

Мартин ЦОБЕЛЬ

УДК 019.941.581.55

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПЕРВИЧНЫХ СУКЦЕССИЙ ПРИБРЕЖНЫХ АЛЬВАРОВ

Введение

Альвары представляют собой ровные открытые ландшафты на известняковом плато, где коренная порода покрыта только тонким слоем гумусового горизонта, а местами даже обнажается. Альвары в основном распространены в Эстонии и Швеции, некоторые их аналоги встречаются на горных лугах, на меловых породах и т. д. Экология и растительность альваров привлекали внимание таких серьезных исследователей, как Г. Вильберг (Vilberg, 1927), Л. Лаасимер (Laasimer, 1946, 1965, 1975), Н. Альбертсон (Albertson, 1950), А. Кару (Karu, 1959), Р. Аккел (Akkel, 1967), Я. Эйларт (Eilart, 1963), Л.-К. Кэнигсон (Königsson, 1968), И. Роома и Р. Сепп (Rooma, Sepp, 1972; Rooma, 1976), Э. Розен (Rosen, 1982). Т. Липпмаа (Lippmaa, 1934) и Э. Пастак (Pastak, 1935) первыми изучали первичные смены прибрежных альваров на о-ве Сааремаа, где благодаря неотектоническим движениям грунт повышается со скоростью 2—3 мм в год (Валлнер, Желнин, 1975; Раукас, 1978), поэтому высота над уровнем моря указывает и на сукцессионный возраст экосистемы. Вопросы развития растительности мелких морских островков рассмотрены и Х.-Э. Ребассоо (Rebassoo, 1974, 1980). Далее к первичным сменам мы будем относить и развитие пастбищных альваров, хотя наблюдаемые там изменения частично обусловлены пастьбой, т. е. являются аллогенной сукцессией.

Теоретические основы

В развитии теории сукцессий можно различить два направления. Первое основывается на работах Ф. Клементса, А. Тэнсли и их сотрудников. В настоящее время экологи отрицают многие взгляды Ф. Клементса и соединяют классические принципы с более современными представлениями системного подхода. Изложены главные положения этой неоклассической теории (Одум, 1975; Odum, 1969; Уиттекер, 1980; Margalef, 1972; Collier и др., 1974). Эти положения очень широко цитируются в мировой литературе. Второе направление базируется на концепции Х. Глисона, современное развитие которой представлено в работах других авторов (Colinvaux, 1973; Drury, Nisbet, 1973; Miles, 1979). Изложен ряд альтернативных моделей механизма сукцессии (Horn, 1976; Connell, Slatyer, 1977), представлены новейшие редукционистские модели (Noble, Slatyer, 1980; Valk, 1981). По мнению сторонников первого направления, движущей силой сукцессии является изменение микросреды в результате жизнедеятельности организмов. Другое направление отрицает решающую роль реакции, а также направленность сукцессии и обязательную последовательность видов. По мнению сторонников этого направления, увеличение разнообразия, содержания гумуса и т. д. в ходе сукцессии не является закономерным, сукцессия как сто-

хастическое явление выражает только индивидуальные свойства видов (способы размножения, скорость роста, толерантность к стрессу). В этой статье ограничимся одним вопросом — каким образом сукцессионный возраст связан с другими характеристиками экосистемы.

Материал и методика

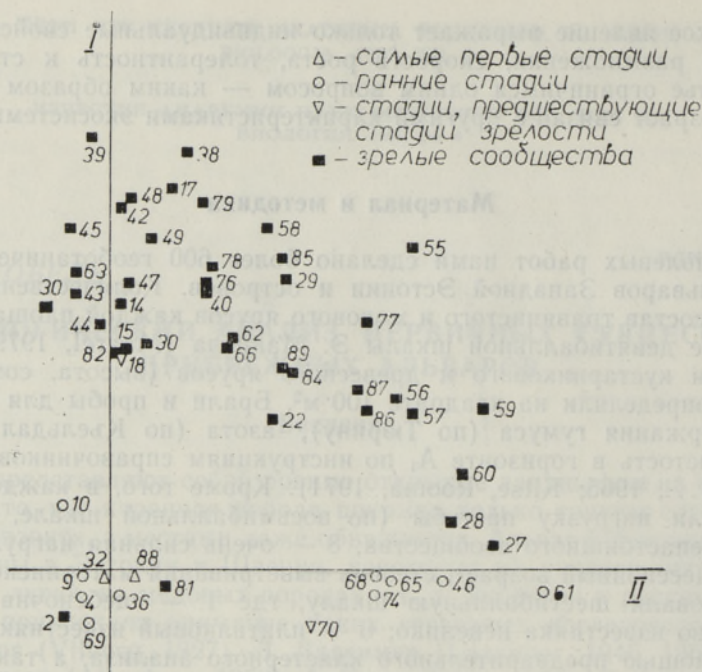
В ходе полевых работ нами сделано более 600 геоботанических описаний альваров Западной Эстонии и островов. Количественно описан видовой состав травянистого и мохового ярусов каждой площади (4 м²) на основе девятибалльной шкалы Э. Маарела (Maarel, 1979). Характеристики кустарникового и древесного ярусов (высота, сомкнутость, состав) определяли на квадрате 100 м². Брели и пробы для определения содержания гумуса (по Тюрину), азота (по Къельдалю), рН_{н.о} и каменистость в горизонте А₁ по инструкциям справочников (Агрохимические..., 1965; Kitse, Rooma, 1971). Кроме того, в каждом случае определяли нагрузку пастьбы (по восьмибалльной шкале, где 1 — оценка непахотного сообщества; 8 — очень сильная нагрузка пастьбы), сукцессионный возраст, степень выветривания материнской породы (использовали шестибалльную шкалу, где 1 — щебеночная морена, количество известняка невелико; 6 — плитняковый известняк).

С помощью предварительного кластерного анализа, а также с учетом разнообразия экологических условий составили специальный массив из 89 описаний. При статистической обработке использовали метод главных компонентов (МГК) и канонический анализ. Первый очень широко используется в экологии и описан в некоторых работах (Orloci, 1973, 1978; Лица, 1980 и др.). Возможные методы экологической интерпретации компонентов (факторов) описаны в работе В. И. Василевича (1972). Канонический анализ используется реже, его возможности в экологическом плане освещены в некоторых монографиях (Orloci, 1978; Pielou, 1977). Расчеты сделаны в Вычислительном центре Тартуского государственного университета. Описание общей схемы системы обработки данных приведено в работе Э. Эхасалу (1981), имеются также и описания конкретных алгоритмов (Эеремаа, 1976; Ehasalu и др. 1978; Tlaat, 1978; Koskel, Tiit, 1978; Сборник..., 1974). МГК, как известно, формально родственен факторному анализу (общие задачи, и, в известной мере, алгоритмы). Полагают, что наблюдаемые параметры можно заменить в таком же количестве новыми — линейными комбинациями первых. Последние называются главными компонентами, они независимы между собой и образуют по интенсивности влияния убывающий ранжированный ряд. С помощью канонического корреляционного анализа можно изучать отношения между двумя совокупностями переменных (например, среда — сообщество). В ходе анализа вычисляются новые признаки (канонические факторы) для обеих групп так, чтобы линейная корреляция между ними была максимальной. Факторы образуют убывающий ранжированный ряд.

Оба метода основаны на матрице линейных корреляций. Вычисляли и коэффициенты ранговой корреляции Спирмана, но они мало отличаются от первых.

Обсуждение результатов

В результате МГК (рисунок) для каждого геоботанического описания получены корреляции с главными компонентами (ординационными осями), которые, предположительно, отражают некоторые факторы среды. Пятнадцать компонентов охватывают 73% общей изменчивости,



а шесть первых — только 49%. Это говорит о многомерности изучаемого явления, так как явно преобладающие направления варьирования отсутствуют.

Компонент I (первая ось) прежде всего отражает сукцессионный фактор; его корреляция с логарифмом сукцессионного возраста 0,56 (0,50).^{*} Но значительную роль играет и пастыба (0,52). Влияние пастыбы сложным путем комбинируется с влиянием других факторов, компонент II (вторая ось) находится в корреляции только с нагрузкой пастыбы (0,65). Распределение 55 описаний по двум первым компонентам показано на рисунке. Нуль перед цифрами обозначает описание ранних стадий, сверху распределены описания зрелых альварных сообществ. Некоторые цифры, обозначающие описания пастбищных сообществ, располагаются у правого конца второй оси, а цифры, обозначающие непастбищные сообщества, — у левого. Но многие описания, находящиеся в большей корреляции со значением первой оси, не имеют сильных связей со значением второй, и наоборот.

Очевидно, различия в составе ранних и поздних стадий сукцессий не случайны, хотя и невелики. Здесь надо учитывать и влияние факторов несукцессионного характера. В первых стадиях сильное влияние оказывает море, поэтому в совокупность изучаемых сообществ включены только для описания самых ранних стадий (32,88). В следующих стадиях прямое влияние моря существует, но оно заметно слабее. Но свою роль играет и локальное варьирование дефицита влаги: в более поздних стадиях (на более высоких местах) он сильнее. Но в общем существуют виды, которые, предположительно, растут в ранних стадиях (*Festuca arundinaceae*, *Potentilla anserina* и др.) или имеются там в обилии (*Vicia gracca*, *Arrhenatherum elatius*, *Rhinanthus minor*). Совместное влияние сукцессии и пастыбы (для компонента I, см. рисунок) можно объяснить с помощью теории Дж. Грайма (Grime, 1979), по которой в ранних стадиях, где уровень ресурсов (питательных

^{*} Здесь и дальше первая цифра обозначает коэффициент линейной корреляции, а цифра в скобках — коэффициент Спирмана.

веществ и т. д.) выше, растут т. н. конкуренты (С-стратегисты); а в поздних стадиях, где существуют многие факторы стресса, преобладают стресс-толераторы (S-стратегисты). Пастыба является фактором стресса, поэтому при довольно больших нагрузках характерная альварная растительность (приспособленная к дефициту влаги, избытку Са в почве, постоянной пастыбе и другим факторам стресса) существует уже на ранних стадиях. При отсутствии пастыбы обычно на ранних стадиях доминируют С- или СS-стратегисты (кроме названных, *Anthriscus sylvestris*, *Geranium sylvaticum*, *Valeriana officinalis*).

Учитывая, что степень случайности характеристики признаков объекта исследования весьма значительна, а метод анализа линейный, здесь нельзя ожидать явных и сильных корреляций.

Для выяснения отношения между показателями более общего характера (видовое разнообразие и покрытие травянистого и кустарникового яруса, сомкнутость древесного яруса) и процессом сукцессии, а также другими факторами среды, были проведены два варианта канонического анализа. Первый вариант дал возможность изучить влияние т. н. внешних факторов (сукцессия, пастыба, материнская порода) на экосистему (растительное сообщество и почва; микрофлору и фауну не рассматривали). Первый канонический фактор (таблица) в основном определен двумя признаками: содержанием гумуса в горизонте А₁ и характером материнской породы (канонические переменные —0,72 и —0,81), это значит, что именно характер породы (точнее, степень выветривания и коррелирующее с ней содержание СаСО₃) в основном определяет содержание гумуса. С последним коррелируют содержание азота ($r=0,90$), удельная поверхность ($r=0,92$) и емкость поглощения, по данным Э. Китсе и И. Роома (1974) ($r=0,95$). Механизм такого явления — возникновение устойчивых Са-гуматов в условиях избытка Са и дефицита влаги — обсужден в работе Л. Рейнтама (1971), такую тенденцию отмечают и другие авторы (Sepp, Rooma, 1970).

Влияние сукцессионного процесса на содержание гумуса, по нашим данным, незначительное ($r=0,02$). При первом каноническом факторе канонические переменные сукцессионного возраста и содержания гу-

	Первый вариант		Второй вариант
	Номер канонического фактора		
	1.	2.	1.
I группа признаков	У —0,72	—0,43	У —0,41
	РТ 0,43	—0,10	К 0,12
	ПТ —0,03	0,09	pH —0,54
	РК 0,03	—0,25	МП 0,58
	ПК 0,17	—0,35	lnC —0,42
	ЗД 0,27	—0,63	С/N —0,40
	С/N 0,14	0,05	Па 0,41
II группа признаков	МП —0,81	—0,02	РТ —0,29
	lnC 0,57	—0,52	ПТ 0,25
	ПА 0,11	0,86	РК 0,47
			ПК —0,12
			ЗД —0,78

Результаты канонического анализа. Величины канонических переменных. У — содержание углерода в почве; РТ и ПТ — разнообразие и покрытие травянистого яруса; РК и ПК — разнообразие и покрытие кустарникового яруса, ЗД — замкнутость древесного яруса, С/N — отношение содержания углерода и азота в почве; МП — обратные величины степени выветривания материнской породы; lnC — логарифм сукцессионного возраста; Па — нагрузка пастыбы, К — каменистость почвы.

муса даже имеют различные знаки. Следовательно, наши результаты не подтверждают положения классической теории о всеобщем увеличении содержания гумуса в ходе сукцессии. В общем, после первичного и довольно быстрого образования гумуса (на основе остатков фукуса) содержание его не демонстрирует очевидной связи с сукцессионным возрастом. Второй канонический фактор в основном определен нагрузкой пастьбы и сомкнутостью деревьев (переменные 0,86 и $-0,63$). Обратная связь этих факторов возможна, потому что пастьба, как отмечал уже Г. Вильберг (Vilberg, 1927), — главный фактор, который вместе с эдафическими условиями препятствует образованию леса на альварах. Большие отрицательные величины имеет и логарифм сукцессионного возраста. Единонаправленность динамики этого параметра и сомкнутости деревьев объясняется типичной последовательностью жизненных форм в ходе сукцессии. На альварах этой последовательности обычно препятствует пастьба. Канонические переменные в отношении третьего фактора, по распределению «Хи-квадрат», уже незначимы.

Второй вариант анализа проводили для изучения влияния факторов среды (в том числе и почвенных) на растительное сообщество. Здесь, по распределению «Хи-квадрат», значимые переменные имеет только первый канонический фактор. Наивысшие переменные имели: сомкнутость деревьев ($-0,78$), разнообразие кустарникового яруса ($-0,47$), рН ($-0,54$) и степень выветривания материнской породы ($-0,58$). Для сукцессионного возраста величина переменной $-0,42$. Отсутствие больших величин переменных (кроме одной) заметно затрудняет экологическую интерпретацию. Более явна связь между признаками наивысших переменных, т. е. между степенью выветривания породы и сомкнутостью древесного яруса. На более монолитной породе образование древесного яруса происходит более медленно и в основном около трещин.

Итак, сукцессионный процесс оказывает определенное влияние на видовой состав, а также на некоторые другие характеристики альварной экосистемы, но вместе с ним существенно влияют и другие факторы (пастьба, характер материнской породы). Смена видов в ходе сукцессии, очевидно, не так связана с реакцией (по Ф. Клементсу) растений, как с более высоким содержанием в почве питательных веществ в первых стадиях, что позволяет расти *C*- и *CS*-стратегистам. Это совпадает с точкой зрения В. Х. Драри и И. К. Т. Нисбета (Drury, Nisbet, 1973), которые утверждают, что сукцессия — это просто выявление различных толерантностей к стрессу у различных видов. Но в то же время все-таки существует определенный временной порядок видов: у инициальных сообществ имеются свои характерные виды. Это, в свою очередь, отвечает взглядам умеренных органицистов, которые говорят об открытом, переходном и закрытом (Moss, 1907) или об открытом, закрытом и сформированном сообществах (Сукачев, 1928); об этапах колонизации, изменении и стабилизации (Morrison, Yarrington, 1974); о неинтерактивных, интерактивных и равновесных фазах (Wilson, 1969; Simberloff, 1970). Но наши результаты указывают и на значительную роль случайности изучаемого процесса. Следовательно, нельзя предпочесть ни неоклассическую, ни индивидуалистическую теорию, а следует стремиться к их синтезу; последнего, по мнению Дж. Майлса (Miles, 1979), пока не существует.

Приведенный здесь экологический анализ недостаточно полон из-за линейности использованных методов. Хотя требования к нелинейным методам, а также реальные возможности их использования были показаны уже И. Ной-Мейром (Noy-Meir, 1974), математические и технические трудности до сих пор не устранены, что препятствует более широкому применению этих методов. А нелинейность многих экологических

связей очевидна. Надеемся, что дальнейшее использование нелинейных методов еще лучше позволит объяснить всю сложность экологических связей при первичных сукцессиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Агрохимические методы исследования почв. М., 1965.
- Валлнер Л. А., Желнин Г. А. Новая карта изобар территории ЭССР. — В кн.: Современное движение территории Прибалтики. Тарту, 1975, 48—57.
- Василевич В. И. Количественные методы изучения структуры растительности. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, I. М., 1972, 7—83.
- Китсе Э., Роома И. Емкость поглощения и удельная поверхность рендзин ЭССР. — Сб. науч. тр. ЭСХА, 1974, 92, 33—41.
- Лиена И. Я. Математические методы в биологических исследованиях. Рига, 1980.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
- Раукас А. Плейстоценовые отложения ЭССР. Таллин, 1978.
- Рейнтам Л. Почвообразование на моренах и двучленных породах Эстонии. — Сб. науч. тр. ЭСХА, 1971, 75, 3—77.
- Сборник научных программ на ФОРТРАНе. М., 1974.
- Сукачев В. Растительные сообщества. Л.—М., 1928.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.
- Эхасалу Э. Информационный граф для системы STP—SSP. — Тр. ВЦ ТГУ, 1981, 46, 22—49.
- Эеремаа Р. Кластер — анализ при задаче таксономии. — Тр. ВЦ ТГУ, 1976, 36, 59—80.
- Akkel, R. Eesti lage- ja põõsasloodude taimkaitest. — LUS aastaraamat, 1967, 58, 70—92.
- Albertson, N. Das Große Südliche Alvar der Insel Öland. — Svensk Bot. Tids., 1950, 44, 269—331.
- Colinvaux, P. A. Introduction to Ecology. N. Y., 1973.
- Collier, B. D., Cox, G. W., Johnson, A. W., Miller, P. C. Dynamic Ecology. London, 1974.
- Connell, J. H., Slatyer, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. — Amer. Nat., 1977, 111, 1119—1144.
- Drury, W. H., Nisbet, I. C. T. Succession. — J. Arnold Arbor., 1973, 54, 331—368.
- Ehasalu, E., Koskel, S., Tiit, E., Tooding, L.-M. Programmipaketi SSP kasutamise. Tartu, 1978.
- Eilart, J. Pontiline ja pontosarmaatiline element Eesti flooras. Tartu, 1963.
- Grime, J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. N. Y., 1979.
- Horn, H. Succession. — In: Theoretical Ecology. London, 1976, 187—204.
- Karu, A. Loodude mõistest ja majanduslikust kasutamisest Eestis. — LUS aastaraamat, 1959, 51, 7—22.
- Kitse, E., Rooma, I. Mullateaduse laboratoorne praktikum. Tartu, 1971.
- Koskel, S., Tiit, E. Regressioonanalüüs. — Programme kõigile, 1978, 14, 43—49.
- Königsson, L.-K. The Holocene history of the Great Alvar of Öland. — Acta Phyt. Suec., 1968, 55, 1—172.
- Laasimer, L. Loometsa ökoloogiast. — TRÜ Toim. Biol., 1946, 2, 1—83.
- Laasimer, L. Eesti NSV taimkate. Tallinn, 1965.
- Laasimer, L. Eesti lood ja loometsad, nende kaitse. — Rmt.: Eesti loodusharulduste kaitseks. Tallinn, 1975.
- Lippmaa, T. Vegetatsiooni geneesist maapinna tõusu tõttu merest kerkivate saartel Saaremaa looderannikul. — Acta Inst. Horti Bot. Univ. Tartuensis, 1934, 4, 3—38.
- Wan der Maarel, E. Transformation of cover — abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. — Vegetatio, 1979, 39, 97—114.
- Margalef, R. Perspectives in Ecological Theory. Chicago, 1968.
- Looalade metsastamise ja loometsade majandamise küsimusi. Tartu, 1957.
- Miles, J. Vegetation Dynamics. London, 1979.
- Morrisson, R. G., Yarranton, G. A. Vegetational heterogeneity during a primary sand dune succession. — Can. J. Bot., 1974, 52, 397—410.
- Moss, C. E. Succession of plant formations in Britain. — Rept. Brit. Assoc., 1907.
- Noble, I. R., Slatyer, R. O. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. — Vegetatio, 1980, 43, 5—21.
- Noy-Meir, I. Catenation: quantitative methods for the definition of coenoclines. — Vegetatio, 1974, 29, 89—99.
- Odum, E. P. The strategy of ecosystem development. — Science, 1969, 164, 262—270.
- Orloci, L. Multivariate Analysis in Vegetation Research. The Hague, 1978.
- Pastak, E. Harilaidu taimkate. — LUS aruanded, 1935, 42, 70—113.
- Pielou, E. C. Mathematical Ecology. N. Y., 1977.

- Rebassoo, H.-E. Matsalu RL laidude taimkattest seoses laidude vanusega. — *EGS* aastaraamat, 1974, 122—133.
- Rebassoo, H.-E. Vilsandi RL taimkatte genesist. — *Rmt.: Vilsandi RL 70. aastapäevale pühendatud ettekannete teesid*, 1980, 23—25.
- Rooma, I. Paepealsed mullad Eestis. — *ELUS* aastaraamat, 1976, 64, 65—78.
- Rooma, I., Sepp, R. Alvar Soils (Limestone-Rendzinas) in the Estonian SSR. — In: *Estonia. Geographical Studies*, 1972, 55—60.
- Rosen, E. Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of south Öland, Sweden. — *Acta Phyt. Suec.*, 1982, 72, 1—104.
- Sepp, R., Rooma, I. Virtsu—Laelatu—Puhtu kaitseala mullastik. — *Rmt.: Lääne-Eesii rannikualade loodus*, 1970, 83—108.
- Simberloff, D. S. Equilibrium theory of islands biogeography and ecology. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1970, 5, 161—182.
- Traat, I. Faktoranalüüs. — *Programme kõigile*, 1978, 14, 50—66.
- Van der Valk, A. G. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. — *Ecology*, 1981, 62, 688—696.
- Vilberg, G. Loost ja lootaimkonnast Ida-Harjumaal. — *LUS aruanded*, 1927, 34, 11—139.
- Wilson, E. O. The species equilibrium. — *Brookhaven Symp. Biol.*, 1969, 22, 38—47.

Тартуский государственный
университет

Поступила в редакцию
21/III 1983

Martin ZOBEL

RANNAÄRSETE ALVARITE PRIMAARSE SUKTSESSIOONI ÖKOLOOGILINE ANALÜÜS

Artiklis on käsitletud alvari-ökosüsteemide primaarset suktsessiooni Lääne-Eesti rannikualadel, kus maapind tõuseb merest 2—3 mm aastas. Taimekooslusi ordineeriti peakomponentmeetodil ning arutati ordinatsioonitelgede korrelatsioonid keskkonnafaktoritega. Koosluse liigiline koostis oli põhiliselt määratud suktsessioonilise vanuse ja karjatamiskoomusega. Üldisemate karakteristikute seoseid uuriti kanoonilise analüüsi abil. Mulla huumusesisaldus sõltus esmajoones lähtekivimi murenemisastmest. Puurinde tihedus korreleerus tugevamini karjatamiskoomusega, samuti aga lähtekivimi murenemisastme ja suktsessioonilise vanusega. Liigierisus suktsessioonilise vanusega olulist korrelatsiooni ei omanud. Liikide vaheldumine suktsessiooni käigus sõltub põhiliselt vabade ressurside olemasolust varastes staadiumides, mis võimaldab C- ja CS-strateegide kasvu. Ressurside vähenemine on seotud taimekoosluse arenguga. Seega tuleb suktsessiooni mehhanismi selgitamisel sünteesida neoklassikalise ja individualistliku teooria seisukohti.

Martin ZOBEL

ECOLOGICAL ANALYSIS OF PRIMARY SUCCESSIONS OF COASTAL ALVAR ECOSYSTEMS

The succession of alvar ecosystems was studied in the coastal zone of western Estonia, where the ground rises from the sea at the rate of 2—3 mm in a year. Principal component analysis was used for the purpose of ordinating the relevés and calculating the correlations between the ordination axes and environmental parameters. The species composition of the communities was mainly determined according to the successional age and the intensity of grazing. The coefficient of those factors became evident: in case of heavy grazing the S-strategists prevail at the early stages instead of the C-strategists. For the investigation of the relationship between some general parameters, the canonical correlation analysis was used in two variants: the plant community *versus* environment (incl. soil), and ecosystem (plant community + soil) *versus* environment. The humus content of the soil, which is in a high correlation with several other parameters, inversely depended on the weathering degree of the parent material. The density of the tree layer correlated highly with the intensity of grazing, and also with the weathering degree of the parent material and with the successional age. The species diversity did not reveal any evident correlation with succession. The alternation of species in the course of succession depends mainly on the level of the available resources. At the early stages the level is relatively high, enabling the growth of the C- and CS-strategists. The amount of the resources decreases as a result of the development of plant community, i.e. due to the reaction of plants. Consequently the explanation of the mechanism of the succession requires a synthesis of the neoclassical and the individualistic theory.