефры, 20–30 см, усохло менее 30 % деревьев, живой напочвенный покров из типичных лесных видов существенно восстановился, но характерно участие и ранне-сукцессионных видов. То есть WD могут быть рассмотрены в качестве местообитаний с умеренным нарушением растительности.

Количественный анализ выполняли в среде статистического программирования R (R Core Team, 2019). Альфа-разнообразие оценивали тремя мерами разнообразия – числами Хилла (Hill, 1973; Chao et al., 2014): 1) число видов; 2) экспонента индекса Шеннона, 3) обратный индекс Симпсона. Эти числа находятся по одной общей формуле:

$${}^q D = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)},$$

где q – параметр, определяющий конкретное число Хилла, S – число видов в выборке, p_i – относительное обилие или относительная частота (для данных по присутствию/отсутствию) вида i . Меняется значение только одного параметра – q . Его значения 0, 1, 2 соответствуют числам Хилла 1 – 3. Параметр определяет чувствительность чисел Хилла к относительному обилию или встречаемости видов: при $q = 0$ мера разнообразия (просто видовое богатство) максимально чувствительна малообильным (редким) видам, при $q = 2$ – к доминантам (часто встречающимся). При расчетах альфа-разнообразия мы использовали данные по обилию видов, в расчете гамма-разнообразия участвовали данные по встречаемости видов. Другое название чисел Хилла – эффективные числа видов (Смирнов и др., 2014). Проверку на значимость различий средних между группами осуществляли с помощью пермутационного t-теста для независимых наблюдений (функция $t.perm()$, автор P. Legendre).

Бета-разнообразие оценено на основании расстояния Сьеренсена-Чекановского (Брея-Кертиса) в двух вариантах: а) по данным обилия видов без учета древесного яруса (метод трансформации по Anderson (2006), основание логарифма 2); б) на основании данных только по присутствию-отсутствию видов.

Для выявления экологических градиентов выполняли непрямую

ординацию геоботанических описаний методом неметрического многомерного шкалирования (Nonmetric Multidimensional Scaling – NMS) в пакете VEGAN. Величина стресса составила 0,16. Корреляции распределения сообществ в ординационном пространстве с характеристиками местообитаний рассчитывали с помощью функции подбора линейных векторов (функция *envfit()*).

Оценку гамма-разнообразия осуществляли по уровню полноты описаний ("completeness"). Количественная мера полноты – покрытие выборки ("sample coverage"). С помощью пакета iNEXT для среды R построен ряд кумулятивных кривых с вычислением 95% доверительных интервалов на основе бутстрэпа (1000 сэмплов), неперекрывающиеся области которых могут служить приблизительным статистическим критерием различий в гамма-разнообразии. Для каждого варианта сравнения строили три группы кривых, для трех мер разнообразия – чисел Хилла (Hill, 1973; Chao et al., 2014).

Для выявления видов, специфичных для выделенных стадий развития растительности, использовали анализ индикаторных видов (Indicator Species Analysis, ISA, De Cáceres, Legendre, 2009), выполненный с помощью пакета INDICESPECIES.

Результаты и обсуждение. Необходимо отметить, что пеплопад был в 1975 г. и к настоящему времени структура нарушенных сообществ несколько изменилась: существенно восстановились умеренно нарушенные фитоценозы и произошло расселение видов с прилегающих территорий, в том числе из горно-тундрового пояса (Растительный..., 2014). Число видов на единицу площади (400 м²) в лиственничниках в фоновом районе составляет в среднем 32, что на 59 % выше, чем в среднем в импактном районе в настоящее время (Таблица 1). Все параметры альфа-разнообразия сосудистых растений и жизненных форм трав и кустарничков (число видов, экспонента индекса Шеннона и обратный индекс Симпсона) значимо (при $p \leq 0,05$) различаются между типами местообитаний; в фоновом районе они существенно выше. По указанным величинам проявляется градиент увеличения нарушения от BG к SD. По общему количеству сосудистых растений и трав, в частности, WD ближе к SD. Однако по количеству кустарничков WD и BG имеют более близкие значения. То есть травы, как раннесукцессионная жизненная форма, способны быстрее освоить нарушенные территории и меньше реагируют на стресс, чем кустарнички (Whittaker, 1993). В настоящее время стресс проявляется в SD в виде физического нарушения растений подвижным грунтом и низких концентраций питательных веществ. Число видов кустарничков в SD существенно меньше, а значение обратного индекса Симпсона показывает, что доминанты среди кустарничков отсутствуют. То есть гипотеза умеренного нарушения на уровне альфа-разнообразия не

подтвердилась: параметры разнообразия в WD имеют транзитные значения.

ОПП ярусов растительности также отражает градиент нарушения, однако реакция растительности разнонаправленна: с увеличением степени нарушения ОПП сосудистых растений уменьшается, тогда как мохообразных и лишайников увеличивается (Таблица 2). Средние значения сомкнутости древесного и кустарникового ярусов в WD и BG относительно близки и значимо не различаются. Различия в травяно-кустарничковом ярусе больше и являются значимыми, однако ОПП в WD и BG также более сходны между собой. ОПП мохово-лишайникового яруса в импактном районе в целом выше чем в фоновом. Обилие мохообразных в нарушенных местообитаниях различается слабо, но оно существенно выше, чем в BG. При этом SD выделяются большим ОПП лишайникового яруса, значения которого на порядок превосходят WD.

Анализ бета-разнообразия показал, что наиболее стабильными по видовому составу и соотношениям видов являются сообщества BG (рис 1), то есть они наименее разнообразны. Фитоценозы импактной территории более сходны между собой; наибольшим разнообразием отличаются сообщества SD. Причем без учета проективного покрытия видов сходство между ними увеличивается, то есть сообщества нарушенных местообитаний больше различает соотношение видов, а не их состав. Также это свидетельствует о том, что соотношение видов в сообществах SD менее постоянно, чем в WD и BG. Это заключение соответствует предположению проверяемой нами гипотезы: при нарушении конкуренция в сообществе ослаблена, что способствует сосуществованию различных видов, в том числе поздне- и ранне-сукцессионных. Однако на уровне бета-разнообразия гипотеза не подтвердилась.

Для оценки бета-разнообразия и его связи с градиентами среды и характеристиками растительности мы выполнили NMS ординацию (рис. 2). Ведущим фактором, определяющим структуру сообществ, является мощность тефры (коэффициент детерминации $R^2=0,67$). Он проявляется вдоль первой оси (объясняет 72,8 % дисперсии) и отражает градиент нарушения. Вторая ось (11,2 % дисперсии) слабо связана с видовым богатством древесного яруса. Полигоны SD и WD на диаграмме частично перекрываются и в целом сообщества импактного района представляют собой цельное облако с постепенным переходом от сильно- к слабо нарушенным фитоценозам. В тоже время, лишайничники фоновой территории образуют отдельную и достаточно плотную группу. В ряду увеличения степени вулканического нарушения возрастает мощность тефры, уменьшается общее количество видов сосудистых растений ($R^2=0,65$), в том числе видовое

богатство трав ($R^2=0,58$) и кустарничков ($R^2=0,53$). Противоположную связь со степенью нарушения имеют ОПП мохообразных ($R^2=0,12$) и лишайников ($R^2=0,32$), которые заняли свободные от растительности участки голого грунта (тефры) и сформировали плотные синузидии на месте стабилизировавшегося грунта.

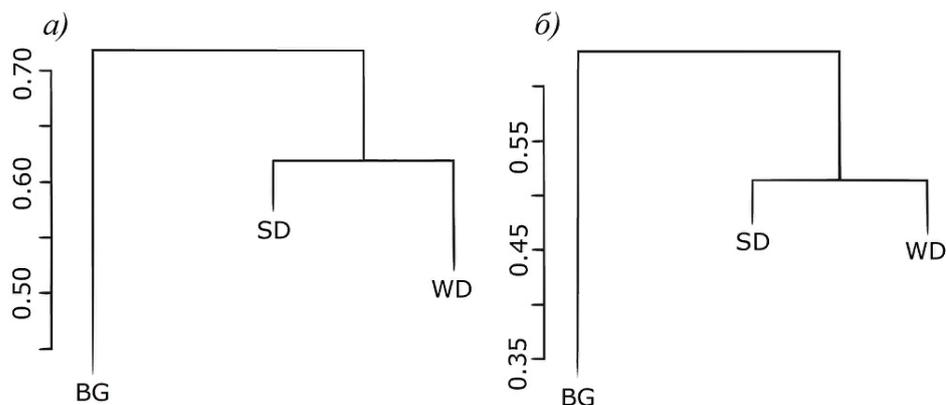


Рис. 1. Среднее расстояние Брея-Кертиса между типами местообитаний: а) с учетом и б) без учета проективного покрытия видов

Экстраполированные величины гамма-разнообразия (числа видов) в импактном районе выше, чем в фоновом (Таблица 3). Это связано с присутствием большого числа видов, поселившихся здесь из прилегающих местообитаний в результате высвобождения экологических ниш. Однако количество постоянных элементов фитоценозов (обратный индекс Симпсона) в сукцессионно зрелой растительности фонового района значительно превышает таковое в импактном. Это говорит о том, что при общем большом числе видов в нарушенных местообитаниях их встречаемость невелика, что подтверждает также анализ бета-разнообразия. Все величины гамма-разнообразия сосудистых растений в WD имеют промежуточные значения, опровергая гипотезу умеренного нарушения.

Анализ индикаторного значения видов (IndVal) показал, что для фонового района характерно большое количество видов (37) типичных для бореальных лесов с высоким индикаторным значением: *Equisetum arvense* (IndVal=89,4), *Vaccinium vitis-idaea* (85,7), *Linnea borealis* (81,8); *Trisetum sibiricum* (77,9) и др. Для слабонарушенных и фоновых местообитаний достаточно четко выделяются виды лесных кустарничков, такие как *Vaccinium uliginosum* (86,4), *Ledum palustre* subsp. *decumbens* (78,2), *Pyrola incarnata* (77,7). Индикаторами сильно-нарушенных лиственничников являются пионерные лишайники рода *Stereocaulon* (66,1) и мох *Niphotrichum canescens* (65,3). Для импактного района в целом характерны такие виды, как *Cladonia* spp. (89,2),

Sanionia uncinata (85,8), *Ribes triste* (65), *Atragene ochotense* (54,2), *Leymus interior* (44,3). Для импактного района величины индикаторного значения сосудистых растений невелики, что также согласуется с результатами анализов бета-разнообразия и кумулятивных кривых гамма-разнообразия, полученными выше. Отсутствие среди индикаторных видов мезофитов в импактном районе может свидетельствовать о чувствительности этих видов к пеплопадам. Мы предполагаем, что мезофиты, обладая большей интенсивностью потребления ресурсов, более уязвимы к токсичности пеплов, чем другие виды.

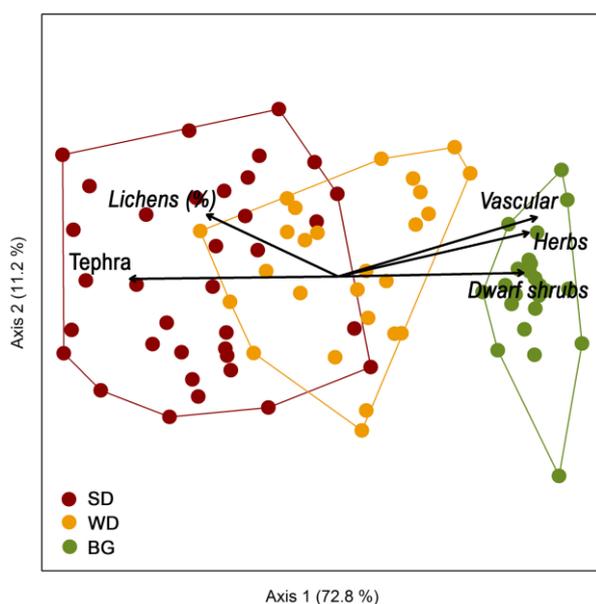


Рис. 2. NMS ординация описаний с векторами значимых характеристик местообитаний и сообществ: мощности слоя тефры (*Tephra*); числа видов сосудистых (*Vascular*), трав (*Herbs*), кустарничков (*Dwarf shrubs*), и проективным покрытием лишайников (*Lichens*) (%).

На рассмотренном материале гипотеза умеренного нарушения не подтвердилась, что может объясняться несколькими причинами. Во-первых, мы анализировали видовое разнообразие только сосудистых растений и включение в исследование данных по мохообразным и лишайникам привело бы к иным результатам. Возможно гипотеза бы подтвердилась, учитывая тот факт, что в импактном районе лучше представлены пионерные мхи и лишайники. Однако включение в анализ тех или иных компонентов биоценозов – вопрос не тривиальный, поскольку в понятие биоразнообразия входят также и гетеротрофные и сапротрофные группы организмов. Поэтому мы считаем представление наших данных в контексте гипотезы умеренного нарушения правомерным. Вторая причина может скрываться в структуре лесных

сообществ и их сложной реакции на нарушения. Н.М. Kershaw and A.U. Mallik (2013) рассматривая валидность этой гипотезы по литературным источникам, отмечали, что помимо того, что подобных исследований в лесных сообществах относительно мало, гипотеза в этом типе экосистем часто не подтверждается.

Заключение. Вулканические пеплопады приводят к снижению альфа-разнообразия сосудистых растений в лесных сообществах, но при этом увеличивают бета- и гамма-разнообразие, в основном за счет внедрения в нарушенные сообщества большого набора видов из других местообитаний. Наименее стабильными по составу доминантов среди сосудистых растений являются сообщества сильно нарушенных местообитаний, тогда как слабонарушенные имеют промежуточное значение. Проективное покрытие ярусов растительности также отражает градиент нарушения, однако реакция растительности разнонаправленна: с увеличением степени нарушения проективное покрытие сосудистых растений уменьшается, тогда как мохообразных и лишайников увеличивается. В лиственных лесах, подверженных интенсивным пеплопадам, практически отсутствуют виды мезофитного разнотравья и некоторых зеленых мхов; в то же время здесь более распространены виды пионерных мхов и лишайников.

Список литературы

- Большое* трещинное Толбачинское извержение (1975–1976 гг., Камчатка). 1984 / ред. С.А Федосов. М.: Наука. 638 с.
- Захарихина Л.В., Литвиненко Ю.С.* 2011. Генетические и геохимические особенности почв Камчатки. М.: Наука. 245 с.
- Манько Ю.И., Сидельников А.Н.* 1989. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток: ДВО АН СССР.
- Растительный* покров вулканических плато Центральной Камчатки (Ключевская группа вулканов) 2014 / ред. В.Ю. Нешатаева. М.: Товарищество научных изданий КМК. 461 с.
- Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В.* 2014. Оценка видового разнообразия растительности на основе интегрального статистического подхода в условиях неоднородных данных (на примере заповедника “Калужские засеки”) // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. № 4(28). С. 84-101.
- Anderson M.J., Ellingsen, K.E., McArdle, B.H.* 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecology Letters. V. 9. P. 683-693.
- Chao A., Chiu C.-H., Jost L.* 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 45. P. 297-324.

- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rainforest and coral reefs // *Science*. V. 199. P. 1302-1309.
- De Cáceres M., Legendre P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference // *Ecology*. V. 90 (12). P. 3566-3574.
- Hill M. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology*. V. 54. P. 427-432.
- Kershaw H.M., Mallik A.U. 2013. Predicting Plant Diversity Response to Disturbance: Applicability of the Intermediate Disturbance Hypothesis and Mass Ratio Hypothesis // *Critical Reviews in Plant Sciences*. V. 32 (6). P. 383-395.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Whittaker R.J. 1993. Plant population patterns in a glacier foreland succession: pioneer herbs and later-colonizing shrubs // *Ecography*. V. 16. P. 117-136.

IMPACT OF VOLCANIC ASHFALLS ON THE SPECIES DIVERSITY OF VASCULAR PLANTS IN LARCH FORESTS OF THE KLYUCHEVSKAYA VOLCANO GROUP (KAMCHATKA)

T.L. Nekrasov, A.P. Korablev

Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

The impact of volcanic ashfalls on the alpha, beta and gamma diversity of vascular plants in larch forests in the vicinity of the Ploskiy Tolbachik and Ushkovsky volcanoes (Central Kamchatka) was studied. Under the influence of ashfalls, alpha diversity in forest communities decreased, while beta and gamma diversities increased. The disturbance led to a decrease in the total coverage of vascular plants and an increase in the coverage of lichens and mosses. In larch forests exposed to intense ashfalls, species of mesophytic forbs and some forest mosses were virtually absent; species of pioneer mosses and lichens were more common here as compared with undisturbed forests.

Keywords: *species diversity, primary succession, vegetation community, volcano, Kamchatka.*

Об авторах:

НЕКРАСОВ Тимофей Леонидович – аспирант, старший лаборант Научно-образовательного центра ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН», 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, e-mail: tnekrasov@binran.ru.

КОРАБЛЁВ Антон Павлович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН», 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, e-mail: akorablev@binran.ru.

Некрасов Т.Л. Влияние вулканических пеплопадов на видовое разнообразие сосудистых растений в лиственничных лесах Ключевской группы вулканов (Камчатка) / Т.Л. Некрасов, А.П. Кораблёв // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 4(56). С. 63-72.