

КРАЕВОЙ ЭФФЕКТ ДЛЯ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ

© 2018 г. Д. В. Веселкин^а, *, А. А. Коржиневская^а, Е. Н. Подгаевская^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 02.04.2018 г.

Оценивали проявление краевого эффекта для травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов г. Екатеринбурга (Средний Урал; подзона южной тайги) на 14 трансектах (серии из 6–10 площадей размером 400 м², сопряженные в линию длиной 140–260 м от края в глубь леса перпендикулярно его границе). Границы лесов различались по времени возникновения (до 9 лет и старше 20 лет) и типу (примыкали к автодорогам и пустырям). Краевой эффект для травяно-кустарничкового яруса урбанизированных лесов проявлялся в увеличении разнообразия, но не общего обилия трав. Основные компоненты краевого эффекта – увеличение видового богатства и обилия растений нелесных ценологических групп (луговых, рудеральных). Вблизи границ лесов также возрастали богатство и обилие чужеродных растений и граминоидов (злаков и осок). Глубина краевого эффекта в среднем была 32 м. Для некоторых характеристик контрастность краевых эффектов увеличивается со временем или при дополнительной трансформации условий вблизи автомагистралей.

Ключевые слова: фрагментация, урбанизация, лесопарки, травянистые растения, границы сообществ, разнообразие, кусочно-линейная регрессия

DOI: 10.1134/S0367059718060136

Размер местообитаний, связанность местообитаний и краевой эффект – основные пространственные факторы состояния, и в частности разнообразия растительных сообществ [1–4]. Актуальность их изучения объясняется увеличением степени фрагментации местообитаний вследствие человеческой деятельности в большинстве регионов мира [5]. Наиболее важны и поэтому интенсивно изучаются краевые эффекты в лесных экосистемах [1, 6, 7].

Краевой эффект не приводит ни к однозначному повышению, ни к однозначному снижению разнообразия растений. В специальном метаанализе [7] в 30 случаях наблюдалось увеличение богатства растений на границах местообитаний, но в 12 – снижение. Показана [8] большая дисперсия различий между оценками разнообразия растений на линейных коммуникациях и в прилегающих сообществах: 26 случаев увеличения разнообразия и 11 случаев, когда оно не наблюдалось. Такая неоднородность оценок свидетельствует о необходимости поиска ее причин. Из вероятных причин гетерогенности краевых эффектов важными могут быть, во-первых, зональные и типологические особенности растительности и, во-вторых, особенности, связанные с интенсивностью проявления сопутствующих факторов, действующих на границах лесов.

В разных биомах краевые эффекты изучены с разной полнотой. Относительно много исследований последствий фрагментации, в том числе краевых эффектов, выполнено в тропических и широколиственных лесах, заметно меньше – в бореальных лесах и арктической зоне [обзоры 1, 7]. При этом выраженность краевых эффектов в том числе зависит от климатических условий [1, 9], и в северном полушарии есть тенденция уменьшения их амплитуды с продвижением на север [9].

Фрагментация местообитаний – важное следствие урбанизации. В целом в городах умеренного климата разнообразие и обилие травяно-кустарничкового яруса на границах лесов выше, чем в их внутренних частях [2, 10], как за счет местных, в том числе лесных, видов [2, 10, 11], так и чужеродных [2, 10–13]. Только в небольшом числе работ сделан вывод, что краевой эффект для разнообразия почвенной растительности городских лесов не выражен [13].

Специфика трансформации сообществ растений и проявления краевых эффектов при урбанизации связаны с расселением чужеродных растений [14–16], особыми условиями распространения диаспор на дорогах и других линейных коммуникациях [8, 17–19], сочетанием краевых эффектов с рекреационными [20, 21]. Известно, что вблизи дорог на границах сообществ

изменения режимов абиотических факторов особенно контрастны [1, 22]. Ранее было показано [23], что для состояния древостоя в урбанизированных лесах г. Екатеринбурга краевой эффект очень сильно зависит от возраста границ.

Цель настоящей работы — оценить краевой эффект для травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов крупного города в подзоне южной тайги. Проверили две гипотезы, сформулированные как наиболее вероятные на основании суммирования результатов опубликованных данных: 1) краевой эффект для травяно-кустарничкового яруса урбанизированных лесов проявляется в увеличении общего разнообразия и обилия растений на границах лесов вследствие односторонних реакций типичных лесных (местных, многолетних) и нелесных (чужеродных, опушечных, луговых и др.) видов; 2) краевой эффект сильнее выражен вблизи старых, длительно существующих границ лесов по сравнению с молодыми и вблизи границ, примыкающих к дорогам, по сравнению с границами вблизи пустырей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район и участки. Екатеринбург — крупный город на Среднем Урале с населением 1.5 млн человек, расположен в южно-таежной подзоне бореальной зоны. Климат умеренно континентальный: средняя температура +3°C, января —12.6°C, июля +19.0°C, средняя годовая сумма осадков 537 мм. В окрестностях преобладают сосновые с лиственными травяные, травяно-кустарничковые и зеленомошные леса [24] на дерново-подзолистых почвах и буроземах. Территория города сильно загрязнена из-за большого числа промышленных предприятий и высокой плотности автотранспортной сети [25, 26].

Городские леса описаны в лесопарке “Юго-Западный”, расположенном в 5–7 км от центра города. Леса попали в зону активного освоения 40–45 лет назад. Это остатки естественных лесов, возникших до начала городской застройки. Древостои относительно одновозрастные; возраст деревьев основного поколения — 90–120 лет [27, 28]. Почвы средне- и слабокаменистые типичные и оподзоленные буроземы, сформированные в условиях хорошего дренажа. Основные черты их трансформации типичны для влияния урбанизации: подщелачивание верхних горизонтов на 0.2–0.5 ед. рН (в загородных лесах рН_{водный} лесной подстилки равен 5.0–5.5, гумусового горизонта 5.4–5.7), увеличение насыщенности обменного комплекса кальцием, обогащение подвижными формами азота [29]. Лесопарк состоит из четырех пространственно разделенных автодорогами или пустырями массивов площадью 40–150 га, разрывы между стенами леса составляют 100–200 м.

Экспериментальная схема. Для анализа краевого эффекта учетные площади размещали вдоль линий (трансект) длиной (90) 140–260 м, перпендикулярных границам лесов. “Граница леса” — разделительная линия, проходящая через основания стволов крайних в массиве взрослых деревьев сосны. Трансекта обычно состояла из 10 (в нескольких случаях 6–9) учетных круговых площадей радиусом 11.3 м (площадью 400 м²), расположенных через 23–30 м. Места закладки трансект подбирали в древостоях естественного происхождения с преобладанием деревьев сосны возрастом не менее 100 лет. Все трансекты расположены на участках в транзитных элементах рельефа с лесорастительными условиями, соответствующими разнотравной группе типов леса. Избегали мест с недавними или крупными антропогенными нарушениями почвенного покрова (дороги, раскопы) и древостоя (пожары, рубки). Первую площадь прямоугольной формы размером 11.3 × 35.4 м и площадью 400 м² закладывали непосредственно на границе леса, остальные описания выполняли на круговых площадях, в центре каждой из которых было взрослое дерево *Pinus sylvestris* L. В среднем на каждой площади было 12.5 деревьев сосны (от 3 до 23) [23].

Трансекты различались по давности возникновения и типу границы [23]. Границы, возникшие не более 9 лет назад, считали молодыми, не менее 20 лет назад — старыми. По типу границы трансекты разделили на примыкающие к автодорогам с интенсивным движением или к пустырям (незастроенным участкам без дорог). Всего заложено 14 трансект (129 площадей). Трансекты подразделены следующим образом: молодые вблизи дорог — 6 трансект (54 площади); молодые вблизи пустырей — 2 (19); старые вблизи дорог — 4 (36); старые вблизи пустырей — 2 (20).

Типологически изученные сообщества были достаточно однотипны. Описания разделились на сообщества двух типов: на 118 площадях представлены варианты сообществ сосняков крапивно-снытевых с малиной и хорошо развитым подлеском, на 11 — варианты сообществ сосняков тростниково-вейниково-черничных.

Геоботанические описания. В июне–августе 2016 г. выполнено 129 описаний. Регистрировали число видов растений в травяно-кустарничковом ярусе и подлеске и проективное покрытие надземных органов каждого вида растений в процентах.

Характеристики сообществ. Характеристика видового богатства — плотность видов, т.е. число видов на 400 м² (общее и отдельных групп). Меры обилия: 1) общее проективное покрытие, определенное в поле для травяно-кустарничкового яруса в целом; 2) суммарное проективное покрытие для групп видов; это сумма покрытий отдельных видов, отнесенных к группе. Выделяли группы видов: 1) по ценотической приуроченности — лесные

и нелесные; к последним отнесены луговые, опушечные, рудеральные и др.; 2) по происхождению – аборигенные и чужеродные [по: 30, 31]; 3) по типу онтогенеза – малолетние (одно- и двулетние) и многолетние; 4) по жизненной форме – разнотравье (все двудольные травы и некоторые однодольные с широкими листьями); граминоиды (растения граминоидной жизненной формы: виды семейств Poaceae, Cyperaceae [*Carex cinerea* Poll., *C. macroura* Meinsh., *C. montana* L., *C. pallescens* L.] и Juncaceae [*Luzula pallescens* Sw., *L. pilosa* (L.) Willd.]); другие (двудольные кустарнички, папоротники, хвощи).

Анализ данных. Использовали разные варианты общих линейных моделей (*GLM*), в том числе линейную (*LR*) и кусочно-линейную (*PLR*) регрессии. Выраженность краевого эффекта оценивали по характеру зависимости “расстояние от границы леса–параметр”, значимость – по значимости *LR*-аппроксимации, описывающей изменение параметра с удалением от края леса, глубину – абсциссой точки разрыва при аппроксимации зависимости “расстояние от границы леса–параметр” при *PLR*-аппроксимации, которую строили итерационным методом как комбинацию двух лучей с разным наклоном. Для встречаемости чужеродных видов использовали аппроксимацию логистической функцией. Амплитуду краевого эффекта оценивали величиной D [1]:

$$D = (e - i)/(e + i), \quad (1)$$

где e – значение параметра вблизи края леса; i – во внутренней части леса.

Дополнительно к *GLM* использовали смешанные линейные модели (*LMM*) со случайным эффектом, в которых фиксированными факторами были расстояние от границы леса, возраст и тип границы, а случайным – номер трансекты. Это позволило учесть индивидуальные различия между трансектами. Расчеты выполнены в пакетах STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., 1984–2007) и JMP 10.0.0 (SAS Institute Inc., USA, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значимость краевого эффекта. Краевой эффект установлен для 7 из 9 характеристик α -разнообразия, но только для 3 из 9 характеристик обилия травяно-кустарничкового яруса (табл. 1).

От края внутрь леса снижалась плотность видов, т.е. число видов на 400 м²: общая (рис. 1а), нелесных (рис. 1в), аборигенных, многолетних, разнотравья, граминоидов и чужеродных (см. табл. 1), а также встречаемость (рис. 1г) чужеродных видов. Обычно на одной площади был один чужеродный вид; только на трех площадях было по два вида. Таким образом, распределение числа чужеродных видов близко к биномиальному, ка-

ким описывается встречаемость: есть – нет. Для аппроксимации этих данных использовали логистическую функцию. Значимость краевого эффекта для чужеродных растений несомненна и в этом случае: $\chi^2 = 12.63$; $dF = 1$; $P = 0.0004$.

От края в глубину леса снижалось покрытие нелесных растений (рис. 1ж), чужеродных растений и граминоидов (рис. 1з). Для степени покрытия растений других групп и общего покрытия (рис. 1б) травяно-кустарничкового яруса краевого эффект не установлен. Разнообразии травяно-кустарничкового яруса, судя по индексу Шеннона (рис. 1д), с удалением от края в глубь леса снижается, а степень доминирования самого обильного вида – увеличивается (рис. 1е).

Краевой эффект – значимый, но не ведущий фактор состояния травяно-кустарничкового яруса городских лесов. В тех случаях, когда краевой эффект был значим, средний $R^2 = 0.09$ при *LR*-аппроксимации. Сильнее изменчивость характеристик травяно-кустарничкового яруса определялась различиями между трансектами, т.е. между разными участками лесов. Эту изменчивость оценили в *LMM*. Судя по разностям значений R^2 в *LR* и *LMM*, с особенностями разных трансект связано около 32% (для всех характеристик травяно-кустарничкового яруса) или 26% (для характеристик со значимым краевым эффектом) изменчивости. Следовательно, как фактор состояния травяно-кустарничкового яруса краевой эффект в 2.5–3 раза слабее, чем эффекты, которые обуславливают иную мозаичность лесов в масштабе сотен метров. Важно, что при оценках с помощью *LR* и *LMM* списки характеристик, для которых краевой эффект значим, совпадают. Следовательно, особенности отдельных участков лесов не влияли и не обуславливали проявление краевого эффекта.

Глубина краевого эффекта – это удаление от границы, на котором характеристики стабилизировались, т.е. не изменялись при дальнейшем углублении в лес. Глубину оценивали, только если краевой эффект был значим при *LR*-аппроксимации. Численно глубину находили с помощью *PLR*-аппроксимации, в том числе, хотя и несколько условно, для встречаемости чужеродных видов (см. рис. 1г). Это сделано для единообразия измерений.

В отношении всех характеристик, для которых определили краевой эффект, удалось установить и его глубину (табл. 2). Минимальная глубина краевого эффекта (16–20 м) найдена для богатства и обилия чужеродных растений, максимальная (40–50 м) – для индексов разнообразия и доминирования. Средняя для всех характеристик глубина краевого эффекта составила 32 м с 95%-ным доверительным интервалом 27–38 м.

Средний R^2 для *PLR*-аппроксимаций составил 0.21. Следовательно, предполагая пороговое про-

Таблица 1. Направление и значимость краевого эффекта для характеристик травяно-кустарничкового яруса ($n = 129$) при использовании линейной регрессии (*LR*) и смешанной линейной модели с номером трансекты в качестве случайного эффекта (*LMM*)

Характеристика	<i>LR</i>			<i>LMM</i>	
	<i>b</i> *	<i>P</i> **	<i>R</i> ^{2***}	<i>P</i> **	<i>R</i> ^{2***}
Число видов на 400 м ² :					
все виды	-4.35	0.0015	0.076	0.0008	0.379
группы видов:					
по ценотической приуроченности:					
лесные	-0.92	0.3990	0.006	0.4456	0.498
нелесные	-3.47	<0.0001	0.170	<0.0001	0.331
по происхождению:					
аборигенные	-4.27	0.0021	0.072	0.0011	0.385
чужеродные	-0.19	0.0005	0.091	—	—
по типу онтогенеза:					
малолетние	-0.20	0.1934	0.013	0.3417	0.287
многолетние	-4.49	0.0004	0.096	0.0003	0.353
по жизненной форме:					
разнотравье	-3.46	0.0017	0.075	0.0019	0.330
граминоиды	-1.06	0.0011	0.080	0.0006	0.342
Проективное покрытие:					
общее	-4.25	0.1388	0.017	0.1795	0.436
групп видов:					
по ценотической приуроченности:					
лесные	-4.32	0.2740	0.009	0.3318	0.431
нелесные	-2.59	0.0040	0.063	0.0018	0.307
по происхождению:					
аборигенные	-6.90	0.0906	0.022	0.0906	0.424
чужеродные	-0.01	0.0023	0.071	—	—
по типу онтогенеза:					
малолетние	-0.08	0.2545	0.010	0.6197	0.416
многолетние	-7.76	0.0641	0.027	0.0652	0.451
по жизненной форме:					
разнотравье	-0.62	0.8756	0.000	0.8443	0.435
граминоиды	-5.09	0.0001	0.112	<0.0001	0.255
Индекс Шеннона	-0.27	0.0001	0.115	<0.0001	0.392
Индекс Бергера—Паркера	+0.04	0.0229	0.040	0.0139	0.224

Примечания: * — регрессионный коэффициент, показывающий величину изменения характеристики при удалении на 100 м от края леса; ** — значимость краевого эффекта; *** — коэффициент детерминации для полной модели; прочерк означает, что параметры модели лежат вне области реальных значений R^2 . Полужирным шрифтом отмечены значимые эффекты.

явление краевого эффекта, удалось в 2–2.5 раза лучше объяснить изменчивость характеристик травяно-кустарничкового яруса, чем предполагая его монотонный характер.

Амплитуда краевого эффекта — это мера контрастности изменения состояния характеристик на границе леса, изменяющаяся от -1 до +1. Контрастнее всего вблизи границ увеличивались богат-

ство и обилие чужеродных растений (см. табл. 2). Например, средняя плотность чужеродных видов внутри лесов (на дистанциях больше 50 м от края) была 0.10 ± 0.03 вида/400 м², а вблизи границ (0–15 м) — 0.69 ± 0.18 видов/400 м². Это примерно 7-кратные различия, обусловленные в первую очередь низкой встречаемостью чужерод-

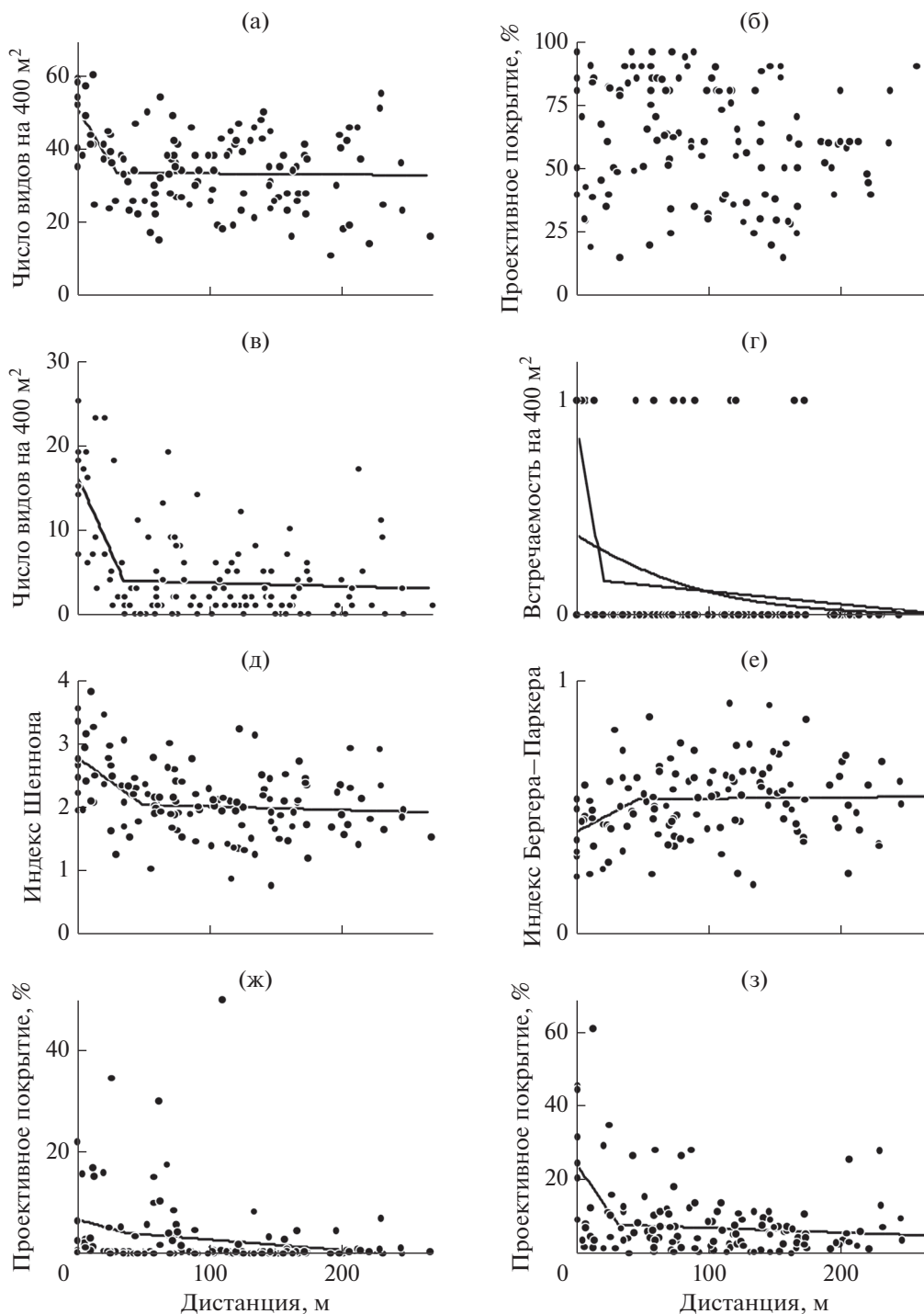


Рис. 1. Характеристики травяно-кустарничкового яруса урбанизированных лесов в зависимости от дистанции от границ леса: а – общее число видов; б – общее проективное покрытие; в – число нелесных видов; г – встречаемость адвентивных видов; д – индекс Шеннона; е – индекс Бергера—Паркера; ж – покрытие нелесных видов; з – покрытие граминоидов. Аппроксимация уравнением кусочно-линейной регрессии (а, в–з) и логистической функции (г).

ных видов во внутренних частях лесопарка. Наименее контрастно изменялись общая плотность видов, плотности аборигенных и многолетних видов, плотность видов граминоидов, индексы Шеннона и Бергера—Паркера. Например, общая

плотность видов внутри лесов была 33.39 ± 1.02 , а на краях – 35.33 ± 2.59 видов/400 м² (различие на 6%); значения индекса Шеннона внутри лесов были 1.99 ± 0.05 , а на краях – 2.68 ± 0.15 (различия на 35%).

Таблица 2. Глубина и амплитуда краевого эффекта для характеристик травяно-кустарничкового яруса ($n = 129$)

Характеристика	Кусочно-линейная регрессия		Амплитуда
	глубина ($x \pm SE$)	R^2	
Число видов на 400 м ² :			
все виды	30 ± 8	0.215	0.18
нелесные	35 ± 6	0.404	0.36
аборигенные	30 ± 8	0.204	0.18
чужеродные	20 ± 6	0.217	0.72
многолетние	30 ± 7	0.259	0.19
разнотравье	30 ± 7	0.239	0.22
граминоиды	37 ± 15	0.135	0.16
Проективное покрытие:			
нелесные	39 ± 61	0.067	0.46
чужеродные	16 ± 4	0.255	0.90
граминоиды	32 ± 9	0.237	0.51
Индекс Шеннона	50 ± 14	0.204	0.17
Индекс Бергера–Паркера	40 ± 18	0.082	–0.12

Таблица 3. Значимость (значения P) влияния факторов на характеристики травяно-кустарничкового яруса ($n = 129$) в GLM

Характеристика	Источник изменчивости					R^2
	дистанция [1]	возраст границы [2]	тип границы [3]	[1]× [2]	[1]× [3]	
Число видов на 400 м ² :						
все виды	0.0287*	0.7088	0.1149	0.1119	0.5263	0.117
нелесные	<0.0001	0.3161	0.0054	0.9288	0.9120	0.225
аборигенные	0.0359	0.7342	0.1170	0.1063	0.5242	0.113
чужеродные	0.0019	0.4516	0.3466	0.7376	0.8289	0.102
многолетние	<0.0001	0.9096	0.2688	0.0994	0.5986	0.127
разнотравье	0.0335	0.9852	0.2561	0.4019	0.4064	0.096
граминоиды	0.0114	0.0545	0.1795	0.0070	0.9350	0.163
Проективное покрытие:						
нелесные	0.0021	0.0067	0.4085	0.0763	0.5541	0.149
чужеродные	0.0166	0.8928	0.4101	0.4270	0.8933	0.081
граминоиды	0.0020	0.8722	0.2131	0.2778	0.9211	0.130
Индекс Шеннона	<0.0001	0.4867	<0.0001	0.2801	0.1358	0.256
Индекс Бергера–Паркера	0.0004	0.1217	0.0010	0.2524	0.0032	0.176

*Полужирным шрифтом отмечены значимые эффекты.

Краевой эффект в связи с возрастом и типом границ. Краевой эффект для некоторых характеристик травяно-кустарничкового яруса модифицировался возрастом (молодые – старые) и типом (дороги – пустыри) границ леса (табл. 3). Средний R^2 для GLM -моделей, учитывающих в качестве факторов дистанцию от границы, возраст и тип границ, составил 0.14.

В зависимости от возраста границы краевой эффект по-разному проявлялся только для плотности видов граминоидов (рис. 2а). Их богатство на 400 м² значимо коррелировало с дистанцией на трансектах вблизи молодых границ ($r = -0.47$; $n = 73$; $P < 0.0001$) и не коррелировало на трансектах вблизи старых границ ($r = -0.02$; $n = 56$; $P = 0.8741$). Вблизи молодых границ в целом несколько меньше

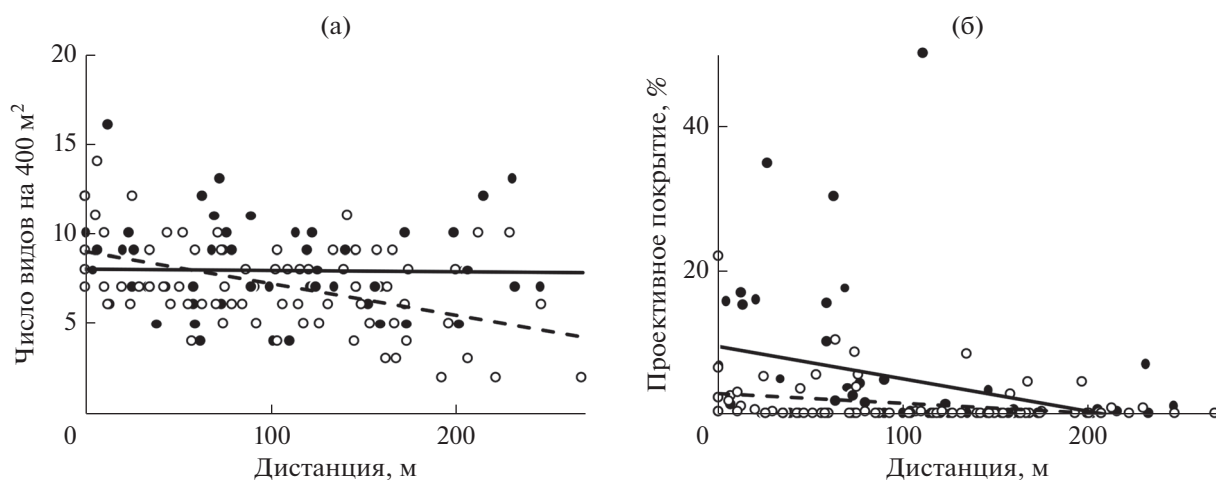


Рис. 2. Число видов граминоидов (а) и проективное покрытие нелесных видов (б) в травяно-кустарничковом ярусе урбанизированных лесов в зависимости от дистанции до старых (●, сплошная линия) и молодых (○, пунктирная линия) границ леса. Аппроксимация уравнениями прямой линии.

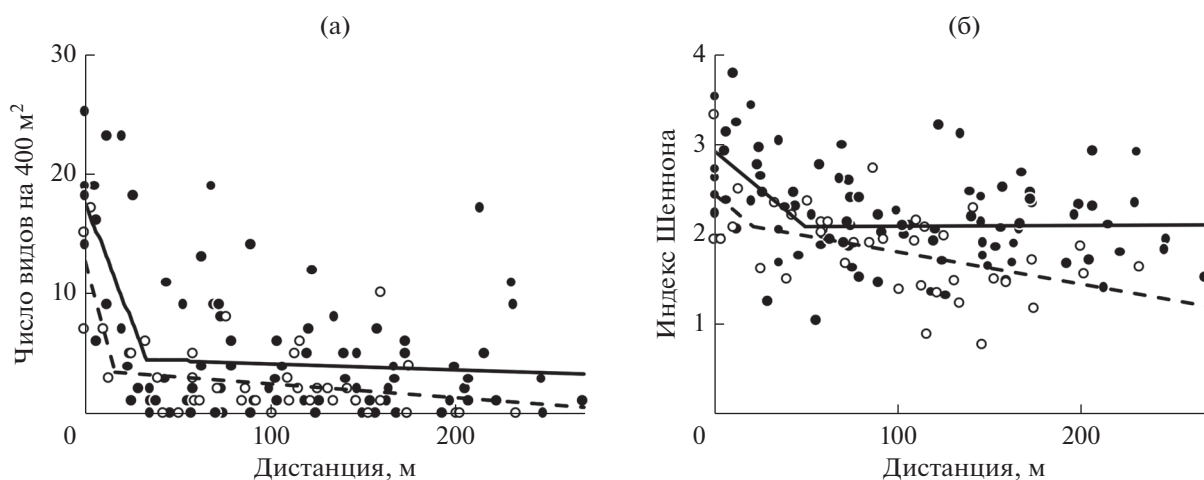


Рис. 3. Число нелесных видов (а) и индекс Шеннона (б) для травяно-кустарничкового яруса урбанизированных лесов в зависимости от дистанции до границ леса на трансектах вблизи автомобильных дорог (●, сплошная линия) и вблизи пустырей (○, пунктирная линия). Аппроксимация уравнением кусочно-линейной регрессии.

покрытие нелесных видов, чем вблизи старых границ (рис. 2б): 1.5 ± 0.4 и $4.8 \pm 1.3\%$.

В зависимости от типа границы менялось среднее значение некоторых характеристик травяно-кустарничкового яруса. Вблизи автомобильных дорог было выше богатство нелесных трав (рис. 3а): трансекты вблизи дорог – 5.8 ± 0.7 вида на 400 м^2 , вблизи пустырей – 3.3 ± 0.6 . Также вблизи дорог выше значения индекса Шеннона (рис. 3б): трансекты вблизи дорог – 2.23 ± 0.06 , вблизи пустырей – 1.84 ± 0.08 . В зависимости от типа границы краевой эффект менялся только для индекса Бергера–Паркера. Степень доминирования значимо коррелировала с дистанцией на трансектах вблизи пустырей ($r = 0.53$; $n = 39$;

$P = 0.0005$) и не коррелировала на трансектах вблизи дорог ($r = 0.09$; $n = 90$; $P = 0.3736$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования, аналогичные нашему, известны в отношении урбанизированных лесов Китая [13], Финляндии [20, 21, 32], Испании [2], Канады [10]. Климатические условия г. Екатеринбурга не экстремальны, но по сравнению с другими городами, где изучали краевые эффекты, неблагоприятны. Екатеринбург – четвертый по величине населения город России с высокой плотностью населения, один из самых северных и с выражено континентальным климатом. Наши данные новы географически, так как они характеризуют крае-

вые эффекты в лесах большого города в умеренно континентальном климате центра Евразии.

Краевой эффект на границах изученных урбанизированных лесов только отчасти выражен по тем характеристикам, реакцию которых мы предполагали. Вблизи границ городских лесов увеличивается α -разнообразие, но не общее обилие трав, хотя изменяются покрытия растений разных групп и не сильно — структура сообществ. Изменения затрагивают группы растений, выделяемых по разным признакам. Вблизи границ лесов увеличиваются богатство и обилие групп: по ценотической приуроченности — нелесных (луговых, опушечных и рудеральных), по степени натурализации — как аборигенных, так и, сильнее, чужеродных, по жизненной форме — преимущественно граминоидов. Общее увеличение богатства трав вблизи лесных краев обусловлено отнюдь не чужеродными, а прежде всего местными многолетними апофитными растениями. Таким образом, наша первая гипотеза подтвердилась частично: вследствие краевого эффекта растет разнообразие трав, но не их обилие; это обусловлено появлением чужеродных трав и местных синантропных, но не лесных видов.

Чужеродные травы в лесопарках Екатеринбурга немногочисленны. Даже вблизи краев леса средняя плотность чужеродных видов была не выше одного вида на 400 м², а их среднее покрытие много меньше 1%. Таким образом, травяно-кустарничковый ярус городских лесов Екатеринбурга незначительно трансформирован в результате инвазий чужеродных растений. Это соответствует представлению о низкой инвазивности хвойных лесов как типа экосистем [33]. Добавим, что чужеродных трав в лесопарках Екатеринбурга мало и по общему числу видов, т.е. по участию в парциальной флоре городских лесов. Из 186 зарегистрированных видов травяно-кустарничкового яруса чужеродных только 10: *Artemisia absinthium* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Chenopodium album* L., *Convallaria majalis* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *Impatiens glandulifera* Royle, *Lolium perenne* L., *Melilotus albus* Medik., *Poa compressa* L., *Polygonum arenastrum* Voreau. Из них к широкой экспансии способен только *I. glandulifera* [31].

В целом трансформацию травяно-кустарничкового яруса в краевых зонах урбанизированных лесов можно описать как внедрение нелесных видов без заметных последствий для нативных лесных видов, что отчасти соответствует составляющим краевого эффекта, описанным в других урбанизированных лесах. Богатство и обилие чужеродных трав на границах лесов всегда выше [2, 10–13], однако опубликованным данным не соответствует отсутствие в нашем случае краевого эффекта для лесных видов, увеличение обилия и/или разнообразия которых часто указывается на границах городских лесов [2, 10, 11].

Повышенное обилие и богатство трав в краевых зонах лесов связывают с увеличением доступности ресурсов, преимущественно света, и интенсивности нарушений [11, 22]. Предположение о лимитировании травяно-кустарничкового яруса в лесопарках Екатеринбурга уровнем освещенности обосновано только частично. С одной стороны, на краях городских лесов деревья сосны угнетены, а плотность деревьев снижена [23]. В сочетании с увеличением бокового потока света на краевых площадях это может способствовать росту освещенности, однако на изменение освещенности на уровне листьев трав может влиять реакция на краевой эффект яруса кустарников. С другой стороны, затенение, создаваемое кронами деревьев в сосновых лесах, не сильное: оно в 1.5–2 раза меньше, чем в темнохвойных лесах [34], и поэтому увеличение освещенности в краевых зонах может быть не критичным для травянистых растений.

Другим ресурсом, который с большой вероятностью увеличивается на границах лесов, может быть азот, поступающий в атмосферу городов в основном с выбросами автотранспорта [25, 26]. Эвтрофикация азотом однозначно имеет место в лесопарках Екатеринбурга [29] и наиболее вероятно ее проявление в краевых зонах. Положительная реакция на краевой эффект нелесных растений, среди которых много рудеральных и нитрофильных, может быть связана именно с эвтрофикацией.

Один из ожидаемых результатов — вывод о стабильности основных характеристик травяно-кустарничкового яруса на определенном удалении от края леса, которые варьировали в более или менее широких диапазонах, но без заметного тренда. Следовательно, состояние травяно-кустарничкового яруса вблизи границ урбанизированных южнотаежных лесов действительно изменяется нелинейно и, вероятно, порогово. Наши оценки глубины краевого эффекта варьировали от 25 до 40 м с размахом 16–50 м. Этот диапазон в целом несколько больше аналогичных оценок глубины краевого эффекта для травяно-кустарничкового яруса урбанизированных лесов: 5–10 м [4, 17], 10–25 м [11], 30 м [35].

Обычно для оценки глубины краевых эффектов используют аппроксимации нелинейными функциями [4, 35] или ANOVA [4, 13, 35] и другие варианты анализа [Generalised Linear Mixed Models; 35]. Мы не первые использовали кусочно-линейную регрессию для оценки краевых эффектов [36], и в целом этот подход продуктивен: *PLR*-аппроксимации обладали заметно большей объясняющей ценностью, чем *LR*-аппроксимации. *PLR*-аппроксимации также позволили формально и однообразно для разных характеристик рассчитывать и сравнивать глубину краевых эффектов.

Наша вторая гипотеза подтвердилась, хотя и в отношении только части характеристик. Краевой эффект для разнообразия граминоидов и покрытия нелесных видов модифицировался возрастом границы леса, для богатства нелесных видов, индексов разнообразия и доминирования — типом границы. Вблизи длительно существующих или прилегающих к дорогам границ богатство и/или обилие нелесных видов и граминоидов, а также разнообразие сообществ увеличивались в наибольшей степени. Эти реакции — важные составляющие общих изменений яруса трав вблизи границ лесов. Следовательно, наши данные показывают, что контрастность краевых эффектов растет со временем или при дополнительной трансформации условий вблизи автомагистралей. Другими словами, эффекты равной амплитуды могут быть результатом либо длительного накопления небольших изменений при незначительной контрастности условий на границах, либо относительно быстрых изменений при большом контрасте условий.

Эффекты запаздывания реакции биоты на фрагментацию изучены недостаточно [7]. Наиболее важны эффекты отложенного вымирания [5]. Наши материалы указывают на отложенный характер усиления позиций нелесных видов растений во фрагментированных городских лесах. Несколько неожиданно, что мы не обнаружили вблизи длительно существующих границ или автодорог усиления позиций чужеродных растений, так как эти феномены часто указаны в литературе [10, 17]. Вероятно, это можно объяснить в целом низким уровнем адвентизации городских сосновых лесов Екатеринбурга. Однако наши результаты внутренне не противоречивы — они свидетельствуют о нестационарности травяно-кустарничкового яруса городских лесов. Со временем установленные или намечающиеся изменения напочвенного покрова вблизи границ городских лесов будут усиливаться, особенно на участках вблизи автодорог.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для α -разнообразия и обилия растений травяно-кустарничкового яруса лесов крупного города краевой эффект — значимый фактор. До 25–40% изменчивости некоторых характеристик можно объяснить краевым эффектом. В среднем в тех случаях, когда существование краевого эффекта в принципе подтверждалось, его вклад объяснял 21% изменчивости. При этом вклад компонента изменчивости, обусловленного различиями между локальными участками лесов (трансектами), мог быть большим. Общее направление перестроек структуры травяно-кустарничкового яруса вблизи границ лесов ожидаемо. Здесь по сравнению с внутренними участками лесов увеличивались общее видовое богатство на 400 м² и разно-

образии сообществ, богатство и обилие нелесных видов, в том числе чужеродных, а также богатство и обилие граминоидов. Глубина проявления изменений в структуре травяно-кустарничкового яруса варьировала для разных характеристик, в среднем составляя 32 м. Амплитуда краевого эффекта в среднем была небольшой. Только богатство и обилие чужеродных растений вблизи границ увеличивались в несколько раз по сравнению с внутренними участками лесов. Значения других характеристик изменялись вблизи границ лесов на первые десятки процентов.

Нам кажется важным, что удалось установить сопряженность проявления краевых эффектов с возрастом и структурой границ лесов. Для некоторых характеристик краевые эффекты особенно контрастны и заметны вблизи границ лесов, контактирующих с дорогами или существующих продолжительное время. Это свидетельствует о том, что краевые эффекты усиливаются со временем или при дополнительных внешних воздействиях. Следовательно, можно прогнозировать усиление их выраженности в будущем.

В настоящей работе мы не рассматривали краевой эффект для уровней β - и γ -разнообразия травяно-кустарничкового яруса. Но такой анализ, вероятно, оправдан. Возможно также, что лучше понять происходящие вблизи границ лесов изменения можно с помощью анализа реакции отдельных видов растений — доминирующих, обычных или индикаторных.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и при поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-24). Авторы признательны к.б.н. Н.В. Золотаревой (Институт экологии растений и животных УрО РАН) за помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J. et al. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes // *Conserv. Biol.* 2005. V. 19. № 3. P. 768–782.
2. Guirado M., Pino J., Roda F. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge // *Global Ecol. Biogeogr.* 2006. V. 15. P. 50–62.
3. Laurance W.F., Nascimento H.E.M., Laurance S.G. et al. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis // *PLoS ONE*. 2007. V. 2. № 10. e1017. doi 10.1371/journal.pone.0001017
4. Marozas V. Effect of the coniferous forest — grassland edge on ground vegetation in the mixed European forest zone, Lithuania // *Dendrobiology*. 2014. V. 71. P. 15–22.

5. Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2015. 340 с.
6. Murcia C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation // Trends Ecol. Evol. 1995. V. 10. № 2. P. 58–62.
7. Ibáñez I., Katz D.S.W., Peltier D. et al. Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: the challenge of multiprocess–multiresponse dynamics // J. Ecol. 2014. V. 102. № 4. P. 882–895.
8. Suarez-Esteban A., Fahrig L., Delibes M., Fedriani J.M. Can anthropogenic linear gaps increase plant abundance and diversity? // Landsc. Ecol. 2016. V. 31. № 4. P. 721–729.
9. Esseen P.-A., Ringvall A.H., Harper K.A. et al. Factors driving structure of natural and anthropogenic forest edges from temperate to boreal ecosystems // J. Veg. Sci. 2016. V. 27. P. 482–492.
10. LaPaix R., Harper K., Freedman B. Patterns of exotic plants in relation to anthropogenic edges within urban forest remnants // Appl. Veg. Sci. 2012. V. 15. № 4. P. 525–535.
11. Vallet J., Beaujouan V., Pithon J. et al. The effects of urban or rural landscape context and distance from the edge on native woodland plant communities // Biodivers. Conserv. 2010. V. 19. № 12. P. 3375–3392.
12. Ranta P., Viljanen V., Virtanen T. Spatiotemporal dynamics of plant occurrence in an urban forest fragment // Plant Ecol. 2013. V. 214. № 5. P. 669–683. doi 10.1007/s11258-013-0198-6
13. Meng X.F., Zhang Z.W., Li Z. et al. The effects of city–suburb–exurb landscape context and distance to the edge on plant diversity of forests in Wuhan, China // Plant Biosyst. 2015. V. 149. № 5. P. 903–913.
14. Kelcey J.G., Müller N. Plants and Habitats of European Cities. New York: Springer, 2011. 685 p.
15. Kowarik I., von der Lippe M., Cierjacks A. Prevalence of alien versus native species of woody plants in Berlin differs between habitats and at different scales // Preslia. 2013. V. 85. № 2. P. 113–132.
16. Blood A., Starr G., Escobedo F. et al. How do urban forests compare? Tree diversity in urban and periurban forests of the southeastern US // Forests. 2016. V. 7. Article 120. doi 10.3390/f7060120
17. Pauchard A., Alaback P.B. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges // Forest Ecol. Manag. 2006. V. 223. № 1–3. P. 327–335.
18. Eldegard K., Totland Ø., Moe S.R. Edge effects on plant communities along power line clearings // J. Appl. Ecol. 2015. V. 52. P. 871–880.
19. Deljouei A., Abdi E., Marcantonio M. et al. The impact of forest roads on understory plant diversity in temperate hornbeam-beech forests of Northern Iran // Environ. Monit. Assess. 2017. V. 189. № 8. P. 392.
20. Hamberg L., Lehvavirta S., Malmivaara-Lamsa M. et al. The effects of habitat edges and trampling on understory vegetation in urban forests in Helsinki, Finland // Appl. Veg. Sci. 2008. V. 11. № 1. P. 83–86.
21. Hamberg L., Fedrowitz R., Lehvavirta S., Kotze D.J. Vegetation changes at sub-eric urban forest edges in Finland – the effects of edge aspect and trampling // Urban Ecosystems. 2010. V. 13. № 4. P. 583–603.
22. Weathers K.C., Cadenasso M.L., Pickett S.T. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere // Conserv. Biol. 2001. V. 15. № 6. P. 1506–1514.
23. Веселкин Д.В., Шавнин С.А., Воробейчик Е.Л. и др. Краевые эффекты для сосновых древостоев в крупном городе // Экология. 2017. № 6. № 405–412. [Veselkin D.V., Shavnin S.A., Vorobeichik E.L. et al. Edge effects on pine stands in a large city // Rus. J. Ecol. 2017. V. 48. № 6. P. 499–506.]
24. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: “Гошкицкий”, 2013. 610 с.
25. Стурман В.И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // Вестник Удмуртского ун-та. Сер. биол. Науки о земле. 2008. № 2. С. 15–29.
26. Антропов К.М., Вараксин А.Н. Оценка загрязнения атмосферного воздуха г. Екатеринбурга диоксидом азота методом LandUseRegression // Экологические системы и приборы. 2011. № 8. С. 47–54.
27. Веселкин Д.В., Галако В.А., Власенко В.Э. и др. Связь между характеристиками состояния деревьев и древостоев сосны обыкновенной в крупном промышленном городе // Сибирский экологич. журн. 2015. № 2. С. 303–311. [Veselkin D.V., Vlasenko V.E., Galako V.A. et al. Relationship between the characteristics of the state of scots pine trees and tree stands in a large industrial city // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8. № 2. P. 243–249.]
28. Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л. и др. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // Лесоведение. 2015. № 5. С. 346–355. [Shavnin S. A., Veselkin D.V., Vorobeichik E.L. et al. Factors of pine-stand transformation in the city of Yekaterinburg // Contemp. Probl. Ecol. 2016. № 7. P. 844–852.]
29. Веселкин Д.В., Кайгородова С.Ю. Связь между агрохимическими свойствами почв урбанизированных лесов и строением эктомикориз сосны обыкновенной // Агрехимия. 2013. № 11. С. 63–71.
30. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург–Миасс: “Геотур”, 2005. 537 p.
31. Третьякова А.С. Флора Екатеринбурга. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2011. 192 с.
32. Malmivaara M., Lofstrom I., Vanha-Majamaa I. Anthropogenic effects on understory vegetation in Myrtillus type urban forests in southern Finland // Silva Fenn. 2002. № 36. № 1. P. 367–381.
33. Chytrý M., Jarosík V., Pyšek P. et al. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion // Ecology. 2008. V. 89. P. 1541–1553.
34. Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендропеноэкосистема // Сибирский лесной журн. 2014. № 1. С. 25–34.
35. Hamberg L., Lehvavirta S., Kotze D.J. Forest edge structure as a shaping factor of understory vegetation in urban forests in Finland // Forest Ecol. Manag. 2009. V. 257. № 2. P. 712–722.
36. Eigenbrod F., Hecnar S.J., Fahrig L. Quantifying the road-effect zone: threshold effects of a motorway on anuran populations in Ontario, Canada // Ecol. Soc. 2009. V. 14. № 1. Article 24.