

УДК 911.52:581.5:502.4

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ
СООБЩЕСТВ ЗАПОВЕДНИКА «КОМСОМОЛЬСКИЙ»

П.С. Петренко

Государственный природный заповедник «Комсомольский»,
ул. Мира 54, г. Комсомольск-на-Амуре, 681000,
e-mail: petrenkopolina8710@mail.ru

В 2011–2014 гг. на территории заповедника «Комсомольский» было проведено ландшафтно-экологическое исследование на топологическом уровне с заложением 65-ти пробных площадей. На основе полученных данных выполнен информационный анализ функциональных параметров лесных сообществ. В результате на данной территории выявлены некоторые функциональные особенности лесных сообществ, среди которых важнейшими являются их годовая продуктивность и фитомасса.

Ключевые слова: функционирование, лесные сообщества, фитомасса, продуктивность, информационный анализ.

Введение

Территория государственного природного заповедника «Комсомольский» (ГПЗ «Комсомольский») находится на зональной границе бореальных и суббореальных лесов юга Дальнего Востока, его можно отнести к системе географических экотонов [8]. Помимо «чистых» по типу флоры лесных сообществ (охотско-камчатская, восточно-сибирская и маньчжурская) [4], здесь произрастают смешанные («буферные») леса (маньчжурско-охотская и маньчжурско-сибирская), отличающиеся богатством флоры и видовым разнообразием. Изучение функциональных особенностей лесных сообществ на топологическом (локальном) уровне поможет вскрыть основные механизмы их системной организации на границе южной подтайги и широколиственных лесов. Это в дальнейшем будет способствовать более качественному и углубленному экологическому мониторингу на территории заповедника «Комсомольский», включая прогнозирование цепных реакций лесных топогеосистем на внешние, в том числе негативные, воздействия окружающей среды.

Данная статья посвящена анализу распределения фитомассы и продуктивности лесных сообществ по их различным типам на территории заповедника «Комсомольский».

Материалы и методы исследования

Территория заповедника «Комсомольский», находящаяся в пределах Амурско-Приморской физико-географической страны, Нижнеамурской области и одноименной с ней провинции, охватывает один из сохранившихся в Нижнем Приамурье

крупных массивов темнохвойных и хвойно-широколиственных лесов. Под лесными сообществами распространены почвы буроземного типа: в южнотаежных и подтаежных лесах буро-таежные (в том числе иллювиально-гумусовые), а в субнеморальных – бурые почвы (в том числе бурые горно-лесные).

На территории ГПЗ «Комсомольский» выделяется три типа ландшафтов [14]. Территориально преобладают ландшафты низкогорных и среднегорных хребтов и массивов со среднетаежными елово-пихтовыми лесами. Меньшую по площади часть заповедника занимают ландшафты аллювиальных низменностей суженных участков долины Амура, с широколиственными лесами, и межгорные низменные равнины, с болотами и разреженными лиственными лесами (марьями).

В 2011, 2012 и 2014 гг. на территории заповедника были проведены ландшафтно-экологические исследования на топологическом уровне по известным методикам полевых ландшафтных работ [3, 7, 15]. В результате было заложено 65 пробных площадей в различных типах локальных местоположений – геотопах, по определению [12]. Геотопы образуют систему местных ландшафтных сопряжений [5], или катен, – от элювиальных и трансэлювиальных типов местоположений до аккумулятивных и супераккумулятивных. Пробные площади охватили все три типа ландшафтов.

На основе полученных данных лесные сообщества заповедника «Комсомольский» были поделены согласно трем классификациям на группы ландшафтных фаций, флористические фратрии и

группы типов леса. Группы ландшафтных фаций выделялись на основе микрорельефа (табл.). Флористические фратрии леса [13] были выделены на основе доминирующего типа флоры и объединены в 6 групп: 1 и 2) маньчжурские мезофильную (Мм) и ксерофильную (Мк); 3) маньчжурско-охотскую (МО); 4) охотскую (О); 5) маньчжурско-ангаридскую (МА); 6) ангаридскую (А). Первая, вторая, четвертая и шестая фратрии являются базовыми и широко известны [10]. Третья и пятая фратрии – буферные (смешанные), они выделены нами. Рассматриваются также 6 групп типов леса, выделенных согласно преобладающим видам деревьев в древостое [10]: 1) широколиственные леса (Шл); 2) кедрово-широколиственные (КШл); 3) елово-широколиственные (Е и ПШл); 4) пихтово-еловые (ПЕ); 5) лиственничные леса (Л); 6) лесо-болотные комплексы, лиственничные мари (Лм).

На каждой пробной площади были собраны эмпирические данные, описывающие основные компоненты ландшафта – рельеф, климат, почву и лесную растительность (всего около 80-ти признаков). На основе полученных данных были рассчитаны признаки, характеризующие продуктивность и фитомассу лесных сообществ заповедника.

Для проведения модельных экспериментов с эмпирическим материалом качественные призна-

ки ранжировались по системе баллов. Разбиение же количественных признаков проведено в диалоговом режиме работы с ЭВМ таким образом, чтобы полученные градации в своей совокупности давали распределение, близкое к нормальному.

Моделирование ландшафтных связей осуществлялось с помощью методов теории информации, которые, как известно [1, 6, 9, 11], наиболее адекватны принципам организации гео(эко-)систем. С помощью энтропийных мер [11] проводилась количественная оценка пространственной сопряженности между различными признаками функционирования лесных биогеоценозов.

Были использованы два основных параметра информационно-статистических связей: нормированный коэффициент сопряженности $K(A;B)$ явления A (зависимой переменной) с фактором B (в каждой паре признаков) и частный коэффициент связи $C(a_i/b_j)$ градаций a_i и b_j этих признаков. Упорядоченная совокупность значений $K(A;B)$ позволяет определить, что от чего зависит и насколько. Данный коэффициент рассчитывается по формуле [16]:

$$K(A; B) = \frac{2^{T(AB)} - 1}{2^{H(\min A, B)} - 1}.$$

Здесь $2^{T(AB)}$ есть число общих состояний A и B , а $H(A)$ и $H(B)$ – общая мера разнообразия (априорная неэнтропия), соответственно, признаков A и B .

Группы ландшафтных фаций (лесные биогеоценозы) заповедника «Комсомольский»

Таблица

Groups of landscape fations (forest biogeocenoses) of the reserve «Komsomolsky»

Table

№ группы	Краткая характеристика
1.	Крутые каменистые солнцепечные склоны (элювиальные и трансэлювиальные) и скальные обнажения, прилегающие к долине рек Амур и Горин под широколиственными лесами (преимущественно ксероморфными дубняками) на бурых лесных почвах
2.	Склоны разной крутизны и экспозиции (элювиальные и трансэлювиальные) с ельниками-зеленомошниками, производными лиственничниками и березняками с горными буро-таежными почвами на маломощном делювии
3.	Верхние части увалов, вершины сопок (элювиальные и трансэлювиальные) под пихтово-еловыми лесами с буро-таежными оподзоленными почвами на суглинисто-щебнистом делювии сланцев
4.	Подгорные шлейфы (трансаккумулятивные и аккумулятивные) холмисто-увалистых предгорий с пихтово-еловыми и лиственничными лесами с дерново-подзолистыми и горными буро-таежными иллювиально-гумусовыми почвами на алевролитах и глинистых сланцах
5.	Долины ключей, верховий речек (аккумулятивные) с широколиственными разнотравными лесами с бурыми оглеенными среднесуглинистыми почвами
6.	Долины приустьевой части рек (аккумулятивные) с широколиственными крупнотравными и мелколиственными (осиновыми и березовыми) вторичными лесами на пойменных дерновых песчаных почвах
7.	Бессточные западины (супераквальные) в долинах рек с заболоченными сфагновыми лиственничными редколесьями с багульниковыми и вересковыми ассоциациями на торфяно-болотных почвах (мари)

По второму параметру проводился ординационный (градиентный) анализ бинарных отношений различных признаков. С этой целью устанавливалась система экологических ниш каждого значения (градации) a_i явления A в пространстве значений b_j фактора B . Экологическая ниша рассматриваемого явления есть область его распространения в одном из пространств того или иного экологического фактора. Частный коэффициент связи рассчитывается по формуле [16]:

$$C(a_i / b_j) = \frac{p(a_i / b_j)}{p(a_i)}$$

Здесь $p(a_i / b_j)$ – условная вероятность a_i по b_j , а $p(a_i)$ – априорная вероятность данной градации явления A в предположении его полной независимости от фактора B , когда $p(a_i / b_j) = p(a_i)$. Проведенный нами прямой градиентный анализ экологических ниш соответствует известному в геоботанике и ландшафтной экологии методу ординационного анализа [17, 18].

В графически преобразованных матрицах значимых (>1) величин $C(a_i / b_j)$ по горизонтали идут градации фактора, а по вертикали – градации явления. Каждый вектор-столбец описывает экологическую нишу определенной градации явления в пространстве значений данного фактора. Градации фактора с наибольшими значениями частного коэффициента связи образуют некоторую область доминирования явления – экологический доминант (обозначен символом «+»), остальные же градации относятся к «размытой» части ниши (со значком «•»). Основную картину бинарной ординации явления по фактору дает кривая, проведенная через экологические доминанты явления. При наличии в векторе-столбце экологической ниши двух отстоящих друг от друга доминант между ними образуется «зона» толерантности – неустойчивого равновесия (обозначается заштрихованной областью). Чем шире ниша, тем менее чувствительно данное состояние явления к изменению фактора и в этом смысле оно более устойчиво.

Направление связей определялось исходя из известных представлений о характерных временах различных природных компонентов [2]. В дальнейшем для уточнения всей системы направлений связей рассчитывались коэффициенты приема $K(B/A)$ и передачи информации $K(A/B)$, по [11]. При $K(B/A) > K(A/B)$ принималось, что преобладает входное воздействие от B к A , а при $K(B/A) < K(A/B)$ – воздействие выходное от A к B ; при $K(B/A) \approx K(A/B)$ считалось, что признаки A и B в равной мере воздействуют друг на друга.

В первую очередь была построена общая

информационная модель, описывающая влияние лесных сообществ заповедника «Комсомольский» различного ранга на их функциональные признаки (рис. 1). Направление связей показано стрелками (от фактора к явлению), по ним можно проследить систему цепных реакций в лесном биогеоценозе при том или ином воздействии. На втором этапе были получены матрицы частных коэффициентов связи, т.е. бинарных отношений системы «фактор–явление» (рис. 2–3), с помощью которых производилось «раскрытие кода информации», по терминологии [11].

Результаты исследования и их обсуждение

С помощью информационного моделирования попытаемся выяснить основные особенности функционирования лесных сообществ заповедника «Комсомольский».

На рис. 1 видно, что наиболее всего зависимы от различных групп лесных сообществ скелетная древесно-кустарниковая, общая зеленая, общая живая надземная фитомассы и общая годовичная продукция лесного фитоценоза. Распределение годичной продуктивности определенных типов фитомассы – скелетной и зеленой, а также запаса древесины наименее связано с типами лесных сообществ ($K(A;B)=0,07-0,11$) и больше зависит от локальных геоморфологических факторов, таких как крутизна и соллярная экспозиция склона, высота местности.

Проанализируем распределение запаса древесины по различным типам лесных биогеоценозов. Группы ландшафтных фаций связаны с запасом древесины мерой сопряженности $K(A;B)=0,1$ (рис. 2а). Наибольший запас древесины наблюдается в долинах ключей и верховьях речек. Здесь на хорошо увлажненных, богатых минеральными и питательными веществами почвах произрастают плодородные широколиственные ольхово-ясеновые леса (3,7Яс2,7Ол1,6Е1Ч-1Кл) и хвойно-широколиственные пихтово-ольхово-ясеновые (3,7П2Яс1,8О1,5К0,5Ил0,3Е0,2Ч) леса с густым и разнообразным кустарниковым и травянистым ярусом. Пихтово-еловые леса (3,7Б2,6П1,9Е1,2Кл0,6С) избегают застойного увлажнения и хорошо развиваются в верхних частях увалов и на вершинах сопков на щебнистом делювии сланцев. На солнцепечных каменистых склонах, расположенных вдоль русел рр. Амур и Горин (на так называемых «быках»), с ксерофитными кленово-дубовыми (8,3Д1,7Кл) таволговыми лесами с доминированием бобовых и полыни Максимовича в травянистом ярусе и переувлажненных долинах приустьевых частей рек с вто-

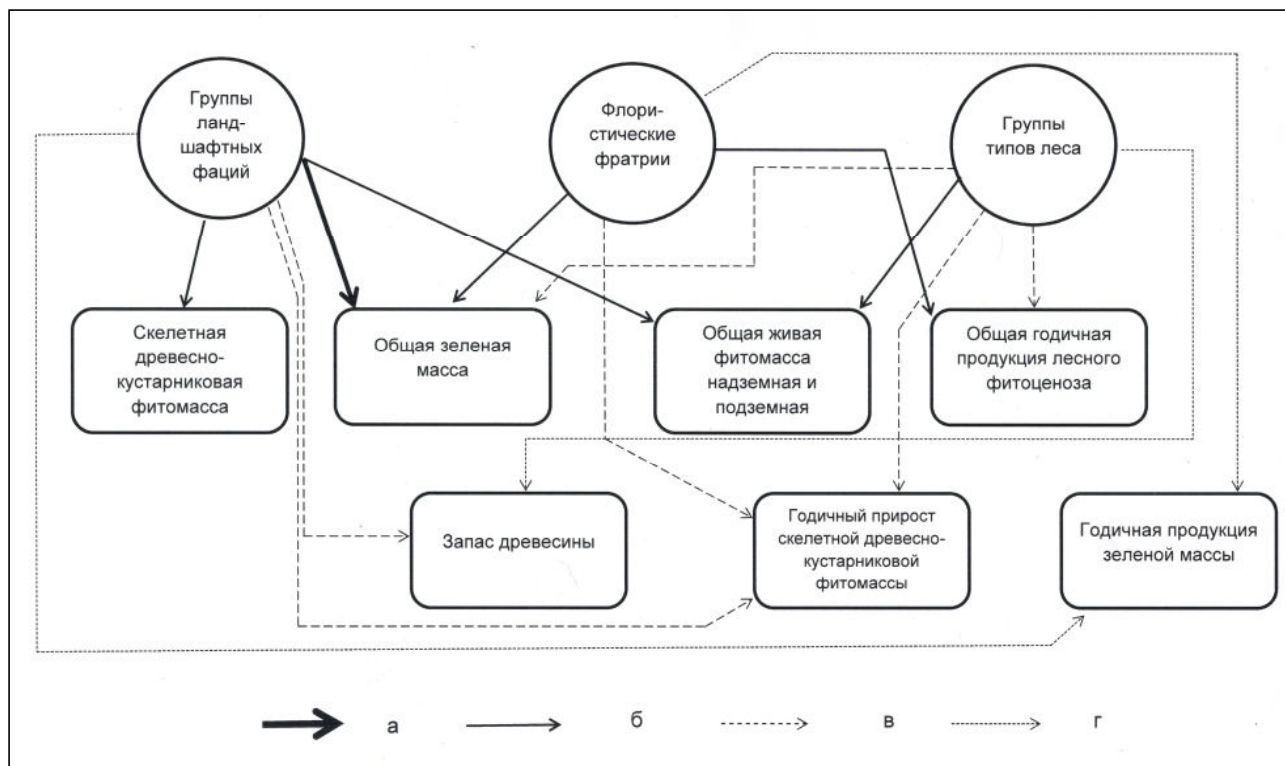


Рис. 1. Информационная модель влияния ранга лесных гео(эко-)систем на распределение их фитомассы и продуктивности

Нормированные коэффициенты сопряженности признаков $K(A; B)$: а – 0,141–0,17; б – 0,111–0,14; в – 0,091–0,11; г – 0,071–0,09

Fig. 1. Informational model of the forest geo (eco) systems rate influence on allocation of their phytomass and production

Rated coefficients of the characteristics associativity $K(A; B)$: а – 0.141–0.17; б – 0.111–0.14; в – 0.091–0.11; г – 0,071–0.09

ричными мелколиственными (9,3Б0,6Лист0,1Ив) и лиственничными лесами, запас древесины снижается. Наименьший запас древесины отмечается на склонах северной экспозиции с еловыми и лиственничными (9,7Лист0,1Б0,2Д) лесами на мало-мощном делювии и в заболоченных западинах с редкостойными лиственничниками (10Лист). Ельники предгорных шлейфов плодороднее за счет более мощной и обогащенной минеральными веществами горной буро-таежной почвы.

По группам типов леса и флористическим фратриям запас древесины распределяется следующим образом. Наибольший запас древесины свойствен смешанным «буферным» группам типов леса – кедрово-елово-пихтовые и широколиственно-лиственничные; елово- и пихтово-широколиственные (рис. 2б), что соответствует маньчжурско-сибирской и маньчжурско-охотской фратриям соответственно. Интересно, что даже широколиственные леса маньчжурской мезофитной фратрии, отличающиеся высокой продук-

тивностью зеленой массы, уступают по запасу древесины «буферным» группам типов леса. На этих примерах подтверждается давно известный в лесоведении факт, что чем многообразнее состав древостоя в лесу, тем плодороднее почва.

Такая же тенденция прослеживается при распределении других функциональных фитоценологических признаков лесных биогеоценозов. Главным отличием от предыдущих экологических ниш является то, что максимум значений различных типов фитомассы приходится на леса МО фратрии, тогда как МА имеет минимальные значения. Рассмотрим подробнее эти экологические ниши.

Скелетно-древесно-кустарниковая фитомасса достаточно варьируется в зависимости от типа лесных сообществ. К наиболее плодородным в этом отношении группам ландшафтных фаций (типам лесных биогеоценозов) относятся хорошо прогретые солнцепечные каменистые склоны и верхние части увалов с широколиственными

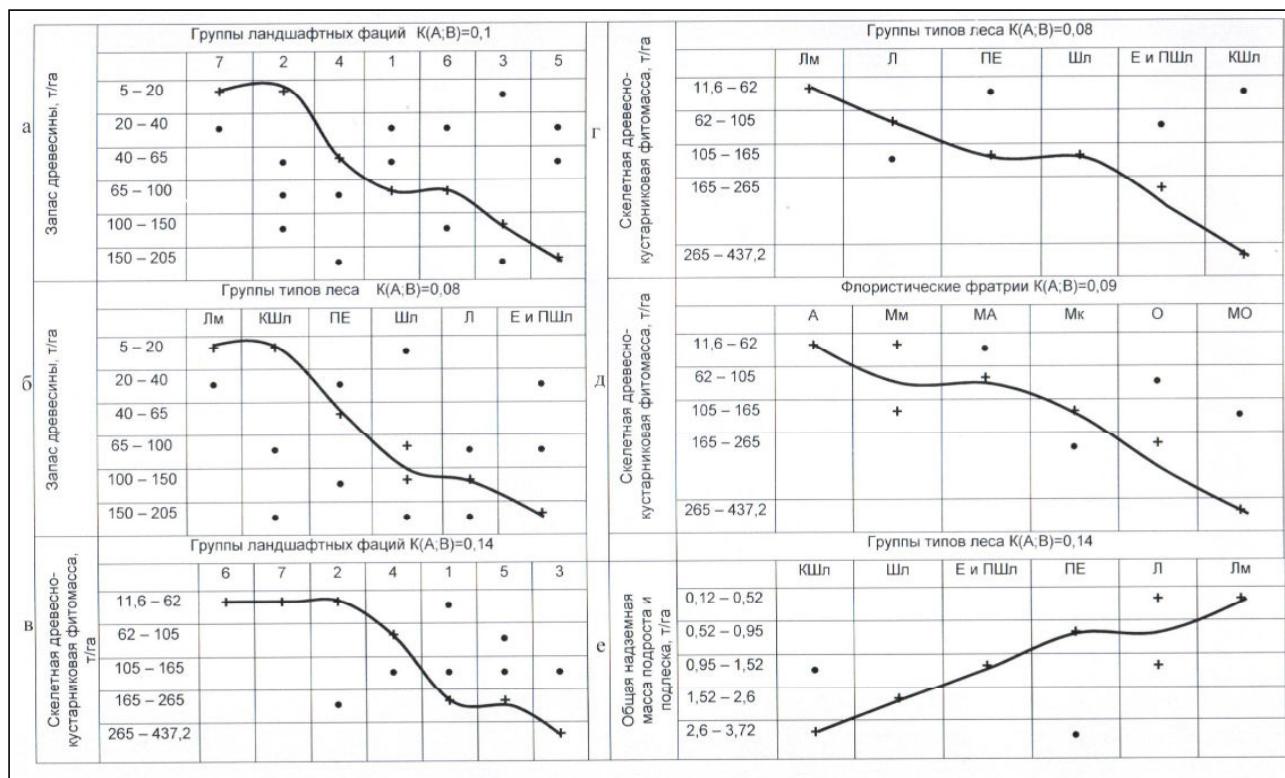


Рис. 2. Распределение различных типов фитомассы по лесным сообществам разного ранга

Fig. 2. Spread of various phytomass types over forest ecosystems belonging to different classes

и кедрово-широколиственными лесами, а также долины ключей с богатыми минеральными веществами пойменными почвами темнохвойно-широколиственными лесами (рис. 2в, г). На тенистых подгорных шлейфах с переувлажненными почвами под елово-пихтовыми и лиственничными лесами скелетно-древесно-кустарниковая фитомасса резко снижается. Наименьшего значения фитомасса достигает в заболоченных долинах приустьевых частей рек и бессточных западинах с доминированием лиственничников и вторичных осиново-березовых лесов. Интересно, что при распределении скелетной фитомассы по флористическим фратриям, представляющим высокий классификационный ранг объединения растительности, картина отлична от рис. 2г (рис. 2д). Так, максимальное значение фитомассы наблюдается в буферной МО фратрии, в то время как Мм и Мк фратрии, представляющие широколиственные и кедрово-широколиственные леса, значительно сдают свои позиции, уступая О фратрии, представляющей елово-пихтовые леса. Это является примером того, как на более высоком классификационном уровне лесных сообществ распределение фитоценологических признаков может сильно отличаться от элементарного уровня (в нашем

случае речь идет о группах типов леса).

Общая надземная масса подроста и подлеска в отличие от скелетной древесно-кустарниковой фитомассы при распределении больше зависит от флористических фратрий и групп типов леса, чем от микрорельефа, выраженного в группах ландшафтных фаций. По группам типов леса надземная масса подроста и подлеска распределяется так же, как и в предыдущем примере (рис. 2е), и полностью совпадает с ее распределением по флористическим фратриям (рис. 3а). Примечательно, что в МО фратрии распределение надземной массы подроста и подлеска сильно варьируется и уменьшается с увеличением роли ели аянской в лесном биогеоценозе. Так, например, в елово-кленово-липовом лесу, где ель от состава древостоя занимает 10%, подрост обилен, а проективное покрытие (ПП) кустарникового яруса составляет 45%. В таком же по типу лесу с 30%-м участием ели обилие подроста резко снижается, а ПП кустарникового яруса составляет уже 20%. Аналогичную картину мы видим и при распределении других функциональных фитоценологических признаков, среди которых общая живая надземная, зеленая масса, масса корней и др.

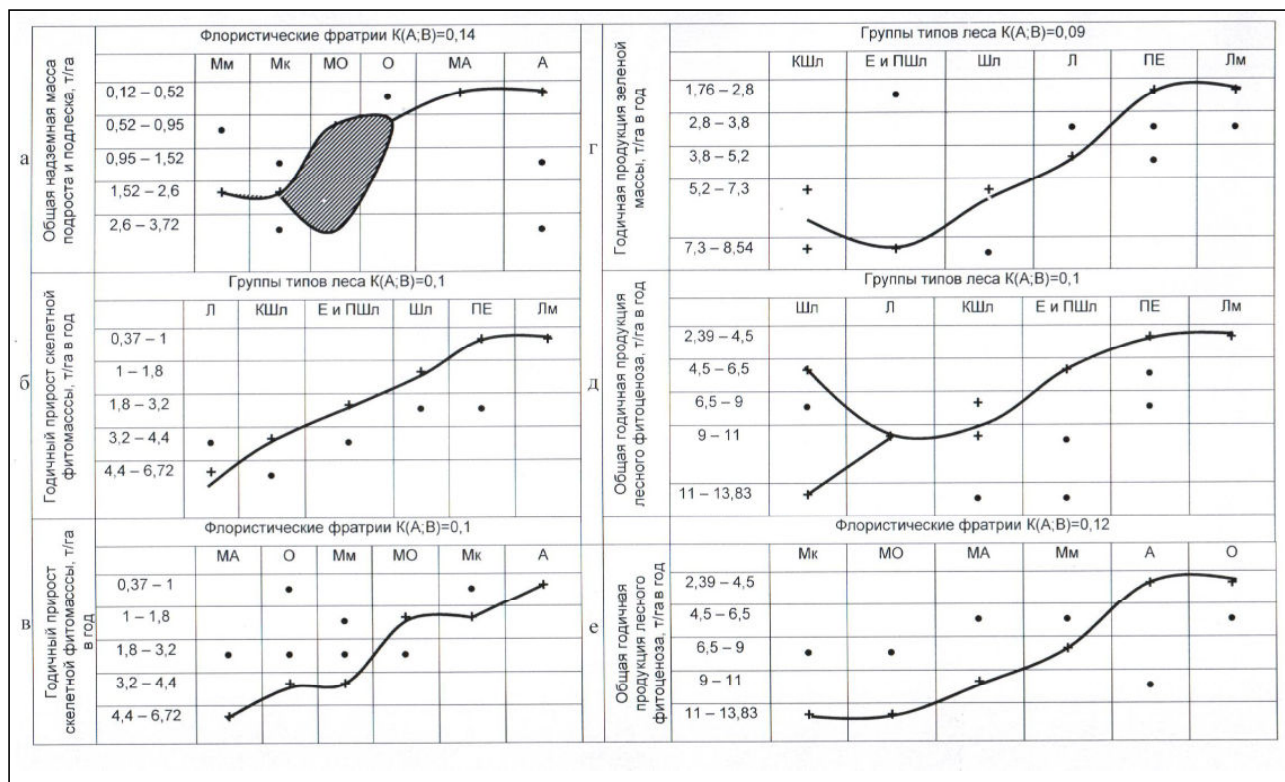


Рис. 3. Распределение годичной продуктивности лесных сообществ по их типам различного ранга

Fig. 3. Spread of the forest ecosystems annual increase according to their types and ranges

Более подробно остановимся на показателях годичного прироста фитомассы. Здесь мы видим, что тенденция в распределении фитомассы немного меняется. Годичный прирост скелетной фитомассы распределяется иным образом по основным единицам лесных сообществ, нежели скелетная древесно-кустарниковая фитомасса (рис. 3б): максимум в широколиственно-лиственничных и кедрово-широколиственных лесах, в средних пределах в елово-широколиственных и широколиственных лесах и минимум в пихтово-еловых и редкостойных лиственничных заболоченных лесах. На формационном уровне наибольший прирост годичной фитомассы характерен для Мм и МА фратрий (рис. 3в), причем последней фратрии соответствуют минимальные значения скелетной фитомассы. Другой пример – годичная продукция зеленой массы. Ее распределение практически полностью соответствует распределению общей зеленой массы (рис. 3з).

Рассмотрим общую годовую продукцию лесного фитоценоза, которая суммирует приведенные выше показатели годичной продукции различных типов фитомассы. На рис. 3д видно, что максимальных значений годичная продукция

достигает в широколиственных, смешанных лиственничных и кедрово-широколиственных лесах. В елово-пихтово-широколиственных лесах годовая продукция снижается, а в чистых темно- и светлохвойных лесах она составляет минимум. По флористическим фратриям годичная продукция фитоценоза распространяется немного в другом направлении, при этом $K(A;B)=0,12$ (рис. 3е). Так, общий годичный прирост максимален в Мк и двух буферных фратриях – МО и МА, минимален в «чистых» А и О фратриях.

Заключение

Территория заповедника «Комсомольский» является примером тесного соседства бореальных и суббореальных видов, которые в комплексе образуют наиболее продуктивные и приспособленные к местным условиям «буферные» фитоценозы. К ним относятся переходные леса маньчжурско-охотской и маньчжурско-ангаридской фратрий, а также маньчжурской ксерофитной фратрии. Наибольшего объема фитомассы достигают леса маньчжурско-охотской фратрии, представленные пихтово- и елово-широколиственными лесами. Максимальной годичной продуктивностью отличаются леса как маньчжурско-охотской, так и

маньчжурско-ангаридской фратрий (последняя представлена лиственничниками с примесью широколиственных пород деревьев). Гораздо более низкими количеством биомассы и продуктивностью обладают леса «чистых» типов флор, которые представлены ангаридской (лиственничники) и охотской (елово-пихтовые леса) фратриями, а также отличающиеся своей высокой продукцией зеленой массы леса маньчжурско-мезофитной фратрии (широколиственные леса). Последующее углубленное изучение системной организации пограничных лесных сообществ позволит вскрыть истинные причины многообразия и богатства растительности юга Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Арманд А.Д. Информационные модели природных комплексов. М.: Наука, 1975. 126 с.
2. Арманд Д.Л., Таргульян В.О. Некоторые принципиальные ограничения эксперимента и моделирования в географии // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1974. № 4. С. 129–138.
3. Беручашвили Н.Л., Жучкова И.К. Методы комплексных физико-географических исследований. М.: Изд-во МГУ, 1997. 319 с.
4. Ван В.М. Сосудистые растения Комсомольского заповедника (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Вып. XXXV. Владивосток, 1988. С. 69–122.
5. Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с.
6. Программа и методика биогеоценологических исследований / отв. ред. Н.В. Дылис. М.: Наука, 1974. 403 с.
7. Дьяконов К.Н. Информационный подход к анализу организации геосистем топологического уровня // Вопросы географии. Сб. 127. Моделирование геосистем. М.: Мысль, 1986. С. 111–122.
8. Дьяконов К.Н., Касимов Н.С., Тикунов В.С. Современные методы географических исследований. М.: Просвещение, 1996. 207 с.
9. Залетаев А.С. Экотонные экосистемы как географическое явление и проблемы экотонизации биосферы // Современные проблемы географии экосистем. Тезисы докл. Всесоюз. совещ. М.: Ин-т географии АН СССР, 1984. С. 53–55.
10. Кастлер Г. Азбука теории информации // Теория информации в биологии. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. С. 9–53.
11. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Труды ДВ филиала АН СССР. Серия ботаническая. 1956. Т. 2 (4). 262 с.
12. Коломыц Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
13. Крауклис А.А. Особенности географических градаций топического порядка // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 87–137.
14. Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
15. Никонов В.И. Природные ландшафты Нижнего Приамурья // Сибирский географический сборник. Новосибирск: Наука, 1975. Вып. 10. С. 128–175.
16. Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.
17. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.
18. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

In 2011–2014, in the territory of the «Komsomolsky» reserve, it was conducted the landscape – ecological research at the topological level, with a formation of 65 trial areas. On basis of the obtained data, the author made the informational analysis of functional parameters of forest communities and revealed some functional features of forest ecosystems in the reserve – their annual increase and phytomass being the most important of them.

Keywords: *functioning, forest communities, phytomass, increase, informational analysis.*