

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ИССЛЕДОВАНИЯХ МЕСТООБИТАНИЙ ЛЕСНЫХ ПТИЦ

В. В. Пискунов, Т. Н. Давиденко

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: davidenkotn@info.sgu.ru*

Поступила в редакцию 09.05.10 г.

Оценка ярусной структуры растительных сообществ в исследованиях местообитаний лесных птиц – Пискунов В. В., Давиденко Т. Н. – Рассматриваются методические особенности оценки уровня структурной сложности лесных растительных сообществ при анализе структуры местообитаний птиц. Предложена модификация методики измерения сомкнутости листвы с учетом особенностей структурной организации лесов Приволжской возвышенности. На примере сообществ с одинаковой ярусной дифференциацией верхних ярусов прослежены различия в профильной организации за счет детального анализа строения нижних ярусов.

Ключевые слова: структура растительных сообществ, ярусная дифференциация, индексы структурной сложности, видовое разнообразие птиц.

Vegetative community profile organization in research of forest bird habitats. – Piskunov V. V. and Davidenko T. N. – Methodical features of estimation of the structural complexity of forest communities are considered for analysis of bird habitat structures. A modified technique for foliage density measurements in view of some features of the forest structural organization in the Volga Upland is offered. With communities with an identical differentiation of the top circles as examples, distinctions in the profile organization are tracked by means of a detailed analysis of the bottom circle structure.

Key words: vegetative community structure, stratification, structural complexity indices, specific bird diversity.

ВЕДЕНИЕ

Структура местообитаний птиц определяется множеством переменных окружающей среды. Отечественные и зарубежные исследователи в качестве одной из ключевых характеристик рассматривают степень структурной сложности фитоценозов (Кулешова, 1968; Левин, Губин, 1985; Боголюбов, 1988; Ганя, Зубков, 1991; Захарова-Кубарева, 2000; James, Wamer, 1982; Hinsley et al., 1995). При этом одни авторы ограничиваются измерением немногих фитоценологических параметров, связывая с ними изменение видового разнообразия и плотности гнездования птиц (Гибет, Берман, 1962; Курлавиčius, 1986; Fuller, Moreton, 1987; Catsadorakis, 1997; Walther, 2002), другие предлагают оперировать не конкретными непосредственно измеряемыми параметрами, а обобщенными характеристиками, которые могут включать несколько измеряемых величин. Этот подход получил широкое распространение и используется в самых разнообразных по структуре и сложности растительных сообществах (MacArthur R. H., MacArthur J. W., 1961; Karr, 1968; Willson, 1974; Pearson, 1975; Rőv, 1975; O'Connor, 1981; Willson et al., 1994).

Для описания структуры лесных растительных сообществ как местообитаний птиц было разработано множество показателей, среди которых широкое распространение получили индексы вертикальной и горизонтальной гетерогенности (Blondel et al., 1973; Blondel, Curvillier, 1977). Данные индексы представляют собой комплексную оценку степени вертикальной и горизонтальной неоднородности лесных растительных сообществ, основанную на измерении проективного покрытия листвы в пределах различных высотных уровней. В результате в зависимости от высоты и степени выраженности ярусов древостоя, подроста, подлеска и травостоя все растительные сообщества в пределах лесного типа могут быть отнесены к тому или иному уровню структурной сложности, которая выражается через конкретные количественные значения индексов вертикальной и горизонтальной гетерогенности. Расчет индексов проводится по формулам (Erdelen, 1984):

$$BP = \sum_1^i ld \frac{(u - v)!}{v(u - v)!},$$

где u – максимально возможное число положительных регистраций в каждой точке, v – реальное число регистраций, l – количество точек (30 в нашем исследовании);

$$GP = \sum_1^k ld \frac{(p - q)!}{q(p - q)!},$$

где p – максимально возможное количество положительных регистраций на каждый уровень (30 в нашем исследовании), q – реальное количество регистраций, k – количество уровней.

На основе измерения проективного покрытия листвы проводится графическое построение профилей сообществ, отражающих характер распределения листвы по различным высотам. При этом высоты, на которых измеряется сомкнутость листвы, изображаются не в масштабе, а графически приводятся к одинаковому шагу; количественные значения проективного покрытия листвы экстраполируются на всю протяженность определенного высотного уровня. Поэтому все высотные интервалы независимо от их протяженности в реальном сообществе на профильном изображении имеют одинаковую высоту. Такое «сжатие» позволяет без потери информации проводить наглядное сравнение полученных результатов.

Апробация индексов гетерогенности проводилась зарубежными исследователями на целом ряде растительных сообществ. В результате в зависимости от особенностей структурной организации местообитаний было предложено использовать разное число высотных уровней, на которых проводится измерение проективного покрытия листвы: от 8 (0.25, 0.5, 1, 2, 4, 8, 16, >32 м) (Blondel, Curvillier, 1977) до 12 (0.12, 0.37, 0.75, 1.5, 3.0, 4.5, 6, 9, 12, 18, 24, >32 м) (Erdelen, 1981). При этом зарубежные исследователи работали в сообществах, между которыми наибольшие отличия наблюдаются в строении верхних ярусов (древостой и подрост) и структуре травяного покрова. Например, во многих из них имеются три древесных подъяруса, богатых в видовом отношении, и горизонтальные границы пологов являются нестабильными, сильно волнистыми и изрезанными. Для кустарникового яруса, напротив, характерно относительное постоянство. Наибольший вклад в зна-

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

чение индекса вертикальной структурированности сообществ вносит структура древесного яруса, а в горизонтальный индекс – характер распределения отдельных пород деревьев, наличие кустарников и мозаичность травостоя. Именно с учетом этих особенностей для комплексной оценки структуры сообществ измерение проективного покрытия листвы проводилось на высотах, которые максимально охватывают специфику структуры травостоя и древесного яруса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Индексы вертикального разнообразия были использованы нами в ходе сопряженного изучения сообществ лесных птиц и особенностей их местообитаний на территории южной части Приволжской возвышенности. Апробация индексов была проведена на примере 16 вариантов лесных растительных сообществ на общей площади более 200 га. В результате была выявлена зависимость между видовым разнообразием сообществ птиц и степенью вертикальной структурированности лесных растительных сообществ (табл. 1) (Давиденко, 2005; Пискунов, Давиденко, 2010).

Таблица 1

Корреляция параметров растительных сообществ и сообществ птиц

Индексы	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>1/D</i>	<i>E</i>	КВУ	СПП	ГР	ВР	СР
<i>N</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S</i>	0.78	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>1/D</i>	0.37	0.86	–	–	–	–	–	–	–
<i>E</i>	-0.06	0.54	0.90	–	–	–	–	–	–
КВУ	0.36	0.53	0.43	0.27	–	–	–	–	–
СПП	0.48	0.24	-0.07	-0.31	0.58	–	–	–	–
ГР	0.23	-0.11	-0.38	-0.52	-0.41	-0.27	–	–	–
ВР	0.37	0.69	0.67	0.54	0.88	0.40	-0.42	–	–
СР	0.43	0.56	0.41	0.22	0.62	0.25	0.23	0.67	–

Примечание. Выделены значимые коэффициенты корреляции при $p = 0.05$. Индексы сообществ птиц: *N* – плотность гнездования, *S* – число видов, *1/D* – видовое разнообразие и *E* – выравненность по Симпсону. Индексы растительных сообществ: КВУ – количество высотных уровней, в которых присутствует листва, СПП – суммарное покрытие листвы, ГР – горизонтальное разнообразие, ВР – вертикальное разнообразие, СР – суммарное разнообразие.

Измерение проективного покрытия листвы проводилось на высотах, предложенных в методической статье М. Эрделена (Erdelen, 1984). Два верхних высотных уровня (24 м и > 32 м) были исключены нами из измерения, поскольку в изученных лесах района исследования такая высота древостоя не отмечается.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенных нами исследований было выявлено, что рассматриваемые индексы являются приемлемыми для отражения структурной гетерогенности лесов Приволжской возвышенности. Установлено, что растительные сообщества образуют ряд по градиенту структурной сложности их организации. Основная раз-

ница между сообществами заключается в максимальной высоте древостоя, определяющей количество высотных уровней, и в характере распределения проективного покрытия листьев по различным высотам (рис. 1). Индекс вертикальной гетерогенности сообществ (ВР) лежит в пределах 120 – 250, горизонтальная гетерогенность (ГР) более изменчива и варьирует от 9 до 150.

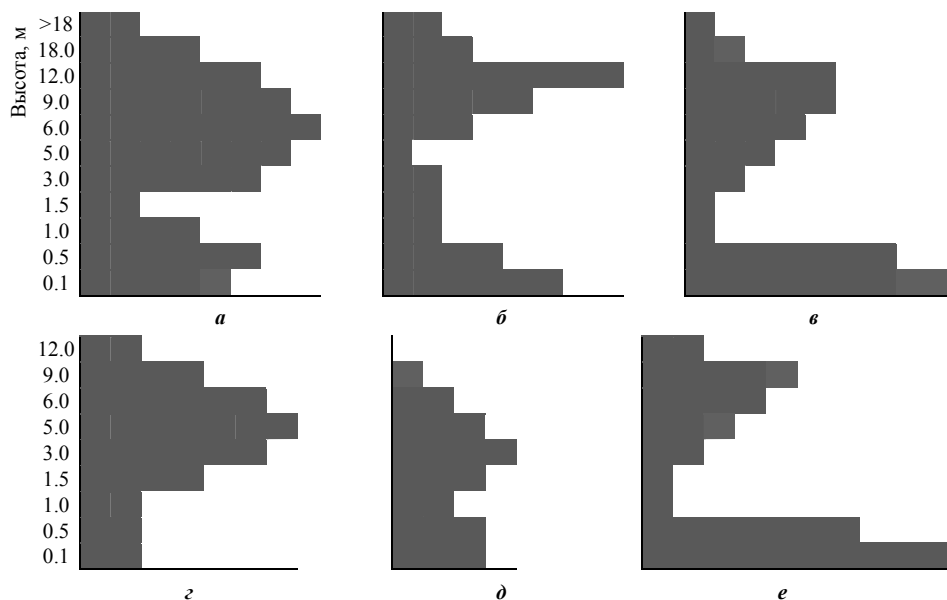


Рис. 1. Профильные характеристики различных вариантов растительных сообществ в районе исследования: *а* – липняк снытевый, *б* – липо-кленовник снытевый, *в* – березняк разнотравно-злаковый, *г* – сосняк мертвопокровный, *д* – осинник ландышевый, *е* – дубрава разнотравная. Ширина ячейки соответствует 10% проективного покрытия листьев

В ходе анализа данных была выявлено, что изученные в пределах Приволжской возвышенности сообщества характеризуются совершенно иной структурной организацией по сравнению с сообществами, для которых изначально индексы были разработаны. Древесный ярус здесь относительно постоянен по высоте (несмотря на разницу в породном составе). Основными лесообразующими породами являются дуб (*Quercus robur* Linnaeus) и липа (*Tilia cordata* Mill). В последние десятилетия интенсивно внедряется клен остролистный (*Acer platanoides* Linnaeus), который во многих сообществах склонов северных экспозиций формирует сомкнутый полог. Осина (*Populus tremula* Linnaeus), береза (*Betula pendula* Linnaeus) и ольха (*Alnus glutinosa* Mill) чаще встречаются в виде примеси.

Большинство древостоев является смешанными: дуб, липа и клен образуют сообщества с разной степенью долевого участия. За счет этого структура верхнего полога является относительно однотипной и отличается лишь по значениям проективного покрытия крон. Строение нижних ярусов сообществ, напротив, очень раз-

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

нообразно. В вертикальном аспекте характерно сочетание различных по высоте пород кустарников, сильно дифференцированный по высоте подрост. В горизонтальной структуре отмечается высокая мозаичность травостоя и подлеска. Несмотря на незначительное породное разнообразие подлеска, строение крон кустарниковых пород имеет четкую видоспецифичную архитектуру, что выражается в наличии наиболее часто встречающихся для каждой породы высот максимальной сомкнутости листвы. Поскольку на одном и том же участке подлесок складывается сразу несколькими породами, то в результате создаются многообразные многоуровневые структурные сочетания.

Был проведен анализ всех описанных растительных сообществ, относящихся к одному уровню вертикальной сложности (т.е. с одинаковым количеством высотных уровней, в которых присутствует листва), и сделан вывод, что независимо от породного состава наибольшие отличия между ними обусловлены разницей в строении структурных компонентов на высоте от 1 до 5 м. Наиболее переменными, вносящими наибольший вклад в отличия между сообществами, являются высота и проективное покрытие подлеска и подрост. Характер структурной организации древесного яруса относительно однотипен: средняя высота начала прикрепления крон и средняя для сообществ высота максимальной густоты крон являются слабоварьирующими показателями.

Мы предположили, что проводить измерение проективного покрытия листвы необходимо с таким расчетом, чтобы максимально охватить разнообразие структурных особенностей нижних ярусов. Для этого добавили дополнительные уровни измерения сомкнутости листвы на высотах до 5 м. В итоге выделяются следующие высотные уровни – 0.1, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 3.5, 4.0, 4.5, 5.0, 7.0, 10.0, 12.0, 15.0, 18.0, >20.0. Модифицированная методика измерения проективного покрытия листвы и последующее построение профильных характеристик были апробированы нами на примере 8 из 16 изученных ранее сообществ. В анализ были включены дубовые фитоценозы, большинство из которых по результатам предыдущего исследования составляли группу сообществ со сходной структурной организацией. При этом было выявлено, что в дубравах со сходным профилем число гнездящихся видов птиц значительно отличается, прежде всего, за счет видов, приуроченных к нижним ярусам леса. Модификация методики позволяет учесть характер различий растительных сообществ в нижней части профиля. За счет этого повышается сила и значимость сопряженных изменений индексов вертикального разнообразия растительных сообществ и характеристик сообществ птиц (табл. 2).

Таблица 2
Сопряженность вертикального разнообразия растительных сообществ и параметров сообществ птиц

Индексы	Коэффициент корреляции, <i>R</i>	Уровень значимости, <i>p</i>
<i>BP/N</i>	<u>0.45*</u>	<u>0.13</u>
	0.51	0.04
<i>BP/S</i>	<u>0.63</u>	<u>0.02</u>
	0.67	0.001
<i>BP/V/D</i>	<u>0.61</u>	<u>0.03</u>
	0.58	0.02

* В числителе – значения до модификации методики, в знаменателе – после модификации; индексы параметров растительных сообществ и сообществ птиц см. табл. 1.

По результатам более дробного измерения проективного покрытия листвы на высотах до 5 м изученные дубравы образуют три группы по особенностям профильного строения нижних ярусов (рис. 2).

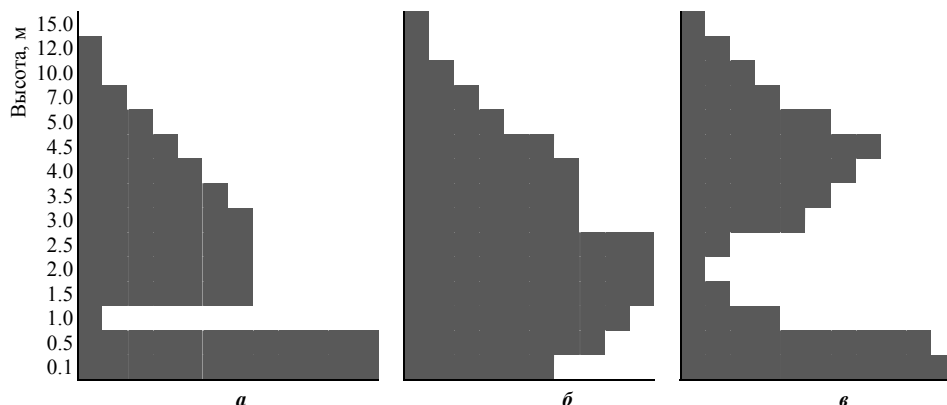


Рис. 2. Профильные варианты дубрав района исследования: *а* – дубравы остепненная и дубравномятликовая, *б* – дубравы разнотравная, разнотравно-злаковая, ландышевая, ландышево-чистотеловая, *в* – липо-дубравы дубравномятликовая и крапивно-снытевая. Ширина ячейки соответствует 10% проективного покрытия листвы

К первому варианту относятся дубравы остепненная и дубравномятликовая. Для них характерна высокая сомкнутость травостоя высотой до 0.5 м, резкое снижение покрытия на третьем высотном уровне, относительно постоянные значения густоты листвы на высотах 1.0 – 3.0 м и плавное снижение сомкнутости при движении выше по профилю.

Второй профильный вариант (дубравы разнотравная, разнотравно-злаковая, ландышевая и ландышево-чистотеловая) характеризуется высокими значениями сомкнутости травостоя, постепенным нарастанием густоты до высоты 2 м и затем таким же плавным снижением сомкнутости крон до высоты 5 и более метров. Важной особенностью является пропорциональность изменения значений – при подъеме на каждые 0.5 м сомкнутость листвы в среднем изменяется на 10%.

В третьем варианте дубрав имеется заметное снижение проективного покрытия листвы (до 10 – 15%) на высотах 1.5 – 2.5 м. Однако все остальные уровни проективного покрытия листвы сходны с предыдущими вариантами. В эту группу отнесены липо-дубравы дубравномятликовая и крапивно-снытевая.

По полученным результатам усложнение структурированности сообществ легко может быть прослежено по увеличению и разнообразию проективного покрытия листвы на выделенных высотных уровнях. Несмотря на практически одинаковую среднюю высоту древесного яруса во всех сообществах, индекс вертикального разнообразия характеризуется значительным варьированием. Наибольший вклад в разницу вертикальной структурированности сообществ теперь вносят структурные особенности кустарникового яруса, подроста и травостоя. В сообще-

ОЦЕНКА ЯРУСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ствах, где подлесок представлен двумя-тремя породами, отличающимися по средней высоте, а подрост может быть разделен на низкий и высокий, происходит значительное повышение значений вертикальной структурированности.

Для проверки устойчивости выявленных закономерностей и предсказательной силы индексов, полученных при модификации методики, мы построили регрессионную модель, включив в нее данные до и после модификации.

Результаты регрессионного анализа показали, что модифицированный подход позволяет улучшить предсказательную способность регрессионной модели связи параметров растительных сообществ и сообществ птиц в среднем на 20%. Так, уравнения связи до модификации методики имеют вид $1/D = 4.3 + 0.03BP$ (сопряженное изменение в 45% случаев); $S = 10.4 + 0.07BP$ (сопряженное изменение в 36% случаев); после модификации $1/D = 4.3 + 0.03BP$ (сопряженное изменение в 65% случаев); $S = 9.8 + 0.07BP$ (сопряженное изменение в 55% случаев).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в сообществах с одинаковым или близким числом высотных уровней в ходе применения модифицированной методики измерения профильной организации растительных сообществ появляется возможность проследить тенденции изменения внутренней структурированности за счет детального анализа строения нижних ярусов, которые как раз и являются самыми вариабельными компонентами. За счет того, что структурные особенности сообществ теперь рассматриваются не просто через сочетание таких компонентов как древостой, подрост, подлесок и травостой, но и через детальный анализ состава каждого компонента в отдельности, появляется больше возможностей для точного отнесения растительных сообществ к определенному уровню структурной сложности. Кроме того, становится возможным выстраивание сообществ по градиенту структурной сложности с минимальным шагом изменения вертикальной и горизонтальной гетерогенности. Это позволяет активно использовать полученные данные в ходе сопряженного анализа структуры сообществ птиц самых разнообразных местообитаний лесного и близкого к лесному типов (например, опушечные сообщества, кустарниковые заросли с единичными деревьями). Поскольку индексы вертикального и горизонтального разнообразия являются нормированными, добавление или уменьшение количества высотных уровней не влияет на их абсолютные количественные значения, что позволяет проводить сравнение полученных результатов с аналогичными исследованиями других авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боголюбов А. С. Зависимость пространственной структуры и численности сообществ птиц от площади поверхности фитоэлементов в лесных биоценозах // Экология. 1988. № 5. С. 57 – 61.

Ганя И. М., Зубков Н. И. Пространственное распределение птиц древесно-кустарниковых насаждений Молдовы // Изв. АН Молдовы. 1991. № 5. С. 37 – 44.

Гибет Л. А., Берман Д. И. Размещение мелких лесных птиц в послегнездовой период в Калининской области // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1962. Вып. 5. С. 21 – 25.

Давиденко Т. Н. Эколого-фитоценотическая характеристика местообитаний птиц в лесах южной части Приволжской возвышенности : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2005. 20 с.

Захарова-Кубарева Н. Ю. Лесные микрофрагменты как местообитания птиц на Верхнем Дону // Биоразнообразие и экологические особенности природы Русской лесостепи. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2000. С. 16 – 29.

Кулешиова Л. В. Анализ структуры птичьего населения в связи с ярусностью леса // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1968. Вып. 9. С. 108 – 120.

Курлавичус П. И. Биотопическое распределение птиц в агронасаждениях. Вильнюс : Мокслас, 1986. 106 с.

Левин А. С., Губин Б. М. Биология птиц интразонального леса. М. : Наука, 1985. 247 с.

Пискунов В. В., Давиденко Т. Н. Влияние структуры дубрав южной части Приволжской возвышенности на видовое разнообразие птиц // Лесоведение. 2010. № 1. С. 66 – 70.

Barden L. S., Brown R. D. Vegetation structure and bird species diversity in a North Carolina piedmont forest // Mitchell Sci. Soc. 1986. Vol. 102. P. 35 – 41.

Blondel J., Ferry C., Frochot R. Avifaune et végétation : essai analyse de la diversité // Alauda. 1973. № 41. P. 63 – 84.

Blondel J., Curvillier R. Une methode simple et rapide pour decier les habitats d'oiseaux : le stratiscope // Oikos. 1977. № 29. P. 326 – 331.

Catsadorakis G. Breeding birds from reed beds to alpine meadows // Hydrobiologia. 1997. Vol. 351. P. 143 – 155.

Erdelen M. Bird communities and vegetation structure : Correlations and com-parisons of simple and diversity indices // Oecologia. 1984. Vol. 61. P. 277 – 284.

Hinsley S. A., Bellamy P. E., Newton I., Sparks T. H. Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments // J. of Avian Biology. 1995. Vol. 26. P. 94 – 104.

Fuller R. J., Moreton B. D. Breeding bird population of Kentish sweet chestnut coppice in relation to age and structure of the coppice // Appl. Ecology. 1987. Vol. 24, № 1. P. 13 – 27.

James F. C., Wamer N. O. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 159 – 171.

Karr J. R. Habitat and avian diversity on stripmined land in east-central Illinois // Condor. 1968. Vol. 70. P. 348 – 357.

MacArthur R. H., MacArthur J. W. On birds species diversity // Ecology. 1961. Vol. 42. P. 594 – 598.

O'Connor R. Habitat correlates of bird distribution in British census plots // Studies in Avian Biology. 1981. № 6. P. 532 – 537.

Pearson D. L. The relation of foliage complexity to ecological diversity of three Amazonian bird community // Condor. 1975. Vol. 77. P. 453 – 466.

Røv N. Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in western Norway // Ornis. Scand. 1975. Vol. 6. P. 1 – 14.

Walther B. A. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds // Ornithology. 2002. Vol. 143. P. 64 – 81.

Willson M. F. Avian community organization and habitat structure // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 1017 – 1029.

Willson M. F., De Santo T. L., Sabag C. A. Avian community of fragmented south-temperate rainforests in Chile // Conservation Biology. 1994. № 8. P. 508 – 520.