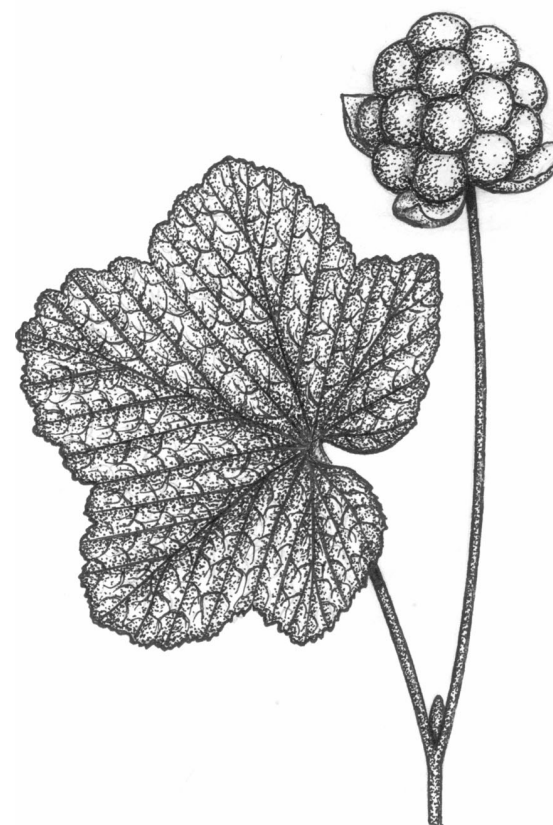




РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

XII съезд



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

ЧАСТЬ 5

Петрозаводск
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



XII съезд
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)

Часть 5

ГЕОБОТАНИКА

ПЕТРОЗАВОДСК
2008

УДК 58

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА:
Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 366 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

Редакционная коллегия:

Василевич В.И., Гнатюк Е.П., Горшков В.В., Ипатов В.С., Нешатаев В.Ю.,
Сафронова И.Н., Тимофеева В.В., Юрковская Т.К.

Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН

ISBN 978-5-9274-0329-5

© Карельский научный центр РАН, 2008
© Коллектив авторов, 2008

С Е К Ц И Я
ГЕОБОТАНИКА



НАТУРАЛИЗАЦИЯ АМБРОЗИИ МНОГОЛЕТНЕЙ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Абрамова Л.М.

Уфа, Ботанический сад-институт УНЦ РАН

Виды рода *Ambrosia* L. относятся к так называемым инвазивным видам, т.е. таким адвентивным (чужеземным) растениям, которые образуют потомство в очень большом количестве и обладают потенциальной способностью распространения на значительной территории (Гельтман, 2003, 2006). Вторжение их в естественные или нарушенные в той или иной степени сообщества приводит к «флористическому загрязнению территории» (Чичев, 1988), а иногда вызывает агрессивное расселение доминантов-неофитов, названное Ч. Элтоном (1960) «экологическим взрывом». Это приводит к утрате биологического многообразия, вытеснению аборигенных видов из природных сообществ.

В последние десятилетия на юге Республики Башкортостан (РБ) наблюдается активизация инвазий агрессивных неофитов семейства из рода *Ambrosia* (Абрамова, 1997, 2003). Это, в первую очередь, *Ambrosia trifida* L. (амброзия трехраздельная), а также *A. psyllostachya* DC. (амброзия многолетняя или голометельчатая). Оба вида являются карантинными сорняками. Внедрение данных видов происходит, по преимуществу, с юга – с территории прилегающих районов Оренбургской области. Кроме отрицательного воздействия на растительные сообщества, вредоносность амброзий определяется тем, что их пыльца является сильнейшим аллергеном, что осложняет экологическую обстановку и создает серьезную угрозу для здоровья населения региона.

Амброзия многолетняя в Башкортостане обнаружена нами впервые в 2000 г. в Стерлитамакском районе РБ в нижнем течении реки Куганак по нарушенным пойменным местообитаниям в окрестностях деревень, песчаным и илистым отмелям. Данный инвазивный вид натурализуется в естественных местообитаниях. Очаги инвазии большие, вид расселяется вниз по течению реки Куганак весенними паводками. В 2004 г. нами обнаружен новый крупный очаг амброзии многолетней – на берегу оз. Белое в Аургазинском районе РБ, а в 2005–2007 гг. еще несколько крупных очагов в Зианчуринском районе РБ.

Для характеристики сообществ с амброзией многолетней в степной зоне РБ были выполнены геоботанические описания сообществ с ее участием. Классификация проведена с использованием дедуктивного метода К. Копеечки-С. Гейны (Кореску, Нејну, 1974, 1978), который нередко применяется для классификации сообществ синантропного характера, в том числе, сообществ с участием инвазивных видов. Метод позволяет классифицировать практически любые антропогенные сообщества, в частности, сообщества обедненного состава, переходные сообщества сукцессионных стадий, а также молодые сообщества с неустоявшимся флористическим составом. При этом ассоциации не выделяются, а выделяемые базальные (основные) или дериватные (замещающие) сообщества подчиняются непосредственно высшим единицам.

Результаты классификации сообществ с амброзией многолетней представлены в таблице. Сообщества

Сообщества *Ambrosia psyllostachya* [Molinio-Arrhenatheretea/Artemisieta] (оп. 15–21)
и *Ambrosia psyllostachya* [Plantaginetea/Bidenteetea] (оп. 23–27)

Номер описания	15	16	19	20	21	23	24	25	26	27	Постоянство	Постоянство
Общее проективное покрытие, %	80	85	90	95	95	70	80	85	90	80		
Число видов	30	36	29	35	36	18	14	15	20	16		
Максим. высота, см	70	120	60	120	70	50	50	70	50	45		
Средняя высота, см	60	50	40	45	20	15	40	40	30	20		
<i>Ambrosia psyllostachya</i>	4	2	4	3	2	2	3	3	3	1	V ²⁻³	V ³
Д.в. Molinio-Arrhenatheretea												
<i>Achillea millefolium</i>	r	2	1	+	+						V	
<i>Elytrigia repens</i>	+	2	+	1	+		+				V	I
<i>Poa pratensis</i>		+	+	+	2						IV	
<i>Bromopsis inermis</i>			+	1	2						III	
<i>Festuca pratensis</i>		+	+	+							III	
<i>Lotus corniculatus</i>		r	+		+						III	
<i>Rumex confertus</i>		+	+		+						III	
<i>Trifolium medium</i>			+	+	+						III	
<i>Trifolium pratense</i>		+	+		+						III	
<i>Vicia cracca</i>	r		+		+						III	
Д.в. Artemisieta vulgaris												
<i>Artemisia absinthium</i>	+	+		+	+	+	+	+		+	IV	IV
<i>Arctium tomentosum</i>		2	+	+	r				+		IV	I
<i>Artemisia vulgaris</i>	+	+		+							III	

ГЕОБОТАНИКА

Номер описания	15	16	19	20	21	23	24	25	26	27	Постоянство	Постоянство
Общее проективное покрытие, %	80	85	90	95	95	70	80	85	90	80		
Число видов	30	36	29	35	36	18	14	15	20	16		
Максим. высота, см	70	120	60	120	70	50	50	70	50	45		
Средняя высота, см	60	50	40	45	20	15	40	40	30	20	V ²⁻³	V ³
<i>Ambrosia psyllostachya</i>	4	2	4	3	2	2	3	3	3	1		
<i>Melilotus albus</i>		+		+	+							
<i>Melilotus officinalis</i>		+	+	r								
<i>Tanacetum vulgare</i>	+	+		+							III	
<i>Leonurus quinquelobatus</i>				+			+	+			I	II
Д.в. <i>Bidentetea tripartita</i>												
<i>Bidens tripartita</i>	+					+	+	+	+	+	I	V
<i>Persicaria lapathifolia</i>						+	+	+	+	+		V
<i>Lycopus europeus</i>	+					+		+	+	+	I	IV
Д.в. <i>Plantaginetea majoris</i>												
<i>Plantago major</i>	+	+	+			+	+	1	1		III	IV
<i>Potentilla anserina</i>	+		+			+	+	1	1	1	II	V
<i>Medicago lupulina</i>		+				3		+	+	1	I	IV
<i>Malva pusilla</i>						+	+	2	1	2		V
<i>Polygonum aviculare</i>	+	+	r						+	+	III	II
<i>Taraxacum officinale</i>		1	+	+		+					III	I
<i>Amoria repens</i>			+						+	+	I	II
<i>Chamomilla suaveolens</i>							+		+	+		III
<i>Poa annua</i>								1	1	+		III
Д.в. <i>Chenopodietea</i>												
<i>Tripleurospermum perforatum</i>	+	+	r	+		+	+	+	+	+	IV	V
<i>Cirsium setosum</i>	+	+	r	+	+						V	
<i>Conyza canadensis</i>				+		+			+	+	I	III
Прочие виды												
<i>Elsholtzia ciliata</i>						+	1	+	+	+		V
<i>Agrimonia eupatoria</i>		+		+	+						III	
<i>Lythrum salicaria</i>	r	r							+		II	I

Примечание: Единично встречены: *Acer negundo* 20(+), *Agrostis gigantea* 19(+), *A. stolonifera* 16(+), *Alnus glutinosa* 27(+), *Amaranthus retroflexus* 15(+), *Amoria montanum* 21(+), *Armoracia rusticana* 20(+), *Artemisia austriaca* 21(+), *A. dracuncululus* 21(+), *Astragalus cicer* 21(+), *A. danicus* 2(+), 3(+), *Atriplex nitens* 15(+), *A. patula* 1(+), 2(+), *A. tatarica* 20(+), *Berteroa incana* 21(+), *Carduus acanthoides* 2(+), 4(+), *Carum carvi* 2(+), 3(+), *Centaurea pseudomaculata* 21(+), *C. scabiosa* 21(+), *Chenopodium album* 15(+), *Ch. glaucum* 15(+), *Cichorium intybus* 2(+), 3(+), *Convolvulus arvensis* 4(1), 5(+), *Crepis tectorum* 19(+), *Cyclachaena xanthiifolia* 8(r), 9(+), *Cynoglossum officinale* 2(+), 5(r), *Dactylis glomerata* 16(+), *Descurainia sophia* 15(+), *Echinochloa crusgalli* 15(+), *Echinops spharocephalus* 2(+), 5(+), *Eringium planum* 2(r), 5(+), *Euphorbia virgata* 19(+), *Falcaria vulgaris* 21(+), *Festuca pseudovina* 21(+), *Galium verum* 21(+), *Geranium pratense* 23(+), *Geranium sylvaticum* 19(+), *Gnaphalium sylvaticum* 23(+), *Heracleum sibirica* 21(+), *Inula britannica* 16(+), *Knautia arvensis* 21(+), *Lactuca serriola* 20(+), *L. tatarica* 20(+), *Lappula squarrosa* 15(+), *Lisimachia vulgaris* 24(+), *Medicago falcata* 1(+), 5(+), *Mentha arvensis* 1(+), 6(+), *Nonea pulla* 4(+), 5(+), *Oberna behen* 21(+), *Pastinaca sylvestris* 2(+), 3(+), *Persicaria lapathifolia* 20(+), *P. maculata* 15(+), *Phleum pratense* 19(+), *Picris hieracioides* 4(+), 5(+), *Pimpinella saxifraga* 2(+), 4(+), *Plantago media* 4(+), 5(1), *Poa angustifolia* 20(+), *Populus nigra* 26(+), *Potentilla argentea* 5(+), 6(+), *Rumex crispus* 15(+), *Silene repens* 20(+), *Sisymbrium loeselii* 2(+), 4(+), *S. officinale* 25(+), *Sonchus arvensis* 15(+), *Stachys palustris* 15(+), *Tanacetum vulgare* 23(+), *Urtica dioica* 20(+), *Xanthium strumarium* 1(+), 9(+).

с *A. psyllostachya* классифицированы нами как дериватные сообщества *A. psyllostachya* [*Molinio-Arrhenatheretea*/*Artemisietea*] и *Ambrosia psyllostachya* [*Plantaginetea*/*Bidentetea*], т.к. в первом случае это сообщества с большим числом как естественных луговых, так и сорных видов средних стадий сукцессии, во втором – значительное участие в сложении сообществ принимают пастбищные виды и виды влажных нарушенных местообитаний. В сообществе *Ambrosia psyllostachya* [*Plantaginetea*/*Bidentetea*] встречаются также и 2 других агрессивных заносных вида – *Elsholtzia ciliata* и *Cyclachaena xanthiifolia*, активно расселяющиеся по республике.

Таким образом, внедрение и натурализация агрессивных заносных видов рода *Ambrosia*, таких как *Ambrosia psyllostachya*, в южных районах РБ приводит к смене устоявшихся синатропных растительных сообществ на дериватные с доминированием инвазивных видов. Необходим мониторинг очагов заноса и контроль численности инвазивных видов, с тем, чтобы не допустить дальнейшего распространения карантинных сорных растений.

Литература

Абрамова Л.М. *Ambrosia artemisiifolia* и *Ambrosia trifida* (Asteraceae) на юго-западе Республики Башкортостан // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 66–74.

Абрамова Л.М. Экспансия американских неофитов семейства Asteraceae в южных районах Республики Башкортостан // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Матер. науч. конф. Москва-Тула, 2003. С. 7–9.

Гельтман Д.В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат-лы науч. конф. Москва-Тула, 2003. С. 35–36.

Чичев А.В. «Флористическое загрязнение» Подмосковья // Состояние, перспективы изучения и пробл. охраны прир. территорий Московской области. М., 1988. С. 69–70.

Элтон Ч. Экология нашествия животных и растений. М.: Иностр. лит-ра, 1960. 229 с.

Корецкы К., Хејны S. A new approach to the classification of antropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. V. 29. N 1. P. 17–20.

Корецкы К., Хејны S. Die Anwendung einer deduktiven Methode syntaxonomischer Klassifikation bei der Bearbeitung der straßenbegleitenden Pflanzengesellschaften Nordostböhmens // Vegetatio. 1978. V. 36. N 1. S. 43–51.

ЗОНАЛЬНЫЕ И ЭКСТРАЗОНАЛЬНЫЕ ЛУГОВЫЕ СТЕПИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ СЕЙМ (КУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Аверинова Е.А.

Брянск, Брянский государственный университет

На протяжении целого века не ослабевает интерес ботаников к курским луговым степям, базой для разностороннего изучения которых служит Центрально-Чернозёмный заповедник. Многие исследователи обращались к проблеме классификации этих уникальных фитоценозов. Однако в их классификационных построениях нет единого подхода, вследствие чего выделяемые типологические единицы сильно различаются по объёму. Так, В.В. Алёхин (1935) считает, что растительность плакоров Стрелецкой степи однородна и представляет собой одну ассоциацию. Д. Рэдулеску-Иван (1965) по принципу доминирования видов также объединяет описания косых участков Стрелецкой степи в одну ассоциацию. Однако в более поздней работе Д. Рэдулеску-Иван (1967) приводит данные о ещё четырёх ассоциациях косой степи. Г.И. Дохман (1968) на плакорах Стрелецкой степи устанавливает значительное число мелких ассоциаций (26 на косой степи и 19 на некосой). Ю.Н. Нешатаевым (1982) на доминантной основе разработана детальная иерархическая система классификационных единиц для растительности Казацкой степи с учётом различных элементов рельефа. При этом в пределах косых участков выделено около 30 ассоциаций. Большинство исследователей подчёркивается трудность классификации флористически насыщенных полидоминантных луговых степей на основе критерия доминирования. Более перспективным представляется нам использование для этих целей эколого-флористического подхода.

В 2001–2005 гг. нами выполнено геоботаническое обследование зональных степей на плакорах Центрально-Чернозёмного заповедника, а также экстразональных на южных склонах балок обширной курской части бассейна р. Сейм. Фитоценозы описаны на стандартных пробных площадях 100 м², процедура классификации проведена в соответствии с установками метода Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). В результате все описанные сообщества были сгруппированы в 4 ассоциации.

Продромус синтаксонов степной растительности района исследований

Класс *Festuco – Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1943

Порядок *Festucetalia valesiacae* Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949

Союз *Festucion valesiacae* Klika 1931

Подсоюз *Achilleo setaceae – Poenion angustifoliae* Tkachenko et al. 1987

Асс. *Bromopsis ripariae – Stipetum tirsae* ass. nov. prov.

Асс. *Inulo ensifoliae – Veronicetum incanae* ass. nov. prov.

Подсоюз *Bupleuro falcati – Gypsophilenion altissimae* Averinova 2005

Асс. *Asperulo cynanchicae – Onobrychidietum arenariae* Averinova 2005

Асс. *Achilleo collinae – Astragaletum onobrychis* Averinova 2005

Ассоциация *Bromopsis ripariae – Stipetum tirsae* ass. nov. prov.

Диагностические виды: *Agrostis vinealis*, *Arrhenatherum elatius*, *Astragalus danicus*, *Briza media*, *Bromopsis riparia*, *Campanula persicifolia*, *C. rotundifolia*, *Chrysaspis aurea*, *Delphinium cuneatum*, *Myosotis popovii*, *Stipa tirsae*. Ассоциация представляет луговые степи, распространённые на плакорах в центральной подзоне лесостепи (Носова, 1973) центра европейской России и являющиеся зональным типом растительности в нашем регионе. Синтаксон описан на Стрелецком участке Центрально-Чернозёмного заповедника в пределах сенокосных пространств с выпасом по отаве. Сообщества ассоциации занимают ровные плакоры или пологие (крутизной не более 3°) приводораздельные склоны с типичными чернозёмами. Травостой полидоминантный, фон создают злаки. Из них наиболее обилен *Bromopsis riparia*, в роли содоминантов выступают *Arrhenatherum elatius*, *Stipa pennata*, *Elytrigia intermedia*, местами *Stipa tirsae*. Из бобовых обильны *Chamaecytisus ruthenicus* и особенно *Onobrychis arenaria*. Виды разнотравья встречаются с невысоким обилием. Средняя высота травостоя 40 см,

проективное покрытие его 80–95%. Из мхов встречаются *Abietinella abietina* и *Brachythecium albicans*. Их общее покрытие не превышает 1%. Как известно, отличительной чертой луговых степей является очень высокая флористическая насыщенность. В ходе наших исследований на площадке в 100 м² отмечалось от 71 до 101 вида (в среднем 83). Всего на 26 пробных площадках встречено 169 видов. Кроме собственных материалов, для классификации использовались данные Д. Рэдулеску-Иван (1965). Она на основе 50 описаний косимых плакорных участков Стрелецкой степи выделила по доминантам типчаково-прямокустово-разнотравную ассоциацию, документированную сводной таблицей описаний. Сравнение флористического состава показало, что эта ассоциация очень близка установленному нами синтаксону. В более поздней работе Д. Рэдулеску-Иван (1967) анализирует ещё четыре ассоциации косимой степи, для которых приводится, к сожалению, только список константных видов. Однако их анализ показывает высокий уровень сходства константных видов во всех выделенных Д. Рэдулеску-Иван синтаксонах, что позволяет предположить их принадлежность с точки зрения эколого-флористической классификации к одной ассоциации. Таким образом, можно сделать вывод, что вся растительность плакорных косимых пространств Стрелецкой степи согласно эколого-флористическим критериям представляет собой одну ассоциацию. Это совпадает с мнением В.В. Алёхина (1935), который подчёркивал однородность растительного покрова плакоров Стрелецкой степи.

Ассоциация *Inula ensifoliae* – *Veronicetum incanae* ass. nov. prov.

Диагностические виды: *Anemone sylvestris*, *Aster amellus*, *Campanula bononiensis*, *Inula ensifolia*, *Inula hirta*, *Veronica incana*, *Xanthoselinum alsaticum*. Ассоциация объединяет экстразональные сообщества луговых степей, распространённые на хорошо прогреваемых южных склонах балок крутизной 10–25° с карбонатными чернозёмами. Фитоценозы полидоминантны. В травостое большинства из них господствуют *Salvia nutans*, *Salvia pratensis* и *Stipa pennata*, создающие в начале лета необычайно красивый сине-фиолетовый аспект с вкраплением серебристых остей ковыля. Во многих сообществах обилие *Inula ensifolia*, формирующий тёмно-жёлтый аспект позже – в августе. Местами развит подсед из *Carex humilis*. Проективное покрытие травостоя 50–95% (в среднем 80%). Средняя высота его в зависимости от состава доминантов и интенсивности использования колеблется от 15 до 60 см. Средняя флористическая насыщенность фитоценозов – 67 видов на 100 м². Ценофлора синтаксона, охарактеризованного 21 описанием, содержит 200 видов. Сообщества представляют собой сенокосно-пастбищные угодья с невысокой интенсивностью выпаса, местами используются эпизодически. Такой стихийно сложившийся режим использования позволил сохраниться в составе фитоценозов множеству редких степных видов, занесённых в Красную книгу Курской области (2001) (*Adonis vernalis*, *Allium flavescens*, *Anemone sylvestris*, *Astragalus dasyanthus*, *Carex humilis*, *Centaurea sumensis*, *Delphinium cuneatum*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Echium russicum*, *Galatella linoysis*, *G. villosa*, *Hyacinthella leucophaea*, *Iris aphylla*, *Linum flavum*, *Linum perenne*, *Oxytropis pilosa*, *Phlomis pungens*, *Stipa tirsae*) и Красную книгу РСФСР (1988) (*Stipa pennata*). Ассоциация является очень редкой. Склоны балок повсеместно подвергаются чрезмерному выпасу, что приводит к деградации луговых степей. Описанные фитоценозы сохранились лишь в невыпасаемых или слабовыпасаемых верховьях балок между деревнями Александровка, Екатериновка и Журавлино Октябрьского района.

И для зональных, и для экстразональных луговых степей характерно сочетание видовых комбинаций разных классов травяной растительности. Однако их соотношение неодинаково. Сравним видовой состав двух описанных ассоциаций. В сообществах обоих синтаксонов с V (редко IV) классом постоянства встречается обширная группа степных видов класса ***Festuco* – *Brometea*** (*Festuca valesiaca*, *Stipa pennata*, *Thymus marschallianus*, *Koeleria cristata*, *Filipendula vulgaris*, *Adonis vernalis*, *Phlomis tuberosa*, *Galium verum*, *Poa angustifolia*, *Stachys recta*, *Carex humilis*, *Salvia pratensis*, *Centaurea scabiosa*). Большинство этих растений свойственно именно луговым степям (Носова, 1973). Вместе с тем в экстразональные сообщества южных склонов проникают более южные степные элементы, в том числе и виды настоящих степей. Так, например, *Salvia nutans* в наших описаниях плакорной степи не отмечен, по данным Н.И. Золотухина и И.Б. Золотухиной (2000) на плакорах Стрелецкой степи редок. В качестве константного и обильного вида он выходит на водораздел только в подзоне южной лесостепи (Михайловская целина в Сумской области, Ямская степь под Старым Осколом и т. д.), сохраняя позиции доминанта вплоть до степей Причерноморья (Носова, 1973; Ткаченко, 1987). В сообществах же ***Inula ensifoliae* – *Veronicetum incanae*** *Salvia nutans* встречается с V классом постоянства и высоким обилием. В некоторых фитоценозах ассоциации отмечен *Stipa capillata*, выходящий на плакор только в подзоне южной лесостепи, а также виды настоящих степей *Phlomis pungens* и *Galatella villosa*. Доля луговостепных и степных видов в ценофлоре ***Inula ensifoliae* – *Veronicetum incanae*** составляет соответственно 36,4% и 16,8%, в то время как в ценофлоре ***Bromopsio ripariae* – *Stipetum tirsae*** – 34,1% и 12,6%. Эти факты соответствуют «правилу предварения» (Алехин, 1925), согласно которому в экстразональных условиях южных склонов в растительном покрове проявляются признаки зональной растительности более южного региона. Не вызывает удивления, что из 4 описанных степных ассоциаций ***Bromopsio ripariae* – *Stipetum tirsae*** оказалась наиболее мезофитной. В её сообществах с V классом по-

стоянства встречается целый ряд луговых видов класса *Molinio – Arrhenatheretea* (*Festuca pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Trifolium pratense*, *Veronica chamaedrys*, *Cerastium holosteoides*, *Dactylis glomerata*, *Campanula patula*, *Stellaria graminea*), которые в фитоценозах других синтаксонов встречаются единично или не отмечены вообще. Примечательно наличие в ценофлоре ассоциаций *Bromopsis ripariae – Stipetum tirsae* и *Inulo ensifoliae – Veronicetum incanae* мощного блока опушечных видов класса *Trifolio – Geranietea sanguinei*, многие из которых встречаются с III–V классами постоянства (*Stachys officinalis*, *Trifolium alpestre*, *Hypericum perforatum*, *Thalictrum minus*, *Viola hirta*, *Fragaria viridis*, *Securigera varia*, *Vicia tenuifolia*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Amoria montana*, *Anthericum ramosum*, *Geranium sanguineum*, *Seseli libanotis*, *Campanula rapunculoides*). Это говорит об экотонном характере луговых степей. Обе ассоциации отнесены к подсоюзу *Achilleo setaceae – Poenion angustifoliae* Tkachenko et al. 1987 союза *Festucion valesiacaе*, объединяющему луговые степи центральной части Русской равнины.

Кроме типичных луговых степей, нами были описаны кальцефитные степные сообщества на склонах балок южной и юго-восточной экспозиции с выходом на дневную поверхность мело-мергельных отложений. Они объединены в две ассоциации – *Asperulo cynanchicae – Onobrychidietum arenariae* Averinova 2005 и *Achilleo collinae – Astragaletum onobrychis* Averinova 2005, отнесённые к новому подсоюзу *Bupleuro falcati – Gypsophilenion altissimae* Averinova 2005 (союз *Festucion valesiacaе*). Подробная характеристика этих синтаксонов опубликована ранее (Аверинова, 2005). Здесь ограничимся кратким сравнением видового состава кальцефитных степей и типичных луговых. Так, на меловых обнажениях полностью отсутствуют виды союза *Cirsio – Brachypodion pinnati* и порядка *Brometalia erecti*, включающих субатлантические и субконтинентальные степные сообщества Западной и Центральной Европы (*Tragopogon orientalis*, *Primula veris*, *Helictotrichon pubescens*, *Carex praecox*, *Iris aphylla*, *Senecio erucifolius*, *Briza media*, *Campanula bononiensis*, *Aster amellus*). В типичных луговых степях эти виды распространены широко. В кальцефитных степных фитоценозах не отмечены или встречаются с классом постоянства не выше I типичные лугово-степные растения *Stipa pennata*, *Adonis vernalis*, *Phlomis tuberosa*, *Veronica jacquinii*, *Salvia pratensis*, *Filipendula vulgaris*, *Centaurea scabiosa*. Из приведённого выше для луговых степей опушечного блока присутствуют с заметным постоянством только *Hypericum perforatum*, *Thalictrum minus*, *Viola hirta*, *Fragaria viridis* и *Securigera varia*, зато очень сильно возрастает константность *Agrimonia eupatoria*. Заметно снижается на мелах участие в сложении сообществ луговых видов. Вместе с тем появляется обширная группа облигатных и факультативных кальцефилов, часть которых входит в диагностическую комбинацию подсоюза (*Jurinea arachnoidea*, *Polygala sibirica*, *Reseda lutea*, *Gypsophila altissima*, *Bupleurum falcatum*, *Poa compressa*, *Centaurea pseudomaculosa*, *Salvia verticillata*, *Erucastrum armoracioides*, *Oxytropis pilosa*, *Astragalus austriacus*). Примечательно внедрение в сообщества растений, свойственных более южным вариантам луговых степей и настоящим степям (*Salvia nutans*, *Stipa capillata*, *Euphorbia seguieriana*, *Salvia stepposa*). По сравнению с типичными луговыми степями существенно снижается видовая насыщенность (32–54 вида на 100 м²).

Литература

- Аверинова Е.А. Кальцефитные степные сообщества бассейна реки Сейм (в пределах Курской области) // Растительность России. 2005. № 7. С. 39–49.
- Алехин В.В. Растительный покров степей Центрально-Чернозёмной области. Воронеж, 1925. 102 с.
- Алехин В.В. Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные // Уч. зап. МГУ. 1935. Вып. 4. С. 143–179.
- Дохман Г.И. Лесостепь Европейской части СССР. М., 1968. 272 с.
- Золотухин Н.И., Золотухина И.Б. Анализ динамики флоры Стрелецкой степи за 1900–1999 годы // Тр. Центр.-Чернозём. гос. заповед. Вып. 16. Тула, 2000. С. 41–57.
- Красная книга Курской области. Т. 2: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Тула, 2001. 168 с.
- Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.
- Неиштаев Ю.Н. Вопросы классификации луговой и степной растительности Центрально-Чернозёмного заповедника (на примере Казацкой степи) // Научное наследие В.В. Алёхина и развитие его идей в заповедном деле: Тез. докл. науч. сессии, посвящ. 100-летию со дня рожд. В.В. Алёхина (июнь 1982 г.). Курск, 1982. С. 30–33.
- Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., 1973. 187 с.
- Рэдулеску-Иван Д. Материалы по структуре некоторых растительных сообществ и ассоциаций Стрелецкой степи // Тр. Центр.-Чернозём. гос. заповед. Вып. 9. М., 1965. С. 16–78.
- Рэдулеску-Иван Д. Выявление фитоценотической роли различных видов в условиях сложного растительного покрова луговой степи // Тр. Центр.-Чернозём. гос. заповед. Вып. 10. М., 1967. С. 17–26.
- Ткаченко В.С., Мовчан Я.І., Соломаха В.А. Аналіз синтаксономічних змін лучних степів заповідника «Михайлівська цілина» // Укр. бот. журн. 1987. № 3. С. 65–73.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien, N.-Y., 1964. 865 S.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ И ДИНАМИКА СФАГНОВЫХ БОЛОТ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «УГРА» (КАЛУЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Антипин В.К., Бойчук М.А.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Основными задачами национальных парков являются сохранение природных комплексов, уникальных и эталонных природных участков и объектов; разработка и внедрение научных методов охраны природы и экологического просвещения; восстановление нарушенных природных объектов. При этом большое значение придается сбору научной информации о разнообразии и современном состоянии биоты парков, на основе которых осуществляется решение поставленных перед ними задач.

Национальный парк (НП) «Угра» образован в 1997 году с целью сохранения эталона разнообразия природных и историко-культурных комплексов европейской части России. Он расположен в Калужской области, состоит из трех крупных участков бассейна р. Ока: Угорского (долина р. Угра), Воротынского (долина р. Высса) и Жиздринского (долина р. Жиздра), а также болотного памятника природы «Болото Морозовское». Общая площадь НП «Угра» составляет 98,6 тыс. га.

Залесенность территории парка около 63% (Национальный парк., 2004). Водные экосистемы занимают до 3% его площади; болота – менее 1% (503 га); пойменные, суходольные и низинные луга и агроландшафты – до 40%. Антропогенное влияние на природные экосистемы здесь было очень значительным. Коренная растительность – подтаежные широколиственно-еловые (Угорский и Воротынский участки) и восточноевропейские широколиственные (Жиздринский участок) леса (Карта растительности..., 1974) – уничтожена более 400 лет назад. Сохранились лишь небольшие фрагменты сложных ельников, дубрав, липово-дубняков с *Corylus avellana* L. Преобладают производные неморально-травяные осиновые и березовые (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.) леса с участием широколиственных пород (*Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L.) и лесные культуры.

Исследования с целью выявления современного состояния болотной биоты парка, разнообразия растительного покрова и динамики болот проведены нами в 2005–2007 годах. В 2005 году было установлено, что на территории Угорского участка парка сохранились в естественном состоянии небольшие по площади (от 5 до 80 га) сфагновые болота, на некоторых выработанных торфяниках восстановились болотные сфагновые сообщества (Антипин и др., 2006). Изучение Жиздринского участка в 2006 году показало, что болота здесь изменены хозяйственной деятельностью. Небольшие по площади (до 1 га) осоково-сфагновые болота сохранились лишь на водоразделах рек и речек, в удаленных лесных массивах. На выработанных торфяниках формируются преимущественно черноольшаниковые травяные леса с богатой флорой. В торфяных карьерах поселяются сфагновые мхи. В 2007 году изучалась динамика растительного покрова болот Угорской части парка.

В настоящей работе мы излагаем результаты исследований только сфагновых болот, которые расположены в Угорской части парка (рис.).



Схема расположения исследованных болот на Угорской части НП «Угра»

Флора сосудистых растений сфагновых болот насчитывает 55 видов, относящихся к 29 семействам. Ведущими семействами являются *Cyperaceae* (13 видов), *Ericaceae* (7) и *Poaceae* (5). Здесь нет целого ряда видов растений, характерных для болот таежной зоны, в том числе таких, как *Betula nana* L., *Rubus chamaemorus* L. Очень редко встречается *Carex limosa* L., единичны места произрастания *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Scheuchzeria palustris* L., о чем ранее уже сообщалось (Решетникова и др., 2005).

Бриофлора насчитывает 24 вида листостебельных мхов, из них 12 – сфагновые (сем. *Sphagnaceae*). Далее идут семейства *Amblystegiaceae* (4 вида), *Dicranaceae* и *Polytrichaceae* – по два вида. По одному виду содержат *Aulacomniaceae*, *Hylocomiaceae*, *Tetraphidaceae*. Очень редким видом бриофлоры парка является *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. Единственное место его произрастания обнаружено нами на сфагновой крайке восстанавливающегося болота Галкинское.

В составе флоры сфагновых болот парка преобладают бореальные виды как сосудистых растений, так и сфагновых мхов, среди которых наиболее распространены *Andromeda polifolia* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex rostrata* Stokes и *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr.

По режиму водно-минерального питания и структуре растительного покрова сфагновые болота парка мы подразделили на три типа: олиготрофный сосново-кустарничково-пушицево-сфагновый, мезотрофный осоково-пушицево-сфагновый и мезоевтрофный травяно-сфагновый.

Сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые болота формируются в неглубоких и слабо проточных котловинах. Эталоном болот этого типа являются болота Морозовское и Беляевское (см. рис.)

Флора болот насчитывает 17 видов сосудистых растений и 12 видов листостебельных мхов. Здесь обильно произрастают *Pinus sylvestris* L., *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre* L., *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum* L., *Eriophorum vaginatum*. На крайках встречаются *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. nigra* (L.) Reichard. Сфагновый покров образуют *Sphagnum angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens., *S. fallax*, *S. magellanicum* Brid., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw. На приствольных кочках обычны зеленые мхи: *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Polytrichum commune* Hedw., *P. strictum* Brid., *Dicranum scoparium* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

Растительный покров сосново-кустарничково-пушицево-сфагновых болот образуют сообщества приствольных кочек *Pinus sylvestris*–*Vaccinium uliginosum* + *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* + *S. magellanicum* + *Polytrichum strictum* и западин *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum fallax* + *S. angustifolium* (болото Морозовское), а также сообщества *Pinus sylvestris*–*Ledum palustre* + *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* + *S. magellanicum* (болото Беляевское). Окрайки болот заняты мезотрофными сообществами *Betula pubescens*–*Carex lasiocarpa* + *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum fallax*. Здесь встречается *Molinia coerulea* (L.) Moench, распространению которой способствовали лесные пожары.

К этому же типу болот мы относим восстановленную болотную растительность торфяника «Бучкино», на котором более 100 лет назад добывали кусковой торф. В его центре находятся два заполненных водой прямоугольных карьера (100 м × 30 м). Берега карьеров занимают сообщества *Pinus sylvestris*–*Chamaedaphne calyculata*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium*+*Sphagnum fallax*. Окрайковая полоса бывшего торфяника покрыта восстановленными болотными сообществами *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax*.

Естественная динамика растительного покрова сосново-кустарничково-пушицево-сфагновых болот неоднократно прерывалась лесными пожарами. Об этом свидетельствуют сохранившиеся древесные угольки в придонных (1,5–1,6 м) и верхних (0,5–0,8 м) слоях торфяной залежи. Реконструированная по остаткам видов растений-торфообразователей динамика растительного покрова представлена следующими сериями палеосообществ: придонное *Betula pubescens*–*Carex rostrata*+*Eriophorum vaginatum* (в торфе древесные угольки) ⇒ *Betula pubescens*–*Eriophorum vaginatum* ⇒ *Eriophorum vaginatum* ⇒ *Pinus sylvestris*–*Eriophorum vaginatum* (в торфе древесные угольки) ⇒ *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum fallax* (современное сообщество).

По классификации растительности болот Т.К. Юрковской (1992), сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые болота парка следует рассматривать как географический вариант болотных массивов сосново-пушицево-кустарничково-сфагнового восточноевропейского типа.

Изученные нами мезотрофные осоково-пушицево-сфагновые болота парка формируются в довольно глубокой (3,75 м) термокарстовой котловине (болото у д. Озерки) и в котловине (глубина 3 м) обмелевшей древней речной старицы (болото у д. Сергиево).

Флора болот небогатая: 26 видов сосудистых растений и 8 видов листостебельных мхов. Обильно произрастают *Andromeda polifolia*, *Carex rostrata*, *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Comarum palustre* L., *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, встречаются *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *Juncus filiformis* L., *Calla palustris* L., *Sphagnum magellanicum*, *S. squarrosum* Crome и др. Редкими видами здесь являются *Menyanthes trifoliata* L. и *Carex limosa*.

Растительный покров осоково-пушицево-сфагновых болот образуют сообщества *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax*, *Carex lasiocarpa*–*Sphagnum fallax*, *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum fallax*, *Betula pubescens*–

Eriophorum vaginatum–*Sphagnum fallax*. Сообщества *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax* встречаются на всех исследованных нами болотах. Они же доминируют на окрайках бывших торфяников с восстановленной болотной растительностью (Бучкино и Галкинское).

Изучена динамика растительного покрова болота у д. Озерки, на котором находится единственное место произрастания *Scheuchzeria palustris*. Скважина глубиной 3,75 м была заложена в пушицево-сфагновом сообществе, в 15 м от сфагнового ковра с шейхцерией болотной. Оказалось, что уже в придонных палеосообществах *Betula pubescens*–*Phragmites australis*+*Carex caespitosa* растения этого вида произрастали. Далее динамический ряд палеосообществ представлен так: *Carex lasiocarpa*–*Calliergon* sp.+*Drepanocladus* sp. ⇒ *Scheuchzeria palustris*+*Carex limosa*–*Drepanocladus* sp. ⇒ *Eriophorum vaginatum*+*Scheuchzeria palustris*–*Sphagnum magellanicum* ⇒ *Carex rostrata*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum magellanicum* ⇒ *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum fallax* (современное сообщество). Более 1000 лет назад *Scheuchzeria palustris* был одним из обильно произраставших на этом болоте видов растений. Остатков шейхцерии в торфяных отложениях остальных исследованных нами болот не обнаружено.

Мезоевтрофное травяно-сфагновое болото (Пановское) развивается в проточной, обильно увлажненной и неглубокой (до 1 м) котловине. Его флора состоит из 27 видов сосудистых растений и 11 видов листостебельных мхов. Здесь распространены *Salix cinerea* L., *Equisetum fluviatile* L., *Phragmites australis*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Typha latifolia* L., из мхов – *Sphagnum fallax*, *Sphagnum squarrosum*. Встречаются *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Carex acuta* L., *Eriophorum polystachion* L., *Epilobium palustre* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Duby, *Ranunculus lingua* L., *Sphagnum centrale* C. Jens. ex H. Arnell et C. Jens., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske и др.

Растительность болота образуют мезоевтрофные травяно-сфагновые и мезотрофные осоково-сфагновые сообщества. На окрайке распространены сообщества *Equisetum fluviatile*–*Sphagnum squarrosum* с примесью в моховом покрове *Drepanocladus aduncus* и *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax*. В центре находятся сообщества *Typha latifolia*+*Comarum palustre*–*Sphagnum squarrosum*, *Phragmites australis*–*Sphagnum fallax*, *Carex rostrata*+*Comarum palustre*–*Sphagnum fallax*+*Sphagnum squarrosum*. В последнем сообществе была пробурена скважина и взяты образцы торфа на ботанический состав и степень разложения. Глубина скважины 70 см. Залежь состоит из слоя (70–50 см) осоково-хвощового низинного торфа (доминируют остатки *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*), слоя (50–25 см) осоково-сфагнового низинного (*Carex rostrata*, *Sphagnum riparium* Aongst., *S. squarrosum*) и слоя сфагнового низинного торфа (*S. riparium*, *S. squarrosum*, *S. fallax*), который откладывает современное сообщество. Строение торфяной залежи болота Пановское отражает динамику его постепенного засфагнения.

Мезотрофные осоково-пушицево-сфагновые и мезоевтрофное травяно-сфагновое болота парка, по классификации Т.К. Юрковской, относятся к бореальному варианту кустарничково-травяно-сфагновых и травяно-сфагновых переходных болот.

Сфагновые болота парка – ценные природоохранные объекты. Необходима организация ботанического мониторинга за динамикой уникальных популяций *Scheuchzeria palustris* (болото у д. Озерки), *Rhynchospora alba* и *Sphagnum fuscum* (болото Галкинское).

Литература

- Антипин В.К., Бойчук М.А., Телеганова В.В. Современное состояние и природоохранная значимость болотной биоты национального парка «Угра» // Природа и история Поюгорья. Вып. 4. Калуга, 2006. С. 69–81.
Карта растительности европейской части СССР. М 1: 2 500 000. БИН АН СССР. ГУГК.: М., 1974.
Национальный парк «Угра» (информационно-справочное издание) / Под ред. В.П. Новикова. Калуга, 2004. 80 с.
Решетникова Н.М., Скворцов А.К., Майоров С.Р., Воронкина Н.В. Сосудистые растения национального парка «Угра» (Аннотированный список видов). Флора и фауна национальных парков. М., 2005. Вып. 6. 143 с.
Юрковская Т.К. География и картография растительности болот европейской России и сопредельных территорий. СПб, 1992. 255 с.

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БАШМАЧКА ТОЧЕЧНОГО В ОЛЕКМИНСКОМ ГОСЗАПОВЕДНИКЕ

Афанасьева Е.А.

Якутск, Якутский государственный университет им. М.К. Аммосова

Cypripedium guttatum Sw. – башмачок точечный занесен в «Красную книгу СССР» (1978), список «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980), «Красную книгу Республики Саха (Якутия)» (2000) (категория II – сокращает численность популяции).

Башмачок пятнистый – евразийский бореальный вид. Встречается на северо-востоке и в центре лесной зоны в европейской части бывшего СССР (преимущественно в восточных районах), в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Произрастает в Монголии, Китае, Японии, Северной Америке (Иванова, 1987). В Якутии по рр. Лена и Алдан доходит до 64° с.ш., встречается также в бассейне р. Вилюй (долина р. Улахан – Ботубуйа), долине р. Оленек – в 30 км ниже метеостанции Маак, в низовье р. Арга – Салаа (Красная книга РС (Я), 2000).

Cypripedium guttatum приурочен к узкому диапазону экологических условий, на территории Якутии имеет широкий ареал, проходит северная граница, но под охрану сети ООПТ подпадают только немногие популяции Центральной и Южной Якутии. Вид охраняется в госзаповеднике «Олекминский», природных парках «Ленские Столбы», «Сиинэ», «Усть-Вилюйский».

Растет в хвойных, смешанных и лиственных лесах, вняках, по лесным полянам, предпочитает карбонатную породу (Красная Книга РС (Я), 2000).

Жизненная форма *C. guttatum* – длинокорневищный травянистый многолетник (Татаренко, 1996).

Ценопопуляционное изучение *C. guttatum* проводили в 2007 г. на территории государственного природного заповедника «Олекминский» (ГПЗО) в четырех ценопопуляциях (ЦП 1, ЦП 2, ЦП 3, ЦП 4).

При ценопопуляционных исследованиях использовались методы, приведенные в работах Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975), Ю.А. Злобина (1989), Н.В. Животовского (2001), А.Р. Ишбирдина, М.М. Ишмуратовой (2004), (Программа..., 1986), в монографиях «Ценопопуляции растений...» (1976, 1988). В пределах изученных ценопопуляций выделяли следующие возрастные группы особей: j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – генеративные. Во избежание нарушения местообитания вида нами не определены параметры проростков и подземных органов растений последующих возрастных состояний. При выявлении возрастной структуры популяций в качестве элементарной единицы принималась особь. Особью считался отдельный побег, который образуется на корневище растения. Оценка условий местообитаний проведена с использованием экологических шкал Ландольта (Landolt, 1977). Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву (1973).

ЦП 1 расположена в устье р. Бедерях, на территории одноименного кордона ГПЗО в зеленомошно-кустарниково-разнотравном лиственничнике с примесью сосны обыкновенной и березы плосколистной. По ЦП проходит лесная дорога с умеренной нагрузкой.

ЦП 2 находится в зеленомошно-багульниковом лиственничнике ГПЗО на левом берегу р. Олекма, напротив стационара Джикимда. Часть ценопопуляции расположена на проезжей части зарастающей лесной тракторной дороги с умеренной нагрузкой.

Изученная ЦП 3 расположена в зеленомошном лиственничнике ГПЗО на склоне северной экспозиции 30° на правом берегу в 0,5 км от устья р. Чокурдах (правый приток р. Олекма). По ЦП проходит зарастающая дорога с минимальной антропогенной нагрузкой.

ЦП 4 расположена в зеленомошно-багульничково-голубичном смешанном лесу ГПЗО на левом берегу р. Олекма у устья р. Неизвестная. Антропогенное воздействие не наблюдается.

Площадь, занимаемая ЦП 1, составляет 447 м², характеризуется самым низким показателем плотности, в среднем на 1 м² насчитывается 5,8 экз., численность 2,628 особей. ЦП 1 имеет самый высокий показатель количества генеративных растений (30,6%), на долю особей прегенеративной группы приходится 69,4%; из них виргинильные особи составляют 25,2%, имматурные – 44,2%, ювенильные – отсутствуют. Индексы возрастной и эффективности самые высокие: дельта 0,147 и омега 0,472. Индекс восстановления самый низкий – 0,694.

ЦП 2 занимает площадь около 548 м². Показатель плотности самый высокий – 10,3 экз./м², численность около 5,614 особей. В возрастном спектре соотношение возрастных спектров (j:im:v:g) (0:27,4:58,2:14,4). Кривая, отображающая возрастной спектр, одновершинна, и максимум ее соответствует виргинильному возрастному состоянию. Индексы возрастной и эффективности: дельта 0,121 и омега 0,407. Индекс восстановления средний – 0,855.

ЦП 3 занимает самую большую площадь 1960 м² и наиболее многочисленна – 16,072 особей, на 1 м² в среднем насчитывается 6,36 экз. ЦП 3 характеризуется самым низким показателем количества генеративных растений (5,7%), на долю прегенеративных особей приходится 94,3%. В возрастном спектре ювенильные особи составляют 2,5%, имматурные – 64,2, виргинильные – 27,6 и генеративные – 5,7. Абсолютный максимум в возрастном спектре занимают имматурные особи. Ценопопуляция характеризуется низким значением возрастной (0,079) и эффективности (0,278); индекс восстановления высокий – 0,943.

ЦП 4 занимает площадь около 196 м². Показатель плотности – 7,1 экз./м², численность 3,387 особей. Возрастной спектр (0:37,8:51,5:10,7). Индексы возрастной и эффективности имеют средние значения: дельта 0,108 и омега 0,369. Индекс восстановления – 0,893.

Малое количество и поврежденность генеративных особей ЦП 3 не позволили провести полноценную статистическую обработку, поэтому данные по морфологии не приводятся. Оценивая морфо-

метрические признаки генеративных особей *Cypripedium guttatum* в ценопопуляциях 1, 2, 4 можно отметить следующее (табл.). Высота растения и параметры листа у изученных ценопопуляций имеют средний уровень вариации, параметры брактей имеют высокий уровень варьирования. Относительно низкий уровень вариации параметров листьев отмечается в ЦП 2. Небольшое различие в морфологических параметрах доказывает сходство экологических условий местопроизрастания изученных ценопопуляций 1, 2, 4.

Морфометрическая характеристика генеративных побегов *Cypripedium guttatum* в ГПЗО

Параметры	ЦП 1		ЦП 2		ЦП 4	
	M±m	V, %	M±m	V, %	M±m	V, %
Высота растения, см	19,3±0,6	15,9	18,7±0,4	10,5	18,4±0,6	16,2
Длина второго листа, см	8,2±0,2	11,7	9,4±0,2	8,9	10,1±0,3	13,3
Ширина второго листа, см	4,4±0,1	17,1	4,6±0,1	9,9	3,9±0,1	14,2
Количество жилок, шт	8,3±0,2	11,3	7,1±0,06	4,6	7,3±0,04	9,3
Длина брактей, см	2,7±0,1	19,2	3,2±0,1	14,2	2,5±0,06	12,5
Ширина брактей, см	1,2±0,1	24,6	1,4±0,05	20,2	0,9±0,01	23,2

Примечание: М – средняя статистическая, m – стандартная ошибка.

ЦП 1, ЦП 2 и ЦП 3 неполночленные, в спектре отсутствуют ювенильные особи, абсолютный максимум возрастного спектра приходится на виргинильные особи. Для длиннокорневищных растений доминирование вегетативных особей и отсутствие или малое количество генеративных и ювенильных не всегда может служить критерием угнетенности. Так, в литературе неоднократно упоминается о компенсации у вегетативно подвижных растений генеративного размножения активным вегетативным (Татаренко и др., 1999; Рогожина, 2003; Данилова и др., 2005). В отличие от ЦП 1, ЦП 2 и ЦП 4, в возрастном спектре ЦП 3 появляются единичные ювенильные особи, что свидетельствует о слабом семенном размножении.

Энергетическая эффективность (ω) изученных ценопопуляций не превышает 0,6 и подтверждает, что они все являются молодыми. По классификации «дельта-омега» все изученные ценопопуляции также относятся к молодым.

Анализ жизненности *Cypripedium guttatum* по индексу виталитета и размерному спектру проводился только по трем ценопопуляциям 1, 2 и 4, объяснение этому приводили выше.

Оценка жизненности *Cypripedium guttatum* по индексу виталитета показывает, что наиболее благоприятными для роста оказались условия произрастания ЦП 1 и ЦП 4 ($IVC=0,247$ и $0,222$), где освещенность равна 3–4 баллам по шкале Ландольта (от полутени, редко до полного освещения). Ведущим фактором благоприятного развития *C. guttatum* видимо является освещенность. Самые неблагоприятные условия ценопопуляций были у ЦП 2 ($IVC=0,178$) зеленомошно-багульниковом листовничнике, где отмечаются затененные условия (освещенность 2–3 балла). Показатели размерного спектра (Q/c) ЦП 1, ЦП 2 и ЦП 4 имеют значение больше единицы – 1,28; 2,08 и 1,28, что соответствует процветающему состоянию ценопопуляций.

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что самоподдержание ценопопуляций *Cypripedium guttatum* происходит в основном вегетативным способом, которая вполне достаточна для сохранения их на изученной территории.

Литература

- Татаренко И.В., Верхолат В.П., Ракова М.В. Возрастная структура и динамика популяций Орхидных Приморского края // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 1. С. 54–58.
- Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. Биология охраняемых растений Центральной Якутии. Якутск, 2005. 112 с.
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973.
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 769–781.
- Иванова Е.В. Семейство *Orchidaceae* – Ятрышниковые или Орхидные / Флора Сибири. *Araceae – Orchidaceae*. Новосибирск, 1987. С. 125–145.
- Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск, 2000. 256 с.
- Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. М., 1984. 478 с.
- Орхидеи нашей страны / М.Г. Вахрамеева, Л.В. Денисова, С.В. Никитина, С.К. Самсонов. М., 1991. 224 с.

- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Сост. Л.В. Денисова, С.В. Никитина, Л.Б. Заугольнова. М., 1986. 33 с.
- Работнова Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. // Геоботаника. Тр. БИН АН СССР. Вып. 6. М.-Л., 1950. С. 7–204.
- Редкие и исчезающие растения Сибири / Под ред. Л.И. Малышева, К.А. Соболевской. Новосибирск, 1980. 225 с.
- Рогожина Т.Ю. Комплексная оценка устойчивости декоративных травянистых многолетников // Ботанические сады – центры изучения и сохранения биоразнообразия. Якутск, 2003. С. 94–98.
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М., 1988. 184 с.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst., Rubel. H. 64. Zurich, 1977. Цитир. по: Приложение // Биологическая флора московской области. Вып. 6. М., 1980. 222 с.

ОСОБЕННОСТИ ТРАНСФОРМАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСНОВНЫХ ТИПОВ СТЕПЕЙ ПРИ ПАСТИЩНОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ (МОНГОЛИЯ)

Бажа С.Н.¹, Гунин П.Д.¹, Казанцева Т.И.², Данжалова Е.В.¹, Дробышев Ю.И.¹, Прищепа А.В.¹

¹ Москва, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

² Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Растительный покров Монголии достаточно хорошо изучен сотрудниками Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ (Юнатов, 1950; Соколов и др., 1992; Улзийхутаг и др., 2005). Структура растительного покрова отражена на геоботанических картах различного масштаба: от 1:1500 000 до 100 000 и крупнее на отдельные сомоны и ключевые участки. Трансформация степной растительности происходит на пастбищах при разной степени нарушенности. Она проявляется как на локальном и региональном уровнях, так и в масштабе всей страны. Пастбищная дигрессия в Монголии – результат многосотлетней (и даже тысячелетней) пастбищной нагрузки, вызывающей изменения почвенно-растительного покрова.

В задачу исследований входило определить влияние выпаса на состав, структуру и продуктивность (как интегрального показателя) растительных сообществ основных типов степей Центральной Монголии. Данные исследований позволяют более обоснованно оценить состояние пастбищ, определить степень их антропогенной нарушенности, а в итоге – выявить особенности трансформации растительности основных типов степей при пастбищном использовании.

Единовременное изучение трансформации растительности пастбищ в сравнении с заповедными аналогами (изолированными от выпаса специальным ограждением) проводили на заранее выбранных 10 полигонах, которые расположены на субмеридиональной трансекте вдоль трансмонгольской железной дороги Сухэ-Батор-Улан-Батор-Дзамын-Уд. Она пересекает наиболее характерные сообщества основных типов степей – горно-луговые, луговые, настоящие (засушливые), сухие, опустыненные и пустынные (Гунин и др., 2002). Заповедный режим в полосе отчуждения существует от 30 до 50 лет, а площадь полигонов достигает нескольких десятков гектаров. Наблюдения проводились в период максимального развития травостоя. Это позволило сделать сравнение фитоценологических показателей растительных сообществ разных типов степей и сообществ парных участков (находящихся в режиме пастбищного использования и в режиме заповедания).

В растительных сообществах на выпасаемой территории выявлены следующие качественные и количественные изменения в их строении: смена фитоценологических позиций видов; нанофитизм (уменьшение линейных размеров особей растений), изреживание и низкорослость травостоя, снижение годичной продукции видов и общей надземной фитомассы сообществ; экспансию дигрессивно-активных видов трав и вегетативно-подвижных кустарников. Преобладание той или иной формы и масштаба структурных изменений определялось при сравнении коренного или псевдокоренного сообщества (при заповедании) и выпасаемого средней степени антропогенной нарушенности (Методические рекомендации..., 1989). Основным критерием для выбора участков внутри полигона служило их близкое расположение (не более 10–20 м друг от друга) и одинаковые почвенно-геоморфологические условия.

Изучение растительных сообществ основных типов степей, расположенных на трансекте в зоне отчуждения железной дороги, пересекающей Центральную Монголию с ССЗ на ЮЮВ, показало, что в фитоценозах наблюдаются существенные различия по составу видов и жизненным форм, видовой насыщенности, структуре и продуктивности. Наиболее значимыми признаками сообществ являются:

состав видов-доминантов и содоминантов, характерных видов, величина общей надземной фитомассы. Сравнение выпасаемых сообществ с их ландшафтно-экологическими аналогами при заповедном режиме выявило снижение общей фитомассы в результате перевыпаса даже на стадии средней нарушенности. Так, в сообществах в зоне отчуждения железной дороги величина надземной массы составляет 271 г/м² (горно-луговая), 188 (луговая), 261 (засушливая), 164 (сухая), 16 (опустыненная) и 23 (пустынная). На выпасаемой территории при средней степени нарушенности пастбищ надземная масса снижается в изученных сообществах в 1,2–2,0 раза (рис.).

При заповедании основными доминантами как по проективному покрытию, так и фитомассе в сообществах основных типов степей являются *Stipa grandis*, *S. baicalensis*, *S. krylovii*, *S. gobica*, *Allium senescens*, *A. bidentatum*, *A. polyrrhizum* и *A. mongolicum*.

Под воздействием выпаса на пастбищах четко проявляется смена доминантов содоминантами. С одной стороны, в сообществах происходят сукцессии, когда травы вытесняются кустарниками (*Caragana microphylla*, *C. pygmaea*, *C. korshinskii*) и примитивными полукустарничками (*Artemisia frigida* и *A. adamsii*). Этот процесс можно отнести к варианту закустаривания пастбищ. С другой стороны, вследствие перевыпаса пастбищ происходит увеличение роли дигрессивно-активных многолетних, одно-двулетних и однолетних видов. В степных сообществах с сильной и очень сильной степенью антропогенной нарушенности травостоя доминантами становятся *Artemisia dracunculus*, *A. palustris*, *Carex duriuscula*, *Convolvulus ammannii*, *Potentilla acaulis*, *Sibbaldianthe adpressa*, *Veronica incana*. Они являются видами-индикаторами пастбищной дигрессии (Юнатов, 1950; Казанцева, Даважамц, 1988; Казанцева и др., 1992; Казанцева, 2003; Чогний, 1988; Микляева и др., 2004; Слемнев и др., 2005; Гунин, Микляева, 2006).

Проведенные нами исследования подтвердили не только снижение или увеличение надземной фитомассы пастбищ при разной степени нагрузки, но и закономерности, установленные нашими предшественниками в Забайкалье (Горшкова и др., 1977) и в Монголии (Мирошниченко, 1967; Чогний, 1988). Наши исследования показали, что полученные нами закономерности по использованию пастбищ являются общими для всего Восточно-Азиатского сектора степей. Кроме того, результаты исследований выявили специфические особенности в реакции видов-доминантов и содоминантов на выпас, свойственные только данному типу степей.

В растительных сообществах горных-луговых степей (рис., XXXIII, XXXII, II) при средней степени антропогенной нарушенности происходит смена доминантов и содоминантов. Так, овсяница сибирская (*Festuca sibirica*) замещается при выпасе житняком гребенчатым (*Agropyron cristatum*). В крупнокочковом сообществе происходит увеличение фитоценотической роли *Caragana pygmaea*, а крупнокочковый злак *Stipa grandis* становится содоминантом. В сообществе с доминированием *Stipa sibirica* при выпасе увеличивается доля кустарников и полукустарничков (*Caragana pygmaea*, *C. microphylla* и *Artemisia frigida*), часто они становятся доминантами. *Stipa sibirica* на выпасаемой территории сильно подавляется кустарниками, и его участие в составе сообщества резко снижается.

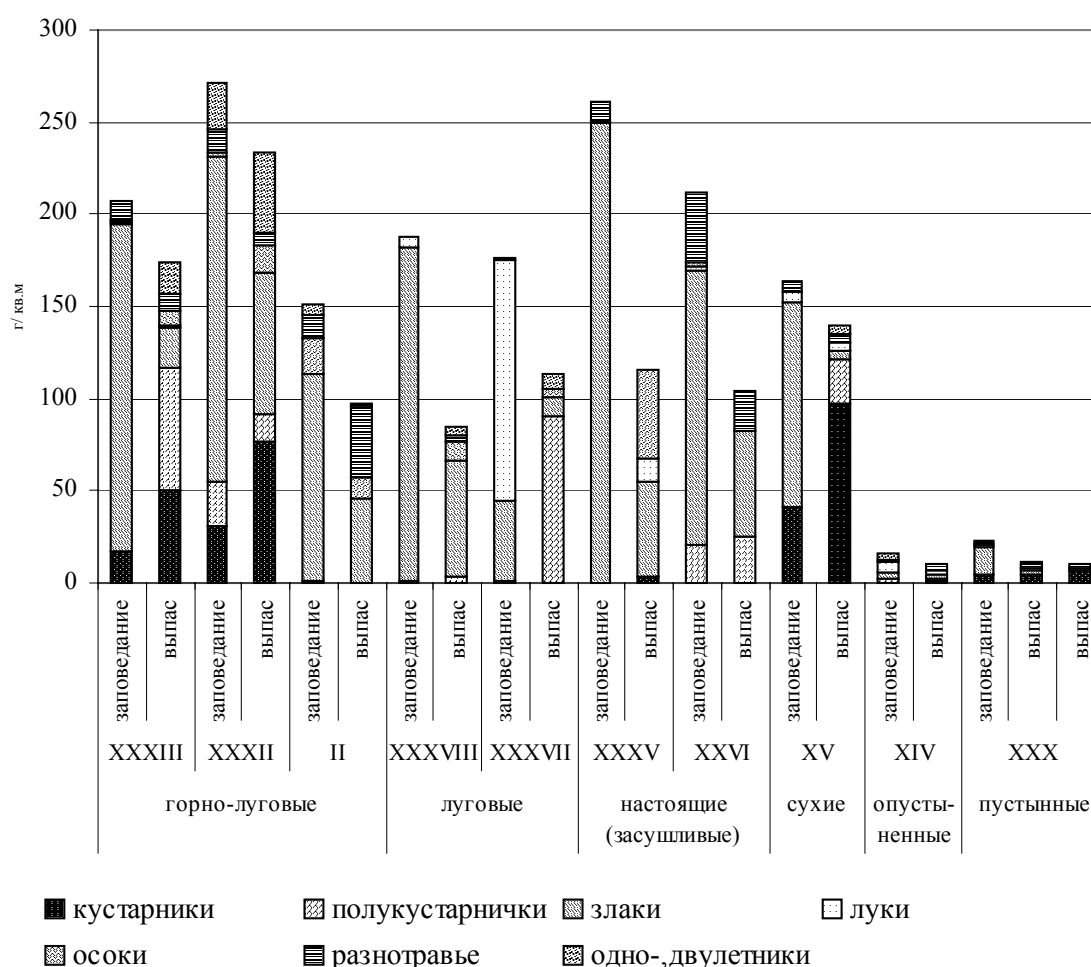
В растительных сообществах луговых степей (XXXVIII, XXXVII) при выпасе проявляются процессы ксерофитизации, и в связи с этим происходит увеличение доли в структуре сообществ примитивного полукустарничка *Artemisia frigida*. Луговые сообщества могут быть полностью трансформированы в холоднополюнные. В сообществах, где эдификатором является более устойчивый к пастбищному воздействию плотнодерновинный злак ковыль байкальский, изменения в составе сообществ не являются кардинальными. При этом, хотя *Stipa baicalensis* остается доминантным видом, но величина его фитомассы резко снижается.

В растительных сообществах настоящих (засушливых) степей (XXXV, XXVI) в процессе пастбищных сукцессий происходит увеличение участия *Leymus chinensis* и *Carex duriuscula*, а доля ковыля байкальского снижается. Когда на выпасаемой территории в разнотравно-полюнно-злаковом сообществе происходит сильное разрастание *Artemisia adamsii* и *Potentilla acaulis*, это также связано как с зоогенным фактором (жизнедеятельность грызунов), так и с чрезмерной нагрузкой на пастбища.

В растительных сообществах сухих степей (XV) при длительном пастбищном использовании происходит смена содоминантов. Здесь отмечено увеличение роли кустарничков и полукустарничков и снижение участия поликарпических трав. Иссущение почвенной среды при выпасе приводит к опесчаниванию почв и увеличению роли корневищных и корнеотпрысковых видов, таких, как *Caragana microphylla* и *Artemisia frigida*.

В растительных сообществах пустынных степей (XXX) при средней степени антропогенной нарушенности отчетливо проявляется тенденция к увеличению роли кустарников *Caragana korshinskii* и *C. pygmae*, их участие возрастает до уровня доминантов. Более выражен этот процесс в сообществах с сильной опесчаненностью поверхности почв и особенно в годы с малым количеством осадков.

Таким образом, изучение трансформации растительности основных типов степей при пастбищном режиме выявили значительные изменения в видовом составе. При средней и сильной степени антропогенной нарушенности пастбищ происходит снижение фитоценотической роли доминантов и содоминантов и их смена видами – индикаторами пастбищной дигрессии. При увеличении пастбищной нагрузки, опесчаненности поверхности почв в сочетании с рядом засушливых лет происходит закустаривание пастбищ. Расположенные



Надземная фитомасса степных сообществ на субмеридиональной трансекте Сухэ-Батор–Улан-Батор–Дзамын-Уд.
 II-XXXVIII – сообщества основных типов степей с разным режимом использования

на субмеридиональной трансекте эталонные сообщества с заповедным режимом необходимо сохранять и продолжать их мониторинг. Они являются одновременно и резерватами сохранения генофонда степного флористического разнообразия.

Литература

- Горшкова А.А. Пастбища Забайкалья. Иркутск, 1973. 157 с.
- Гунин П.Д., Микляева И.М. Современные процессы деградации и опустынивания экосистем Восточно-Азиатского сектора степей и лесостепей // Современные глобальные изменения природной среды. М., 2006. Т. 2. С. 389–412.
- Казанцева Т.И., Даважамц Ц. Продуктивность фитоценозов степей и пустынь МНР // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пушино, 1988. С. 242–256.
- Казанцева Т.И., Якунин Г.Н., Амаржаргал Б. Пастбищные экосистемы пустынной зоны МНР и оценка их состояния // Экология и природопользование в Монголии. Пушино, 1992. С. 122–133.
- Казанцева Т.И. Естественная и антропогенная динамика растительных сообществ пустынных степей Северной Гоби (Монголия) // Мат-лы III (XI) съезда Рус. бот. об-ва. Новосибирск-Барнаул. 2003. С. 373–375.
- Методические рекомендации по экологической оценке состояния природной среды и биологических ресурсов МНР. М.; Улан-Батор, 1989. 60 с.
- Микляева И.М., Гунин П.Д., Слемнев Н.Н., Бажа С.Н., Факхире А. Нарушенность растительности степных экосистем // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10. № 24–25. С. 35–46.
- Мирошниченко Ю.М. О распространении *Artemisia frigida* Willd. в МНР // Бот. журн. 1964. Т. 50. № 3. С. 420–425.
- Слемнев Н.Н., Камелин Р.В., Гунин П.Д., Бажа С.Н. Кустарниковые сообщества и их роль в сукцессионных процессах в лесостепной зоне Монголии // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 481–508.
- Соколов В.Е., Гунин П.Д., Даважамц Ц., Камелин Р.В., Улзийхутаг Н., Шагдарсүрэн О., Друк А.Я. 20 лет Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции: итоги и перспективы // Экология и природопользование в Монголии. Пушино. 1992. С. 5–11.

Улзийхутаг Н., Павлов Д.С., Шагдарсүрэн О., Камелин Р.В. Становление, основные результаты и перспективы Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции: итоги и перспективы РАН и АНМ // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы. Улаанбаатар, 2005. С. 462–471.

Чогний О. Закономерности пастбищной дигрессии и пастбищной демутации пастбищ // Тр. Советско-Монг. компл. биол. экспедиции АН СССР и АН МНР. М., 1988. С. 45–81.

Юнатов А.А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики // Тр. Советско-Монг. компл. биол. экспедиции АН СССР и АН МНР. 1950. Вып. 39. 223 с.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ *ALOPECURUS PRATENSIS* L. И *PHLEUM PRATENSE* L. В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ

Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучение биологического разнообразия и адаптивных возможностей систем репродукции у растений является одним из наиболее важных разделов ботанических исследований. Тем не менее, репродуктивные возможности многих видов изучены лишь фрагментарно, слабо освещены в научной литературе «региональные аспекты» репродуктивной биологии растений (Батыгина, 1998). *Alopecurus pratensis* L. и *Phleum pratense* L. относятся к семейству *Poaceae*, которое по своей практической значимости занимает первое место среди цветковых растений. Указанные виды широко распространены в умеренном климате, являются ценными кормовыми культурами и успешно возделываются в различных, в том числе, северных регионах. Однако, существующие в литературе данные о репродуктивных возможностях *A. pratensis* и *P. pratense* сравнительно немногочисленны и не дают полного представления об особенностях и закономерностях формирования у них семенной продуктивности. Поэтому, целью нашего исследования было изучение репродуктивных возможностей двух видов многолетних злаков – *A. pratensis* и *P. pratense* – в условиях культуры в Карелии.

Исследования были проведены на Агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН, расположенной в юго-западной части Республики Карелия в окрестностях г. Петрозаводска (0,5 км). Объектами исследования являлись *A. pratensis* сорт Серебристый и *P. pratense* сорт Олонецкая местная. Экспериментальные питомники были заложены по методике ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса РАСХНИЛ (Методика селекции..., 1969). В качестве приема, позволяющего смоделировать различные стартовые условия для развития растений, были использованы разные сроки посева – семена высевали в период с 10 июня по 20 августа с 10-дневным интервалом. Полевые наблюдения проводили в течение 4-х лет. Морфобиологический анализ растений осуществляли по методике Ф.М. Куперман (1984). Сезонный и суточный ритмы цветения изучали согласно рекомендациям Р.Е. Левиной (1981) и А.Н. Пономарева (1960), семенную продуктивность и качество семян оценивали по общепринятым методикам (Вайнагий, 1974; Методические указания..., 1980).

В условиях культуры в 1-й год жизни растения *A. pratensis* и *P. pratense* формируют только укороченные вегетативные побеги, при этом растения *A. pratensis* превосходят растения *P. pratense* по высоте и скорости линейного роста листьев. У *A. pratensis* формирование соцветий начинается осенью 1-го года жизни и к концу вегетационного сезона от 7 до 12% побегов (в зависимости от срока посева) имеют конус нарастания на этапе формирования лопастей соцветия (IV этап органогенеза), а 23–46% – в переходном состоянии (III этап органогенеза). У растений *P. pratense* формирование соцветий начинается весной 2-го года жизни. Появление генеративных побегов и образование семян отмечается ежегодно начиная со 2-го года жизни.

Изученные виды различаются по продолжительности цикла развития побегов и длительности отдельных фенологических фаз. Так, у *A. pratensis* сезонный цикл развития побегов составляет 83–95 дней. Созревание семян завершается к середине-концу июля. Период от начала отрастания до начала колошения сравнительно короткий – 24–48 дней. Начало цветения отмечается уже через 7–14 дней после начала колошения. Общая продолжительность цветения соцветия может значительно (6–20 дней) варьировать в зависимости от погодных условий. Для растений *P. pratense* характерны более длительные периоды от начала отрастания до начала колошения (47–62 дня), и от колошения до цветения (13–27 дней). Соцветие отцветает быстро – за 58 дней. Сезонный цикл развития побегов длится 102–118 дней. Семена созревают в августе.

A. pratensis и *P. pratense* близки по строению соцветия – колосовидная метелка с одноцветковыми ми колосками, расположенными на коротких, плотно прилегающих к оси соцветия веточках, а также

по типу (ксеногамия) и способу (анемофилия) опыления. При этом для *A. pratensis* характерна выраженная дихогамия в виде протогинии. В пределах соцветия рыльцевая фаза цветения наступает в среднем на 4 дня раньше тычиночной. При таком разделении фаз цветения автогамия в пределах цветка исключена, а в пределах соцветия (гейтоногамия) возможна. У *P. pratense* протогиния носит факультативный характер, разрыв во времени между пестичной и тычиночной фазами цветения наблюдается крайне редко и не превышает суток.

Известно, что результативность опыления у растений определяется качеством пыльцы и эффективностью механизмов ее доставки (Злобин, 1993). Проведенный нами анализ фертильности пыльцы не выявил существенных нарушений процессов микроспоро- и гаметогенеза у изученных видов в условиях Карелии. У растений *A. pratensis* и *P. pratense* данный параметр имеет стабильно высокие значения (80–93% и 86–89%, соответственно). У анемофильных видов эффективность опыления в значительной степени зависит от скоординированности сезонного и суточного ритмов цветения в пределах популяции. Установлено, что у ряда видов многолетних злаков синхронизация сезонного ритма цветения достигается благодаря увеличению скорости развития побегов более высокого порядка (Серая, 1975). Такой тип развития генеративных побегов характерен, в частности, для *P. pratense*, поэтому продолжительность основных фенологических фаз у растений этого вида варьирует незначительно, развитие побегов происходит синхронно. У *A. pratensis* переход побегов в генеративное состояние растянут во времени: начинается осенью и продолжается до начала фазы цветения летом следующего года. В результате, продолжительность фенологических фаз значительно варьирует в зависимости от погодных условий, а доля побегов, участвующих в переопылении в период массового цветения, как правило, не превышает 50%.

По суточному ритму цветения *A. pratensis* и *P. pratense* относятся к злакам утреннего цветения. Массовое пыление происходит в 7⁰⁰–9⁰⁰ часов. При этом цветение *A. pratensis*, наблюдаемое в более ранние сроки (июнь), осуществляется при более низкой температуре (2–21°C) и в более широком диапазоне относительной влажности воздуха (31–100%), чем у *P. pratense* (7–25°C и 44–100%, соответственно), цветущей в июле. Интенсивность цветения у *A. pratensis* значительно ниже (18–84 цветка на соцветие в сутки), чем у *P. pratense* (62–188 цветка на соцветие в сутки). Кроме того, у *P. pratense*, в отличие от *A. pratensis* в неблагоприятных погодных условиях наблюдается временное прекращение цветения или даже изменение суточного ритма.

Влияние срока посева на показатели репродукции у растений *A. pratensis* и *P. pratense* в 1-й год генеративного развития

Срок посева	Количество генеративных побегов, шт./м ²	Количество цветков в соцветии, шт.	Количество семян в соцветии, шт.	Семенификация, %
<i>A. pratensis</i>				
10.06	144±44	150±6	45±3	31±2
20.06	128±20	220±14	64±7	32±4
30.06	108±36	217±13	57±7	27±3
10.07	284±16	207±7	59±4	30±2
20.07	236±36	187±7	81±9	43±4
30.07	70±6	142±10	75±7	54±4
10.08	140±18	153±4	65±3	44±2
20.08	94±9	185±13	90±7	50±3
<i>P. pratense</i>				
10.06	484±164	499±37	366±32	73±3
20.06	584±82	379±40	256±50	63±9
30.06	486±14	497±74	289±50	59±5
10.07	548±36	574±52	447±56	77±3
20.07	688±28	342±29	242±28	71±5
30.07	—	—	—	—
10.08	328±86	470±61	275±37	58±5
20.08	256±26	278±21	118±19	42±5

В условиях культуры в Карелии растения *A. pratensis* и *P. pratense* характеризуются высокими (в пределах видовых значений) потенциальными возможностями семяобразования. У *A. pratensis* в зависимости от условий вегетационного сезона и возраста растений формируется от 150 до 500 генеративных побегов на квадратный метр. Количество цветков в соцветии составляет 180–250 шт. У растений *P. pratense* количество генеративных побегов варьирует от 480 до 750 шт./м². Соцветие имеет в среднем 430–460 цветков. Однако по степени реализации репродуктивного потенциала изученные виды заметно различаются. Если у *P. pratense* процент семенификации составляет в зависимости от условий

вегетационного сезона 63–71%, то у *A. pratensis* этот показатель значительно ниже – 38–39%. По-видимому, одной из основных причин неполной реализации репродуктивного потенциала у *A. pratensis* является недостаточность опыления, которая обусловлена в большей степени видовыми особенностями развития генеративных побегов, в меньшей – спецификой климатических условий района проведения исследований.

Использование разных сроков посева позволило изучить влияние условий, в которых проходили рост и развитие растений на начальных этапах онтогенеза на показатели репродукции. Установлено, что сроки посева оказывают наиболее существенное влияние на формирование показателей репродукции в 1-й год генеративного развития. При этом развитие растений *P. pratense*, проходящее на начальных этапах онтогенеза в условиях короткого дня и сравнительно низких температур (поздние сроки посева), приводит к снижению всех показателей репродукции в 1-й год генеративного развития. У растений *A. pratensis* в тех же условиях снижение репродуктивного потенциала (количества генеративных побегов, количество цветков в соцветии), сопровождается увеличением степени его реализации, о чем свидетельствует увеличение количества семян в соцветии и процента семенификации (табл.).

Анализ взаимосвязи между показателями репродукции, а также величиной надземной биомассы у растений 1-го года генеративного развития в зависимости от срока посева показал, что у растений *P. pratense* существует тесная взаимосвязь показателей генеративной сферы и значительная зависимость большинства из них от величины надземной биомассы, сформировавшейся к началу фазы цветения, а у растений *A. pratensis* эти взаимосвязи выражены слабо.

В целом, проведенное изучение динамики развития генеративных побегов, биологии цветения и формирования семенной продуктивности у *A. pratensis* и *P. pratense* в условиях Карелии позволило установить некоторые особенности репродуктивной стратегии изученных видов, способствующие адаптации к условиям произрастания. У *A. pratensis* основные этапы развития генеративные побеги проходят в начале лета, что позволяет максимально эффективно использовать весенние запасы влаги в почве. Однако, поскольку начало вегетационного сезона характеризуется наиболее нестабильным температурным режимом, репродуктивная стратегия у *A. pratensis*, направлена на повышение пластичности генеративной сферы за счет усложнения внутривидовой структуры (асинхронность развития побегов) и ослабления корреляционных связей между отдельными составляющими урожая семян. Это обеспечивает большую надежность репродукции в нестабильных условиях, характерных для начала вегетационного сезона, но не позволяет достигать высокого уровня семенной продуктивности даже при оптимальном сочетании внешних условий. Репродуктивная стратегия *P. pratense* базируется на создании мощной системы вегетативных органов, необходимых для обеспечения одновременного роста и развития большого количества генеративных побегов, формирующих много семян. В благоприятных для роста и развития условиях растения этого вида характеризуются высоким репродуктивным потенциалом и высоким уровнем его реализации. В неблагоприятных условиях (поздние сроки посева, недостаточное увлажнение) происходит снижение всех показателей репродукции.

Литература

- Батыгина Т.Б. Эмбриология растений на рубеже XX–XXI веков // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. СПб., 1998. С.101–102.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Злобин Ю.А. Популяционное и ценотическое регулирование репродукции у цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 8–15.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М., 1984. 240 с.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.
- Методика селекции многолетних трав. М., 1969. 110 с.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–18.
- Серая Г.П. Особенности онтогенетических изменений морфологической структуры верхушечной меристемы побегов разных порядков в кусте мятлика лугового и полевицы белой // Индукция цветения и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1975. С. 119–125.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

Бобкова К.С., Галенко Э.П., Манов А.В., Тужилкина В.В., Сенькина С.Н.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Характерная черта современного растительного покрова планеты – широкое распространение на обширных территориях умеренного пояса лесов таежного типа. Наиболее ярким и типичным представителем

бореальных лесов являются еловые, которые занимают значительные пространства умеренных широт европейского Северо-Востока. Леса таежной зоны раскинулись на 95,4% площади Республики Коми, где основной лесобразующей породой является ель (Растительность..., 1980).

Еловые сообщества в рассматриваемом регионе образуют северную границу распространения древесной растительности. В насаждениях чистые по составу еловые древостои формируются редко. В древесном ярусе чаще всего присутствуют *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., в северной тайге и притундровых лесах – *B. tortuosa* Ledeb., а также *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb. Кроме этих древесных растений в составе еловых древостоев встречаются *Populus tremula* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth. и *A. incana* (L.) Moench (Юдин, 1954; Коренные еловые леса..., 2006).

Состав, структура и продуктивность еловых формаций теснейшим образом связаны и определяются макроэкологическими условиями последующего формирования ландшафтов. Установившийся субстрат и рельеф, перераспределяющее действие факторов климата в пределах лесорастительных подзон имеют решающее значение в развитии лесных экосистем. Древостои ельников в основном абсолютно или относительно разновозрастные. Они представлены деревьями от 80 до 220 (310) лет (Коренные еловые леса..., 2006). Под пологом елового древостоя происходит постепенное появление молодого поколения ели. Естественный отпад старых, угнетенных и больных деревьев способствует появлению новых экземпляров, что обеспечивает постоянное сохранение разновозрастной структуры спелых древостоев. Лесные площади с доминированием в составе древостоя ели на территории Республики Коми равны 16,2 млн. га, из них 24,3% располагается в крайне северной, 31,7 – в северной, 41,6 – в средней, 2,4% – в южной подзонах тайги.

Покрытая еловыми лесами площадь в притундровых лесах на территории республики равна 3,93 млн. га, из них на 96,4% произрастают старовозрастные древостои. Леса еловой формации представлены главным образом древостоями полнотой 0,4–0,6, V–Va, Vб классами бонитета. Средняя полнота равна 0,46, класс бонитета – V.8. Запасы в старовозрастных ельниках в зависимости от типов условий произрастания изменяются от 40 до 100 м³ га⁻¹, редко достигая в зеленомошных типах 266 м³ га⁻¹. Старовозрастные ельники представлены ельниками лишайниковой (4,8%), зеленомошной (21,5), долгомошной (20,7), травяной (7,7), сфагновой (26,3), кустарничковой (19,0%) группами типов.

В подзоне северной тайги исследуемого региона площадь еловых лесов составляет 5.14 млн. га, из них 82.1% занимают спелые и перестойные насаждения. Наиболее распространены леса долгомошной группы типов (45,4%). На леса зеленомошной группы приходится 34,6%, сфагновой – 16,2, травяной – 3,6, лишайниковой – 0,2%. Леса еловой формации представлены главным образом древостоями полнотой 0,5–0,6 и IV–Va класса бонитета, средняя полнота равна 0,55, класс бонитета V.3. Запасы древесины по типам леса изменяются в пределах 120–180 м³ га⁻¹. Редко встречаются древостои с запасом древесины более 250 м³ га⁻¹.

В подзоне средней тайги республики, еловые леса произрастают на площади 6,74 млн. га, из них 73,9% сосредоточены в спелых и перестойных насаждениях. Они представлены фитоценозами зеленомошной (47,6), долгомошной (36,8), травяной (3,2), сфагновой (12,2), лишайниковой (0,2%) группами типов. Еловые сообщества развиваются главным образом на типичных подзолистых (редко глееподзолистых) и торфянисто-подзолистых суглинистых почвах. Древостои в основном IV–V (редко III) класса бонитета, полнотой 0,6–0,8. Запасы древесины по типам леса изменяются от 100 до 300 м³ га⁻¹. В разнотравно-черничных типах сообществ Приуралья они достигают 380–420 м³ га⁻¹.

В подзоне южной тайги республики господствуют еловые и елово-пихтовые сообщества. Доминирующей является группа зеленомошных типов леса (81,4%). Полнота древостоев – 0,7–0,9. Основные классы бонитета – III–V. Средняя полнота древостоя равна 0,75, средний класс бонитета – IV.1. Запасы древесины в зависимости от условий произрастания изменяются от 200 до 350 м³ га⁻¹. Встречаются еловые насаждения с запасом древесины 400 м³ га⁻¹ и более.

Темп накопления биомассы растений существенно изменяется в зависимости от климатических и почвенно-экологических условий формирования (табл.). Общие запасы фитомассы в старовозрастных еловых фитоценозах крайне северной тайги невысоки и изменяются от 42 до 95 т га⁻¹. Существенное значение в составе биомассы имеют кустарнички и мхи (3,8–7,5 т га⁻¹), значительная часть (30–40%) приходится на подземные органы (Чертовской и др., 1978). Еловые фитоценозы на плакорах северной тайги к спелому возрасту накапливают запасы органического вещества порядка 100–200 т га⁻¹. Основную часть фитомассы формирует древесная растительность, на долю которой приходится 86–93%. В накоплении фитомассы участие кустарничков и трав составляет 5–11%, моховой растительности – 2–6%. Значительная часть (25–32%) фитомассы растений приходится на корни (Бобкова, 1987). В спелых ельниках средней тайги запасы органической массы составляют 160–214 т га⁻¹. На долю древесной растительности приходится 97–98%, кустарничков и трав – 0,7–1,7, мхов – 0,6–0,9%. Подземные органы растений занимают 20–23% от общей фитомассы.

Прирост фитомассы еловых лесов северной тайги составляет 4,3–8,2, средней – 6,0–7,8 т га⁻¹. В общем приросте органической массы в ельниках северной тайги на долю древостоя приходится 48–62%,

средней – 81–92% (Бобкова, 1987). В южной подзоне тайги продукция фитомассы еловых фитоценозов в 1,5–2 раза выше, чем в средней и северной тайге (Факторы регуляции..., 1983). Отмечено, что по мере продвижения на север и увеличения степени увлажнения почв, запасы биомассы растений и их годичный прирост снижаются. Это сопровождается уменьшением соотношения масс наземных и подземных частей сообществ, повышением в составе органических веществ доли участия кустарничков и мхов (табл.).

Биологическая продуктивность фитоценозов коренных ельников, т га⁻¹ абсолютно сухой массы

Подзона тайги	Тип леса	Состав древостоя	Фитомасса					
			запас			прирост		
			древостой	напочвенный покров	всего	древостой	напочвенный покров	всего
Крайне северная	Ерниковый	7ЕЗБ	89,16	5,44	94,60	–	–	–
	Травяно-гипновый*	8Е2Б	76,45	6,28	82,73	–	–	–
	Кустарничково-сфагновый	10Е	38,01	3,85	41,89	–	–	–
Северная	Чернично-зеленомошный	7Е1Лц 1С1Б	114,61	19,95	134,56	3,74	3,49	7,23
	Черничный свежий	5Е3Лц 1Б1Ос+С	186,93	13,18	200,11	5,07	3,11	8,18
	Черничный влажный	6Е3Лц 1Б+Ос	135,90	12,00	147,90	3,76	3,46	7,25
	Чернично-долгомошный	8Е1Б1С	86,94	13,92	100,86	2,78	2,99	5,77
	Осоково-сфагновый	7ЕЗБ	108,65	8,32	116,97	2,44	1,85	4,29
	Черничный свежий	8Е2Б+С	211,83	2,81	214,64	7,22	0,60	7,82
Средняя	Черничный влажный	7Е2Б1С	199,04	3,58	202,62	6,77	0,67	7,44
	Долгомошно-сфагновый	6ЕЗБ1С	159,20	4,08	163,28	4,83	1,15	5,98

Примечания: * По В.Г. Чертовскому и др., 1978; – данные отсутствуют.

Ключевым звеном продукционного процесса является фотосинтез. Интенсивность фотосинтетического газообмена и его изменения в зависимости от метаболической активности растений, величины их ассимилирующего аппарата и экологических факторов в значительной степени определяют биологическую продуктивность. Скорость поглощения CO₂ хвоей ели в течение дня находится в прямой зависимости от солнечной радиации и температуры воздуха. Она практически не связана с влажностью воздуха и содержанием CO₂ в кроновом пространстве. В течение вегетации у ели была выявлена тесная связь среднедневной интенсивности фотосинтеза хвои и температурой воздуха ($r = 0,50$) и температурой почвы ($r = 0,72$). Зависимость процесса фотосинтеза ассимиляционного аппарата от сезонных изменений влажности почвы и воздуха не прослеживалась. В результате изучения динамики максимальных значений дневных интенсивностей фотосинтетического процесса было установлено, что основным фактором, регулирующим фотосинтетический потенциал ели, является температура воздуха и почвы (Тужилкина, 2001).

Транспирация является одним из важнейших звеньев в цепи процессов, выполняющих существенную роль в накоплении органических веществ. Для коренных ельников характерен широкий диапазон изменчивости испарения влаги от 20 до 280 мг г⁻¹ сырой массы в час. Наиболее часто встречаемые значения интенсивности транспирации у ели лежат в пределах 100–200 мг (г⁻¹ ч⁻¹). Так, с одного гектара елового леса за вегетационный период ель транспирирует около 265 тыс. литров воды. При этом потенциальное содержание воды в хвое ели в еловых фитоценозах составляет 8000 л га⁻¹. Транспирация ассимиляционного аппарата ели находится в тесной связи с температурой, влажностью воздуха и освещенностью. При этом с температурой и освещенностью отмечается положительная, а с влажностью воздуха – отрицательная зависимость.

Таким образом, на территории Республики Коми, особенно в северных районах, еловые фитоценозы характеризуются невысокой продуктивностью. Низкая интенсивность продукционного процесса в них определяется прежде всего дефицитом тепла и коротким вегетационным периодом. Биологически активная температура воздуха (>10°C) в северной тайге держится 75–85, в средней – 90–100 дней (Галенко, 1983). Фактором, определяющим структуру и накопления органической массы еловых сообществ исследуемого региона, является гидротермический режим почв. Почвы сезонно-промерзающие, холодные. Температура обеспечивает активный рост корней в пределах верхней толщи почвы мощностью не более 50 см.

Продуктивность лесов в широком понимании характеризуется, прежде всего, количеством древесины в древостоях. Ресурсы древесины, находящиеся в ведении государственных органов лесного хозяйства Республики Коми, составляют 2,85 млрд. м³, из них на долю еловых лесов приходится 1,74 млрд. м³,

из них 70% концентрируется в старовозрастных древостоях. Значительная часть запасов еловой древесины старовозрастных ельников сосредоточена в подзоне средней тайги 55,2%, в крайне северной подзоне тайги – 20,0, северной – 22,3, южной – 2,5%. Анализ товарной структуры древесины показывает, что в старовозрастных ельниках крайне северной тайги на долю деловой древесины приходится 67,0%, в северной – 74,9, средней – 78,7, южной – 79,9% от корневого запаса. Остальную часть занимают технологическое сырье, дрова и отходы. Деловая древесина ели в древостоях крайне северной тайги отнесена в основном к мелкой, северной – к мелкой и средней, средней и южной – к средней категориям крупности. По мере продвижения с севера на юг в корневом запасе увеличивается доля участия деловой древесины, в том числе категории крупной.

Таким образом, на территории европейского Северо-Востока России сохранились значительные площади старовозрастных еловых лесов, которые являются в основном коренными лесными сообществами. Они составляют основу лесоэксплуатационного фонда и являются главным источником развития лесозаготовок, резерватом естественного генофонда лесообразующих видов древесных растений и эталоном экосистем, существующих в состоянии динамического равновесия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 07-04-00104а) и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России»

Литература

- Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
- Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. – СПб.: Наука, 2006. С. 10–21.
- Растительность европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибоевой, Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 426 с.
- Тужилкина В.В. Фотосинтетический газообмен хвойных / Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. С. 149–162.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 315 с.
- Чертовской В.Г., Елизаров Ф.П., Семенов Б.А., Корняк В.С. Лесорастительные условия и продуктивность предтундровых лесов // Экология таежных лесов. Архангельск: Арх. ин-т леса и лесохимии, 1987. С. 32–42.
- Юдин Ю.П. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. М.-Л.: АН СССР, 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 42–125.

ВИДОВАЯ НАСЫЩЕННОСТЬ СООБЩЕСТВ ЛУГОВЫХ И НАСТОЯЩИХ СТЕПЕЙ И ИХ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Бобровская Н.И.

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

Флористический состав растительных сообществ является одним из основных параметров, который используется при характеристике растительного покрова различных территорий. Именно состав сообществ и их видовая насыщенность лежат в основе классификации растительности, будь то эколого-флористическая или доминантно-детерминантная классификации. Исследования закономерностей пространственного изменения растительного покрова уже давно показало существенную вариабельность не только состава, но и числа видов в сообществе, что происходит как в широтном, так и в долготном направлении.

В данном сообщении на примере луговых и настоящих степей мы попытались проследить изменение видовой насыщенности степных сообществ европейской части страны, где достаточно хорошо выражена последовательная смена различных подзональных вариантов растительности. Для ее характеристики сотрудники лаборатории растительности степной зоны БИН РАН при описании основных ключевых участков определяли количество видов на 100 м² (для отдельных эталонных участков – на 1 м²). При описании растительного покрова учитывалась видовая насыщенность сообществ не только равнинных территорий, но отчасти и тех невысоких возвышенностей, которые типичны для европейской части страны (Средне-Русская, Приволжская, отчасти Бугульминско-Белебеевская)

Кроме того, нам представлялось важным проследить возможную связь изменений видовой насыщенности луговых и настоящих степей и количества поступающего к поверхности земли тепла и влаги. Последние уже давно используются для определения границ различных природно-климатических зон.

Явление географической зональности было открыто еще В.В. Докучаевым (1948), который установил, что в пределах обширных территорий природные условия сохраняют многие общие черты, заметно изменяющиеся от зоны к зоне. Он первым отметил, что под влиянием шарообразной формы Земли климат,

растительность и животные распределены на земной поверхности по направлению с севера на юг в строго определенном характере.

Оказалось, что радиационный индекс сухости, определяющий относительное значение составляющих теплового и водного балансов, хорошо согласуется с расположением границ основных природных зон. Было рассчитано (Григорьев, 1954; Будыко, 1970 и др.), что бореальные леса, например, расположены на территориях, для которых характерна величина радиационного индекса сухости в диапазоне 0,5 до 1, степи – от 1 до 2, «полупустыни» от 2 до 3, выше 3 – пустыни. Климатические границы, выделенные по соотношению тепла и влаги, используются довольно широко, в том числе и ботаниками и чаще всего они достаточно хорошо маркируют рубежи крупных природных зон.

Однако иногда встречаются серьезные несовпадения характера растительного покрова и указанных выше величин радиационного индекса сухости. Например, в Монголии пустынные степи, расположенные узкой полосой вдоль северной границы Гоби, распространены на территории с совсем иными параметрах водно-теплового баланса. Так, для одного из ключевых участков в сомоне Булган Восточно-Гобийского аймака, занятого холоднопыльно-змеевково-ковыльковыми с караганами сообществом пустынных степей (*[Caragana leucophloea*¹–*Stipa gobica*+*Cleistogenes songorica*+*Artemisia frigida*) радиационный индекс сухости по данным климатолога И.А. Бересневой (1981) составлял 7,8 ед.

В центральной части Монголии (Средняя Халаха) исследовались также и дерновиннозлаковые сухие степи. Для территории, где был расположен эталонный для этих степей участок, занятый ковыльно-холоднопыльно-житняково-змеевковым с караганами сообществом (*[Caragana stenophylla*+*C. pygmaea*+*C. microphylla*–*Cleistogenes squarrosa*+*Agropyron cristatum*+*Artemisia frigida*+*Stipa krylovii*), индекс сухости достигал 2,8. Были отмечены и другие несовпадения.

В ходе изучения растительности степей европейской части России, а также видовой насыщенности их сообществ, нам представлялось необходимым уточнить природно – климатические характеристики их зональных и подзональных рубежей. Для этого были использованы многолетние данные региональных метеостанций, расположенных вблизи основных ключевых участков. Таким образом, описание характера растительного покрова эталонных участков и уточнение их принадлежности к тому или иному типу растительности сопровождалось расчетами радиационного индекса сухости конкретных территорий. Для расчетов последнего использованы материалы региональных метеостанций за период с 1953 по 1975 гг. Эти сроки были рекомендованы Всемирной Метеорологической Организацией для сравнительной оценки природно-климатических характеристик различных территорий

Определения величины радиационного индекса сухости показали, что луговые разнотравно-злаковые степи на территории европейской части страны встречаются в диапазоне от 1 до 1,43, наиболее высокие значения были обнаружены на мезоплакорх Приволжской возвышенности (табл.). Настоящие степи (от северных богаторазнотравно-дерновиннозлаковых до сухих разнотравно-дерновиннозлаковых степей) приурочены к территориям, где индекс сухости варьирует от 1,67 до 2,17.

Сравнение показало, что количество видов в сообществах исследованных территорий (и луговых и настоящих степей) европейской части страны, изменяется в достаточно широком диапазоне.

В условиях настоящих степей видовая насыщенность сообществ варьирует в зависимости от условий конкретного экотопа, меняется в широтном направлении и пр. Определения показали, что среднее для того или иного ключевого участка количество видов на 1 м² как правило не превышает 10, а на 100 м² изменяется от 22 до 40 видов (табл.).

Согласно результатам анализа флористического состава разнотравно-дерновиннозлаковых сухих степей саратовского Заволжья, проведенного Г.С. Малышевой и П.Д. Малаховским (2004), первое место занимает сем. *Asteraceae*, далее следуют (по мере сокращения количества видов) *Apiaceae*, *Poaceae* и *Lamiaceae*.

При продвижении на север в полосу луговых степей таксономическое разнообразие заметно возрастает. Так, видовая насыщенность фитоценозов на 1 м² в среднем для эталонного участка варьирует от 11 до 50 видов (табл.). Их количество на 100 м² в зависимости от экологических условий меняется от 26 до 112 видов. Самое низкое число видов было отмечено на Приволжской возвышенности (Хвалынский национальный парк). Индекс сухости для этой территории составляет 1,41. Самая высокая видовое разнообразие отмечено в луговых степях Центрального Черноземья (Стрелецкая степь), где индекс сухости равняется 1, т.е. на территории, где испаряемость равна количеству выпадающих осадков.

Нами был проведен анализ видового состава старозалежного участка Каменной степи (Воронежская область). Он показал, что самым представительным по количеству видов является сем. *Asteraceae*. Второе занимают виды сем. *Poaceae*, третье принадлежит сем. *Fabaceae*. В составе травостоя достаточно заметна роль представителей еще двух семейств – *Lamiaceae* и *Scrophulariaceae*. Представители этих 5 семейств составляли более половины от общего количества видов (Казанцева и др., 2001).

¹ Названия видов даны по С.К. Черепанову (1995).

Видовая насыщенность сообществ луговых и настоящих степей и величина радиационного индекса сухости

Населенный пункт	Радиационный индекс сухости	Среднее количество видов на 1 м ²	Среднее количество видов на 100 м ²
Луговые степи			
Таловая (Каменная степь)	1,17	23	45
Целинные участки, склоны		26	46
Старозалежные участки, Плакоры			
Стрелецкая степь, Курская область ²	1,0	16	68
Косимый		50	112
Некосимый			
Заповедник «Дивногорье» (Воронежская область, Лиски)	1,08	11	30
Западная часть Самарской области, севернее р. Кинель	1,23	13	35
Хвалынский национальный парк (Саратовская область)	1,41	12	26
Северная часть заповедника «Нижнеоперский», Волгоградская область	1,43	–	44
Настоящие степи			
Вольск (Приволжская возвышенность, Саратовская область)	1,67	9	23
Южная часть заповедника «Нижнеоперский», Волгоградская область	1,78	–	40
Пугачев (Саратовская область, Заволжье)	1,72	9	38
Светлый Яр (Волгоградская область)	1,78	–	22
Национальный парк «Донской», Волгоградская область	2,17	7	30

Таким образом, результаты расчетов радиационного индекса сухости для каждого эталонного участка позволяют считать, что в целом для степей европейской части страны они практически совпадают теми климатическими границами, которые были предложены географами для крупных природно-климатических зон. Согласно нашим расчетам, луговые степи расположены здесь на территориях, для которых характерен радиационный индекс сухости от 1 до 1,4, а настоящие – от 1,4 до 2,2 ед. (характеристика опустыненных степей не входила в задачу данного сообщения). Оценка таксономического разнообразия показала, что происходит увеличение количества видов к северным рубежам степной зоны и достигает своего максимума в условиях луговых степей, когда величина испаряемости территории соответствует количеству выпадающих осадков. Наши собственные наблюдения и знакомство с литературой позволяют предположить, что к северу и к югу от этой границы таксономическое разнообразие начинает сокращаться.

Работа выполняется в рамках программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

- Береснева И.А. Климат пустынностепного стационара // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Л.: Наука, 1981. С. 7–12.
- Будыко М.И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 487 с.
- Волобуева И.В. Флористические особенности заповедных лугово-степных фитоценозов в условиях ЦЧ // Материалы научной конференции, посвященной 90-летию Воронежского Государственного Университета и 50-летию Воронежского отделения Русского Ботанического Общества. Воронеж, 2008. С. 64–66.
- Григорьев А.А. Географическая зональность и некоторые ее закономерности // Изв. АН СССР. Геогр. серия. 1954. № 5. С. 17–39; № 6. С. 41–50.
- Докучаев В.В. Учение о законах природы. М., 1948. 63 с.
- Казанцева Т.И., Бобровская Н.И., Пащенко А.И., Тищенко В.В. Трансформация степной растительности в зоне контакта с лесозащитными полосами // Бот. журн. 2001. Т. 87. № 12. С. 87.
- Мальшева Г.С., Малаховский П.Д. Разнообразие степей саратовского Заволжья и их современное состояние // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 973–986.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб, 1995. 990 с.

² По данным И.В. Волобуевой (2008).

**ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ
В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ****Борисова О.В.¹, Ярмишко В.Т.², Ярмишко М.А.²**¹Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Радиальный прирост деревьев является интегральной характеристикой, отражающей в себе комплекс природных факторов, имеющих многолетнюю изменчивость, и фиксирующей результаты внутривидовой конкуренции между особями. В этой характеристике находят отражение результаты антропогенного воздействия на лесные экосистемы (пожары, атмосферное загрязнение и др.), а также другие сложные процессы, протекающие в сообществах (Цветков, Цветков, 2003; Алексеев, 2003; Проблемы экологии..., 2005 и др.). С точки зрения причинного анализа динамики древостоев, являющихся главными продуцентами лесных экосистем, важно изучать радиальный прирост не только как показатель биологической продуктивности этих систем, но и как фундаментальную основу для оценки эффектов популяционных взаимодействий, в частности выяснения причин индивидуальной изменчивости и устойчивости под влиянием разнообразных природных и антропогенных факторов.

Анализ динамики радиального прироста деревьев в лесных экосистемах строится на современных принципах и методах, достаточно хорошо изложенных в работах отечественных (Ваганов, Терсков, 1977; Шиятов, 1986; Методы..., 2002; Ярмишко, Ярмишко, 2004) и зарубежных авторов (Nöjd, 1993; Spiecker et al., 1996; Forest condition..., 2000). В настоящее время нам известно достаточно большое количество работ, посвященных проблемам изменений прироста древесных растений в естественных условиях и под влиянием антропогенных факторов. Однако до сих пор остаются нерешенными вопросы выработки единого подхода и системы сбора, а также обработки дендрохронологической информации. Ранее отмечалось (Ловелиус, Ярмишко, 1990; Ярмишко, 1997; Ярмишко, Ярмишко, 2004), что сейчас все сложнее становится выделить долю естественных изменений радиального прироста деревьев от тех, которые обусловлены интенсивной деятельностью человека, охватившей по своим масштабам фактически всю планету. В этой связи в наших исследованиях выделенные в фоновых районах постоянные пробные площади (контрольные участки) носят несколько условный характер. Размещаются такие площади в двух районах Новгородской области и удалены на значительные расстояния от исследуемых источников эмиссии с тем, чтобы исключить прямое воздействие токсических веществ.

Основной целью наших исследований было изучить особенности радиального прироста хвойных и лиственных пород (на примере *Pinus sylvestris* L. и *Populus tremula* L.) в естественных условиях и под воздействием антропогенных факторов, преимущественно атмосферного загрязнения предприятием по производству минеральных удобрений (АО «АКРОН») на территории Новгородской области. В основу построений были положены данные сборов образцов древесины (спилы и керны) на постоянных пробных площадях, расположенных в зоне влияния аэротехногенного загрязнения и за ее пределами. Исследования проводились в сосняках зеленомошных и сфагновых разного возраста (III-VI кл. возраста), а также в осинниках разнотравных VII-VIII классов возраста.

Исследуемые сосновые молодняки (III кл. возраста) имеют простое вертикальное и горизонтальное строение, отличаются достаточно высокой плотностью, хорошим санитарным состоянием и производительностью. Пробные площади этих древостоев расположены на значительном расстоянии от эпицентра выбросов токсических веществ (от 10 до 25 км). Наиболее близко к комбинату располагается ППП 12 (ее удаление не превышает 10 км). Определенный интерес представляет информация о реакции на загрязнение воздуха не только относительно молодых особей сосны, но спелых и перестойных деревьев. Для этого нами были заложены постоянные пробные площади в сосняках сфагновых IV-VI классов возраста. Они также имеют простое строение, под пологом верхнего яруса встречается единично ель, редкий подлесок представлен березой и ивой. Здесь мы рассматриваем две пробные площади: одна расположена на расстоянии 3 км от АО «АКРОН» с визуально наблюдаемыми признаками повреждения сосны обыкновенной (ППП 8), вторая – на удалении 21 км к западу от источников эмиссии без следов угнетения и повреждения деревьев (ППП 17). В осинниках VII-VIII классов возраста рассматриваются 4 постоянные пробные площади, заложенные на расстоянии 1, 12, 18 и 21 км от АО «АКРОН».

Сбор, обработка, инструментальные измерения образцов древесины и математическая обработка первичной количественной информации позволили получить серии абсолютных значений годичных слоев сосны обыкновенной разного возраста и осины для основных исследуемых участков в Новгородской области.

Анализируя абсолютные значения ежегодного радиального прироста древесных пород можно отметить некоторые закономерности в его изменчивости. Так, например, радиальный прирост сосны обыкновенной IV-VI классов возраста, испытывающей воздействие промышленных выбросов АО «АКРОН», до середины 1960-х

годов составлял в среднем 0,79 мм/год, что было почти на 15% выше, чем на контроле. Объяснить это можно было двумя причинами: с одной стороны при строительстве комбината «АКРОН» на окружающей его территории были проведены мелиоративные работы заболоченных лесных земель, а с другой – пылевидные промышленные отходы комбината в начале его деятельности оказывали мелиорирующий эффект на бедные почвы лесных сообществ, расположенных в непосредственной близости (ППП 8). На контрольной пробной площади (ППП 17) лесохозяйственные работы не проводились и расположена она вне зоны влияния комбината.

В период с конца 1960-х до середины 1970-х гг. интенсивность радиального прироста сосны на ППП 8 была почти в 1,5 раза меньше, чем на ППП 17. В следующий период времени (с 1976 по 1984 гг.) наблюдались обратные изменения – средний ежегодный прирост сосны по диаметру на ППП 8 составлял 1,39 мм, превышая этот показатель на контроле более чем на 40%. В начале 1980-х гг. и до середины 1990-х в сосняках, расположенных в непосредственной близости к комбинату «АКРОН», было отмечено устойчивое снижение прироста древесины. Подавление ростовых процессов у сосны близ комбината по сравнению с контролем можно объяснить, по нашему мнению, двумя причинами: 1) накоплением в лесных сообществах достаточно большого количества токсических веществ; 2) ухудшением водного режима почв, вызванным зарастанием мелиоративных канав и постепенным заболачиванием рассматриваемых территорий.

Интенсивность радиального прироста сосны на ППП 8 с 1997 г. постепенно стала увеличиваться, достигая в настоящее время 0,65–0,7 мм/год. Однако эта величина почти вдвое меньше, чем на контроле, где в последние годы наметилась устойчивая тенденция к интенсификации прироста древесины сосны обыкновенной.

Исследования в молодых древостоях сосны обыкновенной (III кл. возраста) не выявили достоверных различий в интенсивности радиального прироста в зависимости от их удаления от источника эмиссии. В последние 15–20 лет интенсивность радиального прироста древесины сосны обыкновенной на всех четырех исследуемых участках, расположенных на различном удалении от АО «АКРОН», остается примерно одинаковой и составляет в среднем 0,9–1,0 мм/год. Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о том, что наблюдаемые изменения прироста древесины относительно молодых древостоев сосны, расположенных на удалении 10 км и более от источников загрязнения связаны, в первую очередь, с флуктуациями погодных условий в районе исследований и в меньшей степени зависят от загрязнения окружающей среды.

Определенный интерес в наших исследованиях представляли сведения о листовых древостоях в рассматриваемом районе, о влиянии атмосферных выбросов на их радиальный прирост и жизненное состояние в целом. Для этой цели в осинниках были отобраны керны древесины у здоровых особей (без внутренней гнили ствола) на 4-х постоянных пробных площадях, расположенных на различном удалении от АО «АКРОН» в Новгородской области.

Анализ серий абсолютных значений годовых слоев древесины осины показывает, что во всех исследуемых древостоях радиальный прирост имеет близкую величину и достаточно синхронно изменяется в зависимости, очевидно, от изменения параметров окружающей среды (температуры воздуха и почвы, осадков и др.). В 1950-х и до середины 1960-х гг. прирост был достаточно высоким, составляя в среднем 2,2–2,5 мм/год. Затем на всех исследуемых участках было отмечено снижение интенсивности радиального прироста вплоть до середины 1980-х гг. В это время абсолютные значения прироста на отдельных ППП снижались до 0,3–0,5 мм/год. Следующее десятилетие характеризовалось более-менее стабильностью прироста, после чего наметилось резкое снижение его интенсивности в древостоях наиболее близко расположенных к источнику эмиссии (ППП 2 и 9). На более удаленных от АО «АКРОН» участках (ППП 14 и 19) прирост древесины с середины 1990-х гг. стал постепенно увеличиваться, достигая в последние годы в среднем 1,4–1,5 мм/год. Наиболее резкое снижение прироста осины (0,26 мм/год) наблюдалось на ППП 2, где было отмечено максимальное загрязнение лесных сообществ, и где уже начались интенсивные процессы разрушения верхнего яруса древостоя.

На ППП 14, удаленной от источника эмиссии на 18 км к северу, также выявлено падение интенсивности радиального прироста осины. Однако абсолютные его значения здесь почти в 3 раза выше, чем на ППП 2.

Проведенные исследования показали, что наиболее серьезные изменения в жизненном состоянии претерпевают древостои, расположенные в непосредственной близости к источнику атмосферного загрязнения (АО «АКРОН»). Здесь наблюдаются интенсивные процессы повреждения деревьев и разрушения древостоев. Так, в 1990 г. в хвойных древостоях на расстоянии 1,5 км от АО «АКРОН» здоровые особи сосны обыкновенной и ели европейской составляли не более 5% (Леса земли..., 1998). В настоящее время этой категории жизненного состояния указанных видов здесь не обнаружено. Осинники в рассматриваемом районе сильно повреждены, в них наблюдаются процессы усыхания деревьев и разрушения древостоев. Относительной устойчивостью к рассматриваемому типу промышленного атмосферного загрязнения отличаются березовые древостои (Борисова, 2006).

Исследования особенностей радиального прироста хвойных и лиственных деревьев и древостоев в естественных условиях и под влиянием промышленного атмосферного загрязнения разной интенсивности в Новгородской области позволяют сделать следующие выводы:

1. В фоновых условиях во всех исследованных древостоях сосны обыкновенной и осины наблюдаются четко выраженные кратковременные циклы естественных флуктуаций прироста по диаметру. Они имеют, как правило, синхронный характер и заметно различаются амплитудами колебаний.

2. В районе слабого воздействия атмосферных загрязнителей существенных изменений в состоянии хвойных и лиственных древостоев за последние 10–15 лет не наблюдается. Здесь выявлена лишь слабая тенденция интенсификации радиального прироста древесины и некоторого улучшения жизненного состояния лесных фитоценозов, связанные с уменьшением выбросов в атмосферу промышленных отходов АО «АКРОН».

3. Под влиянием интенсивного атмосферного загрязнения (в 1–1,5 км от АО «АКРОН») происходит заметное снижение радиального прироста древесины, усиливаются процессы повреждения деревьев и разрушения лесных фитоценозов. Отдельные особи и небольшие группы хвойных (сосна и ель) в данном районе засохли, в осинниках происходят интенсивные процессы повреждения деревьев и разрушения древесного яруса.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06 04 48902).

Литература

- Алексеев А.С. Радиальный прирост деревьев и древостоев при атмосферном загрязнении // Лесоведение. 2003. № 4. С. 66–70.
- Борисова О.В. Влияние антропогенных факторов на состояние южно-таежных лесов Новгородской области // Материалы I (X) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21–26 мая 2006 г.). СПб: Изд-во ГЭТУ, 2006. С. 69.
- Ваганов Е.А., Терсков И. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 94 с.
- Методы изучения лесных сообществ / Под ред. В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузова. СПб: НИИ химии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Леса земли Новгородской. Новгород: Изд-во «Кириллица», 1998. 239 с.
- Ловеллус Н.В., Ярмишко В.Т. Радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском полуострове // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 94–105.
- Проблемы экологии растительных сообществ / Под ред. В.Т. Ярмишко. СПб: ООО «ВВМ», 2005. 450 с.
- Цветков В.Ф., Цветкова В.И. Закономерности формирования годичного слоя и радиального роста сосны на Кольском полуострове // Ботанические исследования за Полярным кругом. Апатиты, 1985. С. 82–88.
- Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
- Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Радиальный прирост *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на северном пределе распространения // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1092–1111.
- Forest Condition in a Changing Environment. The Finnish Case (Ed. Eino Mäkönen) // Klumer Academic Publishers, 2000. V. 65. 378 p.
- Nöjd P. Effects of environmental pollution on the growth of Scots pine in Monchegorsk region // Aerial pollution in Kola Peninsula (April 14–16, 1992, St.-Petersburg): Proc. of the International Workshop. St.-Petersburg, Apatity, 1993. P. 230.
- Spiecker H., Mielikainen K., Kohl M., Skovsgaard J.P. (eds.). Growth trends of European forests. Studies from 12 countries. European Forest Research Report 5. Heidelberg – Berlin: Springer-Verlag, 1996. 372 p.

ОБ ОЦЕНКЕ УСТОЙЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАССЕЙНА РЕКИ КОМАРОВКА (ЮГ ПРИМОРСКОГО КРАЯ)

Брижатая А.А.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

Понятие устойчивости в естествознании занимает, несомненно, одну из лидирующих позиций. При этом в зависимости от специфики предмета исследования и конкретной прикладной проблемы понятие устойчивости может варьировать. Так, например, при изучении динамики биологических сообществ устойчивой можно назвать систему, популяция определенного вида которой при достаточно общих предположениях с течением времени стабилизируется около некоторого постоянного значения. В несколько ином смысле устойчивость имеет место, когда популяция не остается постоянной, но стремится эволюционировать по вполне определенному закону. Таким образом, понятие устойчивости связано с сущностью изучаемого явления и его потенциально ожидаемыми свойствами. Последнее обуславливает многообразие определений устойчивости даже в чисто формальном понятийном пространстве. Достаточно полно математические проблемы устойчивости динамики биологических систем отражены в работе Ю.М. Свиричева и Д.О. Логофета (1978).

Предметом данного параграфа будет оценка устойчивости пространственного распределения лесобразующих пород в свете концепции экоареала вида (Селедец, Пробатова, 2007). Если популяция произрастает в

тех условиях, которые близки к центру экооптимума экоареала, то можно предположить, что эти условия благоприятны для него, и он будет существовать там достаточно долгое время. В этом случае правомерно говорить об устойчивости популяции в данных условиях среды.

Таким образом, можно ставить задачу об устойчивости существования популяции вида, решение которой требует формализации введенных выше понятий.

Остановимся на понятиях «экоареал популяции вида», под которыми будем понимать такое множество точек многомерного пространства факторов среды, в которых имело место наличие рассматриваемой популяции. В вероятностной интерпретации это означает, что эмпирическая оценка соответствующей условной вероятности отлична от нуля. Поскольку на практике доступными являются лишь эмпирические оценки вероятностей, далее прилагательное «эмпирический» будем опускать, а употребляя термин «вероятность», будем подразумевать, что при расчетах используются эмпирические оценки вероятностей.

Пусть теперь рассматривается вопрос об устойчивости произрастания популяции вида «А» в условиях среды, характеризующейся некоторой определенной парой градаций факторов «В» и «С». В этом случае более устойчивым в пространстве факторов будет такое размещение «А», которое располагается близко к узлам с «максимальным» распределением вероятности. Не уточняя пока каким образом, устраним множественность таких узлов, вводя некий центр – далее именуемый центром экоареала, и впоследствии удаленность именно от этого центра, определяемого конфигурацией вероятностей единственным образом, будет по определению характеристикой устойчивости пространственного распределения популяции вида в данных условиях среды.

Рассматривая случай с непрерывно изменяющимися градациями факторов и распределением вероятностей, таким как представлено на рис. 1 (т.е. имеющим эллиптические изолинии), введем новую систему вспомогательных координат $\tilde{B}$ и $\tilde{C}$, оси которой проходят соответственно через малую и большую полуось эллипса представленного на рисунке. Обращая внимание на ось $\tilde{C}$, заметим, что ее можно определить и следующим образом. Пусть множество точек $\{x_i\}$ конечно и расположены симметрично относительно большой полуоси на границе эллипса. Потребуем теперь, чтобы ось новой системы координат, параллельная оси C , обладала тем свойством, чтобы сумма расстояний от каждой точки x_i до этой оси была минимальна. Эта ось и будет осью $\tilde{C}$. Комплементарную ось $\tilde{B}$ тогда можно определить как ось ортогональную $\tilde{C}$ с аналогичным условием оптимальности. В общем случае, при отличном от рассмотренного распределения точек $\{x_i\}$, оси новой системы координат можно определить также из условия оптимальности суммы расстояний до осей. Обобщение такого подхода на случай многих измерений с учетом заданных значений вероятностей в точках $\{x_i\}$ приводит к задаче метода главных компонент (Пузаченко, 2004) – в итоге к необходимости решения симметричной спектральной задачи (Wilkinson, 1965). Метод главных компонент имеет глубокие аналогии с представлениями, имеющими более богатую историю. В этом смысле целесообразно отметить его двойственность по отношению к задаче определения главных осей инерции твердого тела (Яблонский, Никифорова, 1998).

Пусть $B_1, \dots, B_s$ представляют оси пространства факторов среды. Каждая точка (X) среды в этом случае характеризуется некоторым набором координат $(x_1, \dots, x_s)$ в системе $B_1, \dots, B_s$. Пусть, кроме того, относительно интересующей нас популяции (A) известны вероятности её распределения в пространстве факторов $B_1, \dots, B_s$. Решая задачу метода главных компонент, относительно имеющегося распределения вероятностей, найдем новую систему координат $\tilde{B}_1, \dots, \tilde{B}_s$. В качестве формального определения экооптимума тогда можно принять начало координат найденной системы. Очевидно, что в этой системе удобнее решать задачу оценки устойчивости – т.е. оценки близости пробной точки к началу новой системы координат. С другой стороны, как правило имеющее место на практике «неправильное» распределение вероятностей относительно найденных главных осей не позволяет выбрать в качестве меры устойчивости евклидово расстояние от начала координат $\tilde{B}_1, \dots, \tilde{B}_s$. Мера устойчивости должна учитывать, по крайней мере, эллипсоидальность распределения ценоза вдоль главных осей. Этого можно достичь, используя значения характеристических чисел, соответствующие собственным векторам $\tilde{B}_1, \dots, \tilde{B}_s$. Здесь, однако, мы рассмотрим несколько иной подход, ориентированный на использование представлений теории информации. Возвращаясь к понятию неопределенности эксперимента, заметим, что величина параметра неопределенности может служить оценкой размеров распределения. Если вероятности распределены более или менее равномерно вдоль какого-либо фактора, то такому распределению будет отвечать большая неопределенность, чем в том случае, когда вероятности сосредоточены около определенной его градации.

Поясним сущность предлагаемого метода оценки устойчивости.

Пусть $(\xi_1, \dots, \xi_s)$ образ точки X в системе главных осей $\tilde{B}_1, \dots, \tilde{B}_s$ (двумерный случай представлен на рис. 2), тогда в качестве меры удаленности X от экооптимума – начала координат системы $\tilde{B}_1, \dots, \tilde{B}_s$, можно принять следующую величину:

$$\theta(X) = \sum_{i=1}^s \frac{1}{H^2(\tilde{B}_i)} \xi_i^2$$

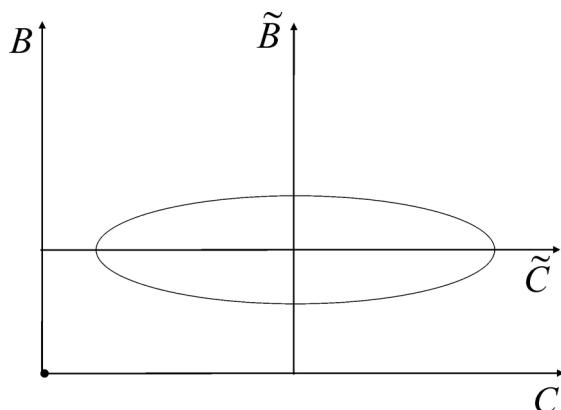


Рис. 1. Экоареал фитоценоза

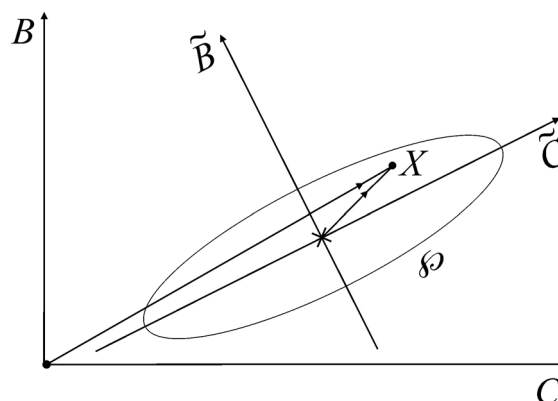


Рис. 2. К оценке устойчивости

Таким образом, величина $\theta(X)$ будет мало изменяться при перемещении точки X в направлении оси с большим значением $H^2(\tilde{B}_i)$ и, соответственно, будет более чувствительной к перемещениям вдоль градиций факторов с меньшими значениями неопределенности. Такой параметр может служить мерой удаленности от экооптимума. На практике, однако, удобнее использовать безразмерную характеристику, которую можно получить нормированием $\theta(X)$ его максимальным значением:

$$V(X) = \frac{\theta_{\max} - \theta(X)}{\theta_{\max}}, \quad \theta_{\max} = \max_{\xi} \theta(X)$$

Теоретические пределы изменения коэффициента $V(X)$ – интервал $[0, 1]$, причем максимум достигается при $\theta(X) = 0$, т.е. если пробная точка X совпадает с экооптимумом ценоза в пространстве определяющих факторов. Малые значения $V(X)$ будут иметь место тогда, когда $\theta(X)$ близко к $\theta_{\max}$, или, что тоже самое, точка X расположена далеко (в смысле введенного «взвешенного» евклидова расстояния) от положения оптимальных условий (экооптимума).

Прежде чем переходить к практическому анализу устойчивости фитоценозов посредством введенного коэффициента, обратим внимание на меры неопределенности $H(\tilde{B}_i)$, входящие в определение $\theta(X)$. Последние должны вычисляться исходя из вероятностных распределений для конкретного анализируемого фитоценоза, а потому могут называться условными неопределенностями. Здесь, однако, мы не будем переходить к формально правильной записи неопределенности $H(\tilde{B}_i)$: $H_A(\tilde{B}_i)$, где A – конкретный фитоценоз, но будем подразумевать это всякий раз вычисляя $H(\tilde{B}_i)$.

Рассмотрим устойчивость пространственных распределений наиболее распространенных доминантов древостоя в трехмерном пространстве геоморфологических факторов среды (высоты над ур. моря, крутизны и экспозиции склонов) в бассейне р. Комаровка.

Район исследования расположен на юге Приморского края и занимает юго-восточную часть Уссурийского административного района. Бассейн р. Комаровка представлен двумя сопредельными территориями: Уссурийский заповедник и лесхоз «Дальневосточный», в котором проводился основной сбор материала. Ландшафты типично горные со сложной системой водоразделов второго и третьего порядка. Вершины гор

куполообразные, преобладают низкогорья с высотами 200–400 м над ур. моря, и только отдельные вершины достигают 600–700 м. Горным хребтам свойственна характерная для Сихотэ-Алиня асимметричность склонов. Северные склоны хребтов сравнительно пологие, ступенчатые в средней части и со шлейфовидными подножиями, постепенно переходящими в речные долины. Южные склоны обычно крутые, выпуклые с максимальным уклоном до 35–40°. Как правило, преобладают склоны с крутизной 5–20°. Водоразделы преимущественно с плавными очертаниями и длинными выровненными гребнями. Климат муссонный. В геоботаническом отношении территория исследования отнесена к приморскому горно-долинному Сучано-Владивостокскому округу широколиственных и кедрово-широколиственных лесов Маньчжурской материковой провинции Дальневосточной хвойно-широколиственной области (Колесников, 1956).

Для формирования качественных выводов удобней использовать гистограммы, построенные по показателю устойчивости V . Представим их для шести популяций лесообразующих видов: *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., *Abies holophylla* Maxim., *Picea jezoensis* Siebold et Zucc., *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Fraxinus mandshurica* Rupr. и *Betula mandshurica* (Regel) Nakai (табл.).

Показатели устойчивости для лесообразующих видов

Доминант древостоя	Показатель устойчивости						
	0–0,2	0,21–0,3	0,31–0,4	0,41–0,5	0,51–0,6	0,61–0,7	0,71–0,8
	Долевое распределение популяции вида (%)						
<i>Pinus koraiensis</i>	1	6	15	22	21	28	7
<i>Picea jezoensis</i>	15	6	12	9	18	24	16
<i>Abies holophylla</i>	0,5	0,5	2	98	30	38	19
<i>Quercus mongolica</i>	1	4	8	23	25	25	14
<i>Fraxinus mandshurica</i>	2	2	4	5	17	19	51
<i>Betula mandshurica</i>	2	3	10	13	14	24	34

Согласно таблице, наиболее устойчиво произрастающими на исследуемой территории являются популяции *Abies holophylla*, *Betula mandshurica* и *Fraxinus mandshurica*. При этом максимально рассеяна в пространстве факторов среды популяция *Picea jezoensis*.

В заключение обозначим особенности прикладного использования предложенного приема оценки устойчивости. Применение введенного коэффициента V для оценки устойчивости ценозов неявно предполагает выполнение ряда гипотез. К числу общеизвестных положений, имеющих место практически во всех задачах статистической обработки эмпирического материала (например, ограничения на объем выборки и т.п.), сюда следует отнести предположение о близком к эллипсоидальному распределению плотности вероятности обитания ценоза в пространстве факторов среды. Данное положение, однако, для некоторых ценозов может и не иметь места: например, имеющих экоареал нетрадиционной формы, или, если плотность вероятности имеет несколько оптимумов в экологическом пространстве. Данные обстоятельства следует иметь в виду при проведении исследований и формировании выводов.

Литература

- Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.-Л.: АН СССР, 1956. 263 с.
 Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М., 2004. 416 с.
 Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М: Наука, 1978. 352 с.
 Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
 Яблонский А.А., Никифорова В.М. Курс теоретической механики. СПб.: «Лань», 1998. 768 с.
 Wilkinson J.H. Algebraic eigenvalue problem. Oxford University press. 1965. 662 p.

СООБЩЕСТВА *ARMENIACA SIBIRICA* (L.) LAM. В ЛАНДШАФТАХ ГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

Бухарова Е.В.¹, Намзалов Б.Б.²

¹Улан-Удэ, Государственный природный биосферный заповедник Баргузинский

²Улан-Удэ, Бурятский государственный университет

Сообщества с участием *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. в Западном Забайкалье отмечаются на высотах 600–800 над уровнем моря в границах пояса горной лесостепи на горно-каштановых, мучнисто-карбонатных почвах; приурочены к выходам мезозойских метаморфизированных пород с локальными проявлениями вулканических образований в разной степени разрушенных экзогенными процессами (Бухарова, Намзалов, 2006).

Наиболее обилен *Armeniaca sibirica* на среднетранзитных позициях катен (рис.), где нередко образует заросли с полным смыканием крон. В этих условиях с днищ падей в результате инверсий увлажненные воздушные потоки поднимаются вверх по склону и влага конденсируется на быстро охлаждающихся ночью каменистых участках, тем самым обеспечивая сравнительно мезофильные условия экотопов. В то же время здесь благодаря повышенной инсоляции наиболее благоприятные температурные условия.

Наиболее характерными в данных условиях сообществами, выделенных на основе доминантно-детерминантного подхода (Карамышева, 1967; Василевич, 1985) являются 12 ассоциаций формации Абрикосовая (*Armeniaca sibirica*), исходя из анализа господствующих синузид дифференцированных на 4 группы ассоциаций.

Кустарниково-абрикосовые заросли. Сибирский абрикос способен образовывать труднопроходимые заросли вместе с другими мезоксерофильными кустарниками лесостепного комплекса. Обычно это 2-ярусные, почти полностью сомкнутые сообщества. В кустарниковом ярусе кроме *Armeniaca sibirica* содоминирует спирея водосборolistная, а также высока встречаемость полыни Гмелина. Заросли встречаются в средней трети склонов южных экспозиций. Кизильниково-таранушково-абрикосовые заросли высотой до 2,5 м произрастают на склонах с крупноглыбистой поверхностью в отрогах Малханского хребта. Иногда здесь единично присутствуют возвышающиеся над пологом кустарников *Padus avium* Miller и *Salix bebbiana* Sarg. Кроме доминантов, в этих сообществах велика роль *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Spirea aquilegifolia* Pallas, *Rhamnus erythroxylon* Pallas. Среди зарослей кустарников выются лианы *Rubia cordifolia* L., к дифференциальным видам относятся *Polygonatum sibiricum* Laxm., *Galium verum* L., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht. Абрикосник водосборolistнотаволгово-разнотравный обычен для средней части склонов с мелкощербистой поверхностью. Абрикос (высотой до 1,5 м) и таволга водосборolistная (высотой до 1 м) образуют верхний кустарниковый ярус. Последний распределен мозаично, полного смыкания крон наблюдается редко, лишь в пятнах зарослей. В травянистом ярусе обычны *Sedum aizoon* L., *Artemisia commutata* Bess., *Ephedra monosperma* C.A. Mey., *Thalictrum foetidum* L. Абрикосник разнотравный с миндалем черешковым отмечен только на отрогах Боргойского хребта. *Armeniaca sibirica* и *Amygdalus pedunculata* Pallas выступают содоминантами в 2-ярусном сообществе. В травянистом ярусе обычны виды настоящих степей *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Pulsatilla turczaninovii* Krelov et Serg., *Cymbaria daurica* L., *Artemisia frigida* Willd., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Meyer, которые определяют более ксерофильный облик этих зарослей.

Разнотравные абрикосники. Это 2-ярусные сообщества, встречающиеся во всех массивах селенгинских абрикосников. *Armeniaca sibirica* высотой до 2 м составляет основу кустарникового яруса, который дополняет *Artemisia gmelinii*. Полнота яруса составляет 0,6–0,7. Выделены ассоциации: 1. Леспедецево-разнотравные занимают среднюю часть склона, являясь типичными для Селенгинского среднегорья; 2. Нителестниковые абрикосники свойственны на привершинных частях и северных экспозициях склонов; 3. Стоповидноосоково-разнотравные наиболее ксерофитные из разнотравных абрикосников и обычны на мелкощербистых грунтах, имеют наиболее разреженный кустарниковый ярус.

Полынные абрикосники Доминанты полынных абрикосников – *Artemisia gmelinii* и *Artemisia frigida*. В сообществах абрикосников, характерных на нижних и средних частях склонов южных экспозиций, эти полыни доминируют, определяя их своеобразие. При этом холоднополынные абрикосники произрастают на мелкощербистых, более-менее выровненных участках склонов, в отличие от гмелиннопольных, предпочитающих крупноглыбистый микрорельеф крутых склонов (с крутизной до 35°) иногда с выходами скальных пород. В гмелиннопольных абрикосниках *Artemisia gmelinii* смыкается с кустарниковым ярусом с высотой 0,7–0,8 м. В абрикосниках холоднополынных кустарниковый ярус высотой около 1,5 м. равномерно распределенный по склону, между особями которого произрастают *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam, *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne, *Iris humilis* Georgi, *Artemisia commutata*, *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC, *Oxytropis turczaninovii* Jurtzev.

Полидоминантно-злаковые абрикосники. Сообщества 2-ярусные. В кустарниковом ярусе абрикос сибирский доминирует, но не образует зарослей, а распределяется мозаично в зависимости от микрорельефа. Ассоциации абрикосников мелкодерновиннозлаковых и байкальскоковыльно-сибирскоовсяницевых обычны для всего ареала абрикоса в Селенгинском среднегорье. Серобородниково-ковыльные и коржинскоосоково-китагавозмеевковые абрикосники встречаются только в южной части региона на хребтах Малханском, Боргойском, Джидинском и Цаган-Дабан.

В сообществах ассоциаций абрикосников мелкодерновиннозлаковых в травянистом ярусе преобладают *Koeleria cristata* (L.) Perc. s. str., *Cleistogenes squarrosa*, часто им сопутствует *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., становясь содоминантом. Характерно участие *Potentilla acaulis* L., *Artemisia frigida*, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Scorzonera austriaca* Willd. Байкальскоковыльно-сибирскоовсяницевые абрикосники обычны для относительно пологих площадок в средней и верхней части склонов южных и восточных экспозиций. Константы

для данных сообществ *Saussurea salicifolia* (L.) DC., *Thymus asiaticus*, *Carex pediformis* C.A. Meyer, *Filifolium sibiricum*, *Ptilotrichum tenuifolium*.

Абрикосники серобородниково-ковыльные встречаются довольно редко. В данной ассоциации, как правило, дерновины серобородника сибирского перемежаются с крупными кочковатыми дернинами ковылей – *Stipa baicalensis* Roshev, *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev. В травянистом ярусе отмечено присутствие *Vincetoxicum sibiricum* и *Artemisia commutata*. Абрикосники коржинскоосоково-китагавозмеевковые относятся к серийным, встречаясь на опушках соснового леса и на поверхностях осыпного материала по склону. Проективное покрытие не велико – 30–40%. Из злаков, кроме доминанта *Cleistogenes kitagawae* Honda, присутствует *Koeleria cristata* и изредка встречается *Achnatherum sibiricum*. К дифференциальным видам относятся *Sedum aizoon*, *Polygala tenuifolia* Willd., *Rhaponticum uniflorum*, *Youngia tenuifolia* (Willd) Bab. et Stebb.

В полосе контакта абрикосников со степными ландшафтами отмечаются ценозы с участием Абрикоса сибирского в формациях различных типов степей. Структура этих сообществ близка с таковыми степей Западного Забайкалья поскольку в качестве создателей выступают характерные ценообразователи настоящих (*Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*), луговых (*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *Carex pediformis*) и горных (*Androsace incana* Lam., *Eremogone capillaries* (Poir.) Fenzl) степей. Своеобразие, позволяющее выделить их в отдельные единицы растительности, заключается в наличии в сообществах *Armeniaca sibirica* вместе с сопутствующими ему видами дауро-маньчжурского комплекса (*Cleistogenes kitagawae*, *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schlinder, *Filifolium sibiricum*), которые включаются в группу диагностических видов.

Сосновые и лиственничные травяные леса с участием абрикоса сибирского являются вариантами экотонных сообществ пояса горной экспозиционной лесостепи, ильмовники абрикосовые представляют собой реликтовые ценозы, относящиеся к дериватам неморального комплекса широколиственных лесов.

Ильмовники. В сообществах с участием *Ulmus pumila* L. в верхнем ярусе в подлеске вместе с абрикосом сибирским встречается *Rhamnus erythroxylon* Pallas, *Spiraea aquilegifolia*. Ильмовники разнотравно-абрикосовые выходят на выположенные шлейфы, смыкаясь со степными сообществами днищ котловин. Здесь верхний ярус образован *Armeniaca sibirica*, представляющим собой одно-, реже многоствольные деревья, высотой до 3 м., при невысоком обилии *Ulmus pumila*. Гмелинопопынно-абрикосовые ильмовники можно встретить на нижней трети склонов с каменисто-щебнистой поверхностью. И те, и другие ильмовники сходны по составу видов, отличаясь присутствием в последних *Artemisia gmelinii*, *Polygonatum sibiricum*, *Carex korshinskyi* Kom.

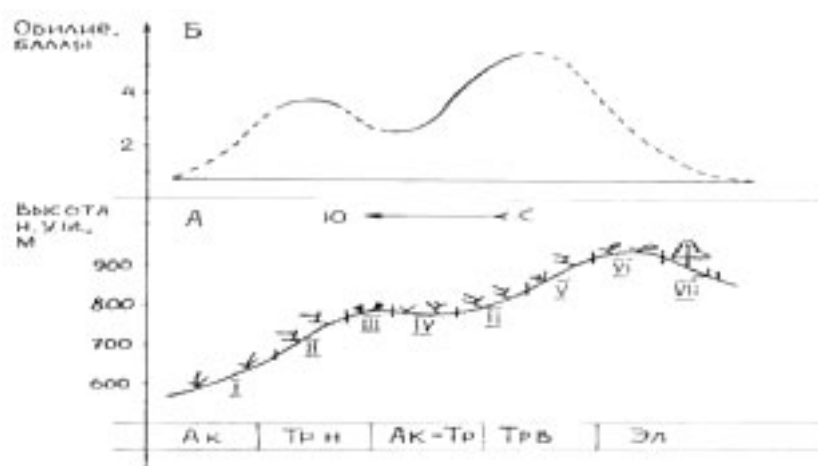
Своеобразен абрикосник с вязом низким и яблоней ягодной псаммофитно-(кустарниковокопеечно)-разнотравный. Ценозы данной ассоциации встречаются на песчаных склонах отрогов Боргойского и Малханского хребтов. По структуре они сходны с сообществами описанными Р.В. Камелиным (1994) из долины р. Халхин-гол. Так же как и в халхингольских, в селенгинских сообществах верхний сильно разреженный ярус образован *Ulmus pumila*, высотой до 3 м и кустовидными деревьями *Malus pallasiana* Juz. высотой до 2 м. Травянистый ярус разрежен, проективное покрытие составляет 15%. В его основе *Serratula centauroides*, *Achnatherum sibiricum*, *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge, *Chamaerhodos erecta*, среди кустарников отмечается марена сердцелистная (*Rubia cordifolia*).

Сосняки занимают затененные части днища котловин и северные экспозиции склонов с зарослями абрикоса. При этом абрикос под изреженным пологом сосны, пропускающим достаточно света, развивается в среднерослые нормально плодоносящие кустарники. Благоприятный режим увлажнения способствует хорошему семенному возобновлению (11 проростков на 100 м²).

На склонах северных экспозиций обычны сосняки разнотравно-черноплоднокизильниково-абрикосовые, а подножье склонов южных экспозиций занимают злаково-разнотравно-абрикосовые сосняки. Последние имеют более ксерофитный состав травянистого яруса, представляя своеобразный вариант остепненных сосняков. В травянистом ярусе характерны виды, диагностирующие ассоциации: для ассоциации сосняков разнотравно-черноплоднокизильниково-абрикосовых – *Filifolium sibiricum*, *Festuca sibirica* Haskel ex Boiss, *Phlomis tuberosa* L., *Vicia nirvata* Sipl., *Carex korshinskyi*; для злаково-разнотравно-абрикосовых сосняков – *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Poa attenuate* Trin, *Cymbaria daurica*, *Astragalus melilotoides* Pallas, *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd, *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev, *Bupleurum scorzonrifolium* Willd.

Лиственничники занимают вершины и северные экспозиции отрогов Боргойского хребта в окрестности с. Билютай. Представляют собой 4-ярусное сообщество с *Larix sibirica* Ledeb. (15–20 м высотой) и *Betula pendula* Roth. (10 м) в древесном ярусе. Кустарниковый ярус сложен абрикосом сибирским, попоны Гмелина с обилием 10–20% и отдельными группами *Rosa acicularis* Lindley. В составе ассоциации лиственничников разнотравно-абрикосовых преобладают виды мезофитной природы такие как *Sanguisorba officinalis* L., *Trifolium lupinaster* L., *Phlomis tuberosa*, *Campanula glomerata* L., *Thalictrum foetidum*, константные виды типичных абрикосников представлены лишь немногими видами: *Artemisia gmelinii*, *Pulsatilla turczaninowii*, *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Lilium pumilum* Delile, *Galium verum* L.

Распределение абрикосников в ландшафте иллюстрирует профиль, заложенный в урочище Шара-Тэбсэг (система хребта Цаган Дабан). Горный массив Шара-Тэбсэг (система хребта Цаган Дабан) рассечен множествами эрозинных ложбинок, падей с крутыми и обрывистыми склонами; представляет системы грядовых увалов, ступенчато поднимающихся к осевой части. Южные, юго-восточные склоны пологие, наиболее теплые в отличие от склонов северных экспозиций. На последних формируются разнотравные сосняки, в кустарниковом ярусе которых единично отмечается абрикос сибирский. Однако, на всех экотопах инсолируемых склонов гряд характерны абрикосники, при этом наибольших показателей по обилию они достигают на шлейфах и в средних частях склонов, т. е. на ниже- и среднетранзитных позициях катен (рис.).



Распределение абрикоса сибирского в растительных сообществах горной лесостепи Селенгинского среднегорья (урочище Шара-Тэбсэг)

А. Сообщества: I – китайсоколосниковая степь с *Armeniaca sibirica*; II – абрикосник гмелиновопопынный; III – низкоразнотравные (*Eremogone capillaries*, *Androsace incana*, *Potentilla sericea*) степи; IV – абрикосник мелкодерновиннозлаковый (*Koeleria cristata*, *Poa attenuate*, *Festuca lenensis*); V – абрикосник леспедцево-разнотравный; VI – разнотравно-стоповидноосоковые степи; VII – сосняк абрикосово-разнотравный.

Б. Обилие абрикоса сибирского в растительных сообществах лесостепи дано по 5 бальной шкале Друде и показано кривой по методике В.Н. Моложникова (1975). Прерывистые участки линии указывают на отсутствие абрикоса или его единичное участие. Условные обозначения позиций катены на профиле: Ак – аккумулятивная; Трн – нижнетранзитная; Ак-Тр – аккумулятивно-среднетранзитная; Трв – верхнетранзитная; Эл – элювиальная

Таким образом, абрикосники, занимая склоны разных экспозиций лесостепных катен Селенгинского среднегорья от подножья до вершины, составляют экотон между степными и лесными ландшафтами, представляя собой реликтовый элемент в поясе горной лесостепи в Западном Забайкалье.

Литература

- Бухарова Е.В., Намзалов Б.Б. К географии популяций абрикосников Селенгинской Даурии // Вестник БГУ. Сер. 2: Биология. Вып. 8. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2006. С. 109–114.
 Василевич В.И. О методах классификации растительности. // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1596–1604.
 Карамышева З.В. Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 8. С. 132–154.
 Камелин Р.В. География и фитоценология *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 1–2. С. 3–26.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕРИАЛОВ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ДЛЯ КОМПЛЕКСНОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРИРОДНЫХ РАЙОНОВ (НА ПРИМЕРЕ НИЖНЕ-СВИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА)

Бычкова И.А., Попова Т.А.

Санкт-Петербург, НИИКАМ

Территория Нижне-Свирского заповедника располагается на юго-восточном побережье Ладожского озера, на обширной пониженной доледниковой равнине, на которой аккумулятивная деятельность поздней и

последнедевических водоемов сформировала также равнинный рельеф. Соответствие в рельефе современной и дочетвертичной поверхности обусловлено тем, что территория лежит в области распространения рыхлых осадочных пород протерозоя и палеозоя, мощность которых достигает 2500 м. Мощность четвертичных отложений колеблется от 8–10 м вблизи д. Ковкеницы до 18 м восточнее озера Сегезское.

Рельеф аккумулятивный. Северо-восточную часть занимает слабо-волнистая озерно-ледниковая равнина, образовавшаяся в период деградации последнего оледенения. С неё в Свирь стекают небольшие реки и ручьи: Сярьба, Сегежа, Ирвинка, Ваемский, Часовенный.

Юго-западную часть заповедника занимает озерная равнина, сформировавшаяся в результате Ладожской трансгрессии и регрессии. От озерно-ледниковой она отделена четко выраженным крутым уступом.

Южная часть озерной равнины плоская, заболоченная; северная характеризуется наличием нескольких генераций береговых валов, в широтном направлении их пересекают малые реки, впадающие в Ладогу: Гумбарка, Ситика, Пильчужня, Зубец. Наличие береговых валов, особенно на тех участках, где они резко выделяются по высоте, определяет спрямленность долин.

Методику комплексных исследований на основе анализа материалов дистанционного зондирования (МДЗ) группа сотрудников НИИКАМ (ранее ЛАЭМ) разрабатывала, а затем применяла при изучении особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (Попова, Бычкова и др., 2004; Попова, Березкина и др., 2005; Попова, Bychkova, 2007), при почвенно-мелиоративном картировании и поисках грунтовых вод в засушливых районах (Виноградов и др., 1962; Popova, Nefedov, 1972).

Комплексные исследования на территории Нижне-Свирского заповедника были начаты в 1977 г. на стадии обоснования и проектирования заповедника. Для дешифрирования и картирования использовались материалы экспериментальной аэрофотосъемки: неуточненные фотосхемы М 1:50 000, панхроматические аэрофотоснимки (АФС) М 1:25 000, 1:10 000, 1:5 000, спектрзональные АФС, многозональные снимки, полученные камерой МКФ-6; радиолокационные снимки М 1:90 000.

Наземные работы проводились на ключевых участках, путем рекогносцировочных маршрутов и на профилях (в том числе с нивелирным обоснованием) вкрест сечения рельефа. Описания проводились одновременно группой специалистов: геолог-геоморфолог, ландшафтовед, почвовед, геоботаник. Это позволило выявить взаимосвязь элементов ландшафта и основные закономерности распределения форм рельефа, растительных сообществ, почвенных разностей, а также структуры ландшафта. Итогом работ явилось составление сопряженных карт масштаба 1:100 000: ландшафтной, геоморфологической, гипсометрической, почвенной, геоботанической.

Сравнение АФС разных сезонов и разных лет позволило выявить сезонные и погодные изменения в природной обстановке. Особенно важным представляется анализ АФС и космических снимков, выполненных в годы, характеризующиеся разной водностью, так как при этом резко меняется водный режим в пределах озерной территории.

С конца прошлого столетия для наблюдений использовалась спутниковая информация: ИСЗ Landsat, SPOT, отечественные природоресурсные спутники; по ним проводилось картирование растительного покрова и выполнялась оценка изменений в природных комплексах.

Для дешифрирования АФС и спутниковой информации привлекались также исторические сведения о территории нынешнего заповедника в конце XIX – первой трети XX вв, из фондов ЦГИА – местоположение населенных пунктов, пашни, покосов, рубок леса и пр. следов антропогенной деятельности. Эти сведения позволили в дальнейшем более достоверно выделять отдельные классы объектов на тематических картах (например, окультуренные почвы или вырождающиеся луга). Были использованы также архивные данные о растительности на этой территории – из таксационных описаний бывших здесь некогда лесных дач. Благодаря этой информации можно было делать выводы о смене древесной растительности (пример: высокобонитетные леса – возобновление мелколиственных пород на вырубках); об изменениях в напочвенном покрове; о преобладающем типе почвы. Почва – более консервативный элемент по сравнению с растительностью; почвенный покров зарастающих вырубок несет черты почв, образовавшихся десятки лет назад под пологом хвойного леса. Совместный анализ современных аэро- и космических снимков вместе с историческими данными о растительном покрове позволяет также судить об изменениях в обводненности территории, происшедших при смене преобладающих древесных пород.

Геоботаническое картирование заповедника

Совместный анализ дистанционной и наземной информации позволил построить карту растительности на всю территорию заповедника в масштабе 1:100 000, а на ряд ключевых участков – в М 1:10 000. Наиболее высокая часть территории заповедника, прилегающая к Сегезскому озеру, – волнистая озерно-ледниковая равнина, занятая, в основном, сосняками и верховыми болотами. Высокие, сложенные нередко более грубозернистыми песками повышения заняты борами беломошниками с вереском и брусничкой. По незначительным понижениям в их пределах появляются зеленомошники с теми же кустарничками. Высокоствольные спелые сосняки этого типа сохранились на незначительных площадях. Большая часть понижений занята молодняками, неравномерными по высоте и сомкнутости (высота 8–12 м, диаметры стволов 1–12 см, сомкнутость от 0,2 до 0,8 в сгущениях).



Северо-западная часть Нижне-Свирского заповедника. Схема дешифрирования по данным ИСЗ Landsat. 2002 г.

1 – мелколиственные леса на месте старых вырубок, 2 – оставшиеся фрагменты хвойных лесов,
3 – луга, 4 – болото, 5 – земли сельского населенного пункта, 6 – граница заповедника

Сосняки-зеленомошники также очень распространены и занимают более низкие участки гряд и повышений. Представлены они, главным образом, чернично-зеленомошными, реже травяно-орляково-зеленомошными сообществами.

В пределах озерной волнистой равнины выделяется несколько участков, различающихся по характеру растительного покрова. В северо-западной части, в бассейне р. Ситики и правобережья Гумбарки вплоть до Лыкова болота, участок наиболее ровный с очень слабо выраженными береговыми валами. Здесь наибольшую площадь занимали когда-то ельники, видимо, значительную её часть составляли ельники травяные с неморальными элементами I-II бонитета. Описание подобного ельника было сделано нами по правобережью Ситики несколько севернее границ заповедника. Ельник высотой 25–30 м с диаметрами стволов 25–35 см, с кленом во втором пологе. В травяном ярусе: ландыш, майник, чина весенняя, папоротники. Ельники, близкие по составу травяного яруса, были встречены и в долине Пильчужни.

Судя по АФС и аэровизуальным наблюдениям, большая часть подобных ельников вырублена. Они замещены смешанными елово-мелколиственными лесами. На вырубках массовый подрост осины и березы и малозаметный среди него подрост хвойных.

Значительную роль ель играет на участках с выраженными береговыми валами, особенно «фестончатого типа» в междуречьи Гумбарки и Пильчужни. Некоторые из них сплошь заняты ельниками, ельники преобладают здесь и по низким, слабовыраженным, почти сливающимся береговым валам, прилегающим к наиболее древнему, наиболее высокому и протяженному береговому валу, по которому проходит дорога Ковкеницы – Лахта – Васильевский бор. В верховьях Пильчужни ель выходит и на сам этот вал, даже на его восточный склон к болоту. Интересно, что южнее Пильчужни он занят сосняком. Понижения между береговыми валами обычно заняты сфагново-осоковыми болотами (осоки шерстистоплодная и вздутая), которые переходят у речных долин в заболоченные сосняки с березой.

Ельники, смешанные леса (ель с мелколиственными породами) встречаются по Пильчужне и заходят на её левобережье по береговым валам. Южнее Пильчужни вкрапления ельников незначительны.

Относительно более низкие уровни занимают сосняки зеленомошно-сфагновые с молинией. Еще ниже расположены заболоченные сосняки и угнетенные сосняки по болоту.

Ельники занимают незначительную площадь по долинам рек и ручьев, по их склонам и надпойменным террасам.

Примерно треть территории занята болотами преимущественно верхового типа.

Более молодые береговые валы между Пильчужней и Зубцом заняты главным образом сосняками пушицево-сфагновыми и осоково-сфагновыми.

Южнее Зубца распространены болота переходного и низинного типа. Преобладают осоково-сфагновые (о. шерстистоплодная и вздутая), реже пушицево-сфагновые с болотными кустарничками. Большие площади занимают топи с осоками (о. струннокорневая и озерная) и шейхцерией. Невысокие прерывистые валы заняты угнетенными сосняками.

Самый юго-западный участок территории – низменный остров, занятый сообществами тростника.

Аэрокосмический мониторинг растительного покрова может быть успешно использован для оценки динамики изменений, для картирования территории, в том числе крупномасштабного. Территория заповедников может при этом рассматриваться как тестовая площадка для получения дешифровочных признаков растительности, играющей роль фоновой для данной природно-климатической зоны.

Литература

Виноградов Б.В., Кузнецов В.В., Марковский В.К., Попова Т.А. Дешифрирование грунтовых вод типичных ландшафтов Северо-Каспийской низменности // Применение аэрометодов для изучения грунтовых вод. М.-Л.: Наука, 1962. С. 34–68.

Попова Т.А., Березкина Л.И., Бычкова И.А. и др. Природный парк «Вепсский лес». СПб.: «Вести», 2005. 346 с.

Попова Т.А., Бычкова И.А., Шубина М.А. Применение дистанционных методов в изучении особо охраняемых природных территорий // Методы дистанционного зондирования Земли при решении природоресурсных задач. Справочник. Л.: ВСЕГЕИ, 2004. С. 110–119.

Popova T., Bychkova I. Landscapes of the Natural Park «Vepssky Forest». In book: Use of Landscapes Sciences for the Assessment of Environmental Security. Results of the NATO/CCMS Pilot Study on the Use of Landscape Sciences for Environmental Assessment, 2001–2006. Series: NATO Science for Peace and Security; Series C: Environmental Security. Publ. Springer. 2007. P. 143–154.

Popova T.A., Nefedov K.E. Deciphering of Ground Water from aerial photographs. New Delhi, 1972.

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГОВ

Василевич В.И.

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

Остепненные луга занимают положение между настоящими лугами, свойственными преимущественно водоразделам и поймам рек лесной зоны, и луговыми степями, являющимися плакорными в лесостепи. Остепненные луга включают виды настоящих лугов и луговых степей. Решить, какие виды являются более или менее специфичными для остепненных лугов, не просто, так как виды настоящих лугов встречаются не только на остепненных лугах, но и в луговых степях. Многие виды, обильные и постоянные в сообществах луговых степей, заходят на остепненные луга и идут довольно далеко на север в настоящих лугах. Этим объясняются большие расхождения в оценке фитоценотической приуроченности видов у разных авторов. Решение, считать ли конкретный вид луговым или степным во многом зависит от того, с чем имел дело автор той или иной работы, на каком краю фитоценотической амплитуды он наблюдал этот вид. Редко флористический состав сообществ рассматривается в широком географическом аспекте. Флору остепненных лугов северо-запада России анализировал А.А. Ниценко (1962), а флору луговых степей Л.М. Носова (1973).

Работая с остепненными лугами разных областей Европейской России, было крайне затруднительно оценить, насколько остепнены те или иные луга, какие именно виды характеризуют остепнение. Для того чтобы как-то решить эту задачу, потребовался тщательный анализ литературы как отечественной, так и зарубежной. Стояла непростая задача выявить фитоценотический оптимум того или иного вида, разделить виды на группы по сходству оптимумов. Выделению групп мешает экологическая индивидуальность видов; в природе нет дискретных экологических групп. Их выделение неизбежно вносит в результаты элемент субъективизма. Второе обстоятельство – очень значительное выборочное варьирование, определяемое как ограниченность числа описаний, так и ограниченностью территории, на которой они были собраны. Были просмотрены литературные данные по остепненным

лугам и луговым степям, около 150 работ. Оказалось, что в луговых степях большинство видов настоящих лугов довольно обильны и постоянны. Не удалось найти никаких упоминаний только о *Rumex acetosa* и *Stellaria graminea*.

В результате была собрана информация о 144 видах, которые характеризуют остепненные луга, боровые пустоши и сухотравные боры. По видовому составу боровые пустоши сильно отличаются от остепненных лугов, так как приурочены к бедным легким по механическому составу почвам. Сухотравные боры содержат значительное число видов, южных по своему ареалу, но их отношение к степям тщательно не анализировалось. Виды, которые, несомненно, имеют оптимум в степях, такие как *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia*, не были охвачены данным анализом.

Остепненные луга были охарактеризованы Е.М. Лавренко (1940, 1980) как сообщества, в которых преобладает мезофильное или ксеромезофильное разнотравье с примесью ксерофилов, а среди злаков господствуют корневищные виды. На этих лугах обильны *Trifolium montanum*, *Filipendula vulgaris*, *Viola rupestris*, *Salvia pratensis*, *Pulsatilla patens*, постоянны *Galium verum*, *Carex caryophyllea*, *Agrostis vinealis*, *Koeleria delavignei*, единично ковыли (*Stipa pennata*, *S. stenophylla*). Луговые степи, по Лавренко, отличаются господством плотнотравянистых эвксерофильных (*Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, иногда *Stipa capillata*) и мезоксерофильных (*Stipa pennata*, *S. tirsia*, *Helictotrichon desertorum*), *Carex humilis*. Многие виды разнотравья остепненных лугов нередки и в луговых степях. А.П. Шенников (1938) отнес к классу формаций остепненных лугов сообщества с доминированием *Bromopsis riparia*, *Koeleria delavignei*, *Agrostis vinealis*, *Phleum phleoides*. У западноевропейских геоботаников остепненные луга не выделены в какой-то один синтаксон. К остепненным лугам нужно относить часть класса *Festuco-Brometea* (союзы *Mesobromion* и *Cirsio-Brachypodion*), почти весь класс *Trifolio-Geranieae* и часть ассоциаций из классов *Koelerio-Corynephoretea* и *Sedo-Scleranthetea*. Остепненные луга хорошо вписываются в порядок *Galietales* veri Mirkin et Naumova 1986. Флористическая классификация не отличается стабильностью, меняется объем классов и порядков, состав групп характерных видов, а это сильно затрудняет сравнение.

В этой работе рассматриваются только те виды, которые встречаются на остепненных лугах Северо-Запада, бассейна р. Вятки, юга Нижегородской области, в сухотравных борях и на боровых пустошах этих регионов.

1. Луговые виды, заходящие в луговые степи. Почти все виды, которые имеют высокое обилие или постоянство на настоящих лугах, являются заметными компонентами луговых степей. В эту группу включены только те виды, в отношении которых была неясность с положением их фитоценоотического оптимума. Это *Polygala comosa*, *P. vulgaris*, *Veronica serpyllifolia*, *Hieracium praealtum*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Calamagrostis epigeios*, *Plantago media*, *Galium boreale*, *Thalictrum minus*. В эту группу включена *Glechoma hederacea*, которая слегка заходит только в остепненные луга. Носова относит ее к лесно-луговым видам, что совершенно верно, так как ее фитоценоотический оптимум в лиственных лесах и на пойменных лугах.

2. Южнолуговые виды, оптимум которых находится в настоящих лугах подзоны южной тайги: *Alchemilla hirsuticaulis*, *Inula britannica*, *Carex contigua*, *Campanula glomerata*, *C. persicifolia*, *Adenophora liliifolia*. Их присутствие в луговых сообществах не свидетельствует о каком-либо остепнении, а только о положении в южной части лесной зоны.

3. Виды южных и остепненных лугов. Южнолуговые виды, центр которых на остепненных лугах: *Carlina vulgaris*, *Daucus carota*, *Leontodon hispidus*, *Inula salicina*, *Betonica officinalis*, *Serratula coronata*, *Scorzonera humilis*, *Picris hieracioides*, *Linum catharticum*, *Pimpinella saxifraga*, *Origanum vulgare*. Некоторые из этих видов заходят в луговые степи – *Verbascum phoeniceum*, *Veronica teucrium*, *Senecio jacobaea*.

4. Виды остепненных лугов. Сюда отнесены виды, которые имеют сравнительно узкую фитоценоотическую амплитуду и встречаются лишь изредка в сообществах настоящих лугов и луговых степей. Именно эти виды определяют специфику сообществ остепненных лугов. Большинство из них имеют все же довольно низкую встречаемость на остепненных лугах и мало пригодны, каждый по отдельности, в качестве характерных видов синтаксонов остепненных лугов. В эту группу вошли *Viola hirta*, *Seseli libanotis*, *Tragopogon pratensis*, *Galatella rossica*, *Serratula tinctoria*, *Koeleria delavignei*, *Brachypodium pinnatum*, *Trifolium lupinaster*, *Astragalus falcatus*, *Lathyrus tuberosus*, *Asparagus officinalis*, *Gentiana cruciata*, *Silene nutans*, *Agrimonia eupatoria*, *Sanguisorba minor*.

5. Виды остепненных лугов и луговых степей. Фитоценоотический оптимум этих видов включает остепненные луга и луговые степи. К этой группе принадлежат виды, которые составляют основу травостоя остепненных лугов: *Helictotrichon pubescens*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Agrostis vinealis*. Кроме этих видов, сюда включены виды, заходящие в настоящие луга и даже бывающие там доминантами, но без спутников из флоры луговых степей и остепненных лугов (*Poa angustifolia*, *Trifolium montanum*, *Galium verum*). Такие сообщества не следует считать остепненными лугами. К этой же группе относятся *Ranunculus polyanthemus*, *Centaurea scabiosa*, *Inula hirta*, *Carex caryophyllea*, *Potentilla arenaria*, *P. argentea*, *Genista tinctoria*, *Euphorbia cyparissias*, *Lithospermum officinale*, *Silene wolgensis*, *Anemone sylvestris*.

6. Степные виды, заходящие на остепненные луга: *Campanula sibirica*, *Ajuga genevensis*, *Salvia stepposa*, *S. pratensis*, *S. verticillata*, *Verbascum lychnitis*, *Hieracium echinoides*, *H. virorum*, *Acinos arvensis*, *Koeleria cristata*, *Bromopsis riparia*, *Phleum phleoides*, *Acinos arvensis*, *Oxytropis pilosa*, *Medicago falcata*, *Vicia tenuifolia*, *Phlomis tuberosa*, *Erophila verna*. Фитоценотический оптимум этих видов в луговых степях.

7. Виды борových пустошей. Боровые пустоши – сообщества со значительным участием ксеромезофитов, появляющиеся в подзоне южной тайги на вырубках сухих сосновых лесов и на залежах, на супесчаных почвах (Василевич, 1988). Боровые пустоши в значительной своей части соответствуют классам *Corynephoretea* и *Sedo-Scleranthetea*, которые флористически различаются слабо. Те виды, которые включены в данную группу, одинаково широко представлены в обоих этих классах. Очень мало видов, которые встречаются часто в борových пустошах, но отсутствуют в остепненных лугах. К этим видам можно отнести только *Scleranthus annuus*, *S. perennis*, *Herniaria glabra*, *Dianthus arenarius*, *Hypochoeris radicata*, *Jasione montana*, *Rumex acetosella*, *Festuca ovina*. Большая же часть видов борových пустошей заходит в остепненные луга и луговые степи, но их оптимум находится в борových пустошах. Это *Dianthus deltoides*, *Astragalus arenarius*, *Gypsophila fastigata*, *Silene chlorantha*, *S. tatarica*, *Erigeron acris*, *Poa compressa*, *Veronica verna*, *Hieracium pilosella*, *Antennaria dioica*, *Helichrysum arenarium*, *Hypericum perforatum*, *Trifolium arvense*, *Sedum acre*, *Artemisia campestris*, *Rumex thyrsoflorus*, *Thymus serpyllum*, *Arenaria serpyllifolia*, *Viscaria vulgaris*.

8. Виды сухотравных боров. Флора сухотравных боров, которые встречаются sporadически в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, очень слабо специфична. Почти все виды сухотравных боров (*Dianthus arenarius*, *Astragalus arenarius*, *Viola rupestris*, *Veronica spicata*, *Gypsophila fastigata*, *Arenaria graminifolia*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Jasione montana*, *Jurinea cyanoides*, *Pulsatilla patens*) широко распространены в остепненных лугах и луговых степях. Только *Pulsatilla pratensis* можно считать видом, тесно связанным с сухотравными борами.

9. Рудеральные виды. В эту группу включены виды, которые растут преимущественно на рудеральных местообитаниях, как в лесной зоне, так и в лесостепи, но не редки на остепненных лугах. Эта группа включает *Berteroa incana*, *Cichorium intybus*, *Melilotus officinalis*, *Viola hirta*, *V. tetrasperma*, *Echium vulgare*, *Artemisia absinthium*.

Опыт работы с разными типами растительности дает основание считать, что присутствие одного любого вида из какой-то эколого-фитоценотической группы еще не дает возможности считать, что данное сообщество принадлежит к определенному синтаксону. Сообщества, в которых присутствует, даже с высоким обилием, один вид остепненных лугов, не следует считать остепненным лугом. В лесной зоне среди настоящих лугов нередко можно встретить сообщества, в которых доминируют такие виды, как *Trifolium montanum*, *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Helictotrichon pubescens*, но какие-либо другие виды остепненных лугов там отсутствуют. Луга, в которых обильны *Trifolium montanum* и *Helictotrichon pubescens* нередко на Северо-Западе, а луга с *Poa angustifolia* и *Carex praecox* идут далеко на север по пойме Вятки и ее притоков, а также и пойме Ветлуги.

Наиболее точно отграничивают остепненные луга от настоящих лугов *Fragaria viridis* и *Filipendula vulgaris*. Эти виды не встречаются без других видов остепненных лугов даже с незначительным обилием. От луговых степей остепненные луга (по Лавренко) отличаются отсутствием со значительным обилием таких степных видов, как *Koeleria cristata*, *Bromopsis riparia*. Порядок *Galietalia veri* и союз *Trifolion montani* включает следующие диагностические виды: *Asparagus officinalis*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Koeleria delavignei*, *Medicago falcata*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Potentilla argentea*, *Rumex thyrsoflorus*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Trifolium montanum* (Миркин, Наумова, 1998). Этот набор видов хорошо отражает флору остепненных лугов, но лишь *Asparagus officinalis* и *Koeleria delavignei* являются специфичными видами остепненных лугов, *Rumex thyrsoflorus* – вид борových пустошей, *Thalictrum minus* – луговой мезофит, а *Tanacetum vulgare* – рудеральный вид.

Итак, остепненные луга характеризуются преобладанием таких видов, как *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Trifolium montanum*, *Agrostis vinealis*, *Carex praecox*, *Helictotrichon pubescens*, но каждого одного из этих видов недостаточно для отнесения лугов к остепненным. Необходимо присутствие еще группы видов, свойственных остепненным лугам, т.е. видов из групп 3–5. Значительное участие видов настоящих лугов в остепненных лугах делает проведение границы между настоящими и остепненными лугами достаточно сложной, но все же следует относить к остепненным лугам только такие группы описаний, в которых участие луговостепных и степных видов достаточно велико. Не стоит относить к остепненным лугам сообщества, в которых доминируют виды настоящих лугов и присутствуют с низким постоянством и обилием 2–3 вида, свойственные остепненным лугам и луговым степям. Не нужно считать остепнением наличие в сообществе видов борových пустошей (класса *Sedo-Scleranthetea*), которые, хотя и относятся к ксеромезофитам и мезоксерофитам, не характерны для остепненных лугов и луговых степей (*Hieracium pilosella*, *Artemisia campestris*).

Как можно судить по литературе и личным впечатлениям, остепненные луга довольно однообразны во флористическом отношении. Небольшое число преобладающих видов и большая группа сопутствующих

видов, довольно сходных по своей экологии, определяют принадлежность к остепненным лугам. Из этой группы видов в каждом районе, конечно, присутствуют не все, но уловить экологические отличия ассоциаций остепненных лугов по диагностическим видам довольно сложно. Большинство видов остепненных лугов имеют обширные географические ареалы. Только *Sanguisorba minor* и *Jasione montana* встречаются лишь в западных районах Восточной Европы, а *Salvia verticillata* сменяет к востоку от Волги средневропейский вид *Salvia pratensis*. Лишь на Урале в остепненных лугах появляется значительное число новых видов.

По российской литературе по остепненным лугам создается впечатление, что переоценивается степень остепнения в классе *Trifolio-Geranietea*. Действительно, среди характерных видов этого класса имеются виды остепненных лугов, но далеко не все. В частности, *Trifolium medium* – обычный луговой мезофит, и его не стоит включать в число диагностических видов каких-либо ассоциаций остепненных лугов.

Литература

- Василевич В.И. Боровые пустоши северо-запада РСФСР // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 121–130.
 Лавренко Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1940. Т. 2. С. 3–265.
 Лавренко Е.М. Европейские луговые степи и остепненные луга // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 220–231.
 Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
 Ниценко А.А. Остепненные луга Северо-Запада СССР и их значение в сельском хозяйстве // Природ. усл. и вопр. землед. на Северо-Западе СССР. Л., 1962. С. 45–63.
 Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., 1973. 187 с.
 Шенников А.П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1938. Т. 1. С. 429–647.

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВЗДУТОПЛОДНИКА СИБИРСКОГО В ЯКУТИИ ПРИ ЭКОЛОГО – ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Васильева О.Д.¹, Пестряков Б.Н.²

¹Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

²Якутск, Якутский государственный университет им. М.К. Аммосова

Вздутоплодник сибирский – *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol., семейства сельдерейных – *Apiaceae*; горно-степной мезоксерофильный вид, имеющий дизъюнктивный ареал сибирско-монгольского типа. В Якутии произрастает в Алданском, Центральном-Якутском, Верхне-Ленском флористических районах.

Phlojodicarpus sibiricus – ценный вид лекарственных растений, включен в «Красную книгу Якутской АССР» (1987) и «Красную книгу Республики Саха (Якутия)» (2000) в категорию 2: уязвимые, подвергающиеся усиленной эксплуатации и заметно сокращающие ареал, встречаемость и численность популяций.

Классификацию исследованных сообществ проводили по методу Браун-Бланке. Сущность метода заключается в последовательности операции при реализации подхода к классификации растительности флористического (Миркин 1970, 1985, 1989; Баркман, 1989).

Анализ вздутоплодника сибирского с использованием синтаксонов эколого-флористической классификации осуществлялся посредством компьютерной программы IBIS (Интегрированная ботаническая информационная система).

Вздутоплодник сибирский выявлен лишь в двух из описанных нами сообществ.

Продромус

Класс *Juncetea trifidi* Hadac in Klika et Hadac 1944

Порядок *Caricetalia curvulae* Br. – Bl. 1926

Союз *Juncion trifidi* Pawlovski 1928

Ассоциация *Alectorio–Dryadetum octopetalae* Pstryakov et Modjina 1992

Субассоциация *Alectorio–Dryadetum octopetalae typicum* Pstryakov et Modjina 1992

Вариант *Pulsatilla multifida* Pstryakov et Modjina 1992

Класс *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. Et Vliieger 1939

Союз *Vaccinio–Laricion cajanderis* Pstryakov et al. 1992

Ассоциация *Pulsatilla multifidae–Laricetum cajanderis* Pstryakov et al. 1992

Субассоциация *Typicum* Pstryakov et al. 1992

Вариант *Typica* Pstryakov et al. 1992.

Характеристика выделенных синтаксонов приведена ниже.

Класс *Juncetea trifidi* Hadac in Klika et Hadac 1944.

Диагностические виды класса: *Carex bigelowii*, *Cetraria cucullata*, *Cetraria islandica*, *Cetraria nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Polytrichum piliferum*.

Азональные вертикальные поясные изменения горных ландшафтов, характерные для крупных систем хребтов нередко проявляются в вертикальном распределении растительности по склонам коренных берегов рек. Сообщества горной тундры в долине реки Яны наиболее полно представлены по склонам коренных берегов на относительно низких высотах от 250–300 м и выше.

Выделена одна ассоциация *Alectorio–Dryadetum octopetalae*, которую мы включили в союз *Juncion trifidi* Pawlovski 1928, объединяющий альпийские ковры, луга, пустоши, горные тундры.

Ассоциация *Alectorio–Dryadetum octopetalae* Pstryakov et Modjina 1992.

Диагностические виды ассоциации: *Dryas octopetala*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*.

Сообщества данной ассоциации близки к горным тундрам Северной Европы и произрастают по горным территориям и по высоким склонам коренного берега с каменистым и крупнощебнистым сообществам как типичной тундры, так и высокоарктических субстратом.

Вариант *Pulsatilla multifida*, показывает усиление ксерофитизации, проникновение видов остепненных склонов.

Диагностические виды ассоциации: *Dryas octopetala* (2*), *Alectoria ochroleuca* (2), *A. nigricans* (2), *Pulsatilla multifida* (2), *Poa stepposa* (2), *Potentilla arenosa* (2), *Artemisia gmelinii* (2), *Inula Britannica* (2).

Диагностические виды союза, порядка, класса: *Cetraria cucullata* (2), *Carex rigidoides* (2), *Thamnolia vermicularis* (2), *Cetraria nivalis* (2), *Polytrichum piliferum* (2).

Прочие виды: *Saussurea alpina* (2), *Saxifraga spinulosa* (2), *Minuartia arctica* (2), *Artemisia lagopus* (2), *Hylocomium splendens* (2), *Vaccinium uliginosum* (2), *Polygonum tripterocarpum* (2), *Polygonum bistorta* (2), *Betula exilis* (1), *Astragalus alpinus* (2), *Castilleja pallida* (2), *Salix polaris* (2), *Stellaria fischeriana* (1), *Papaver nivale* (2), *Festuca rubra* (2), *Silene stenophylla* (2), *Hierochloa alpina* (2), *Ledum decumbens* (2), *Pedicularis venusta* (2), *Dactylina arctica* (1), *Orthodicarpum montanum* (2), *Aulacomnium turgidum* (2), *Stellaria edwardsii* (2), *Empetrum nigrum* (1), *Polytrichum strictum* (2).

Единично встречены: *Phlojodicarpus sibiricus* (+), *Ribes triste* (+).

Класс *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. In Br.-Bl., Siss. Et Vliieger 1939.

Диагностические виды класса: *Vaccinium vitis-idaea*, *Peltigera aphthosa*, *Polytrichum commune*, *Vaccinium uliginosum*, *Orthilia secunda*, *Empetrum nigrum*, *Dicranum scoparium*, *Pleurosium schreberii*, *Rubus arcticus*, *Sphagnum obtusum*.

Лесные сообщества занимают почти всю долину реки Яны, начиная от верховья, достигая в низовье примерно 71 градус с. ш. (широты пос. Усть-Янск). Выделенные сообщества отнесены к классу *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. In Br., Siss. et Vliieger 1939 бореальных, преимущественно хвойных лесов порядка *Vaccinio–Piceetalia* Br.-Bl. 1939 em K-Lund 1967, объединяющих темнохвойные мелколиственные леса надпойменных террас долины.

Союз *Vaccinio–Laricion cajanderis* Pstryakov et al. 1992.

Диагностические виды союза: *Larix cajanderi*, *Aulacomnium turgidum*, *Ledum palustre*, *Betula exilis*, *Salix glauca*, *Rosa acicularis*.

Региональное отличие Союза *Vaccinio–Laricion cajanderi* – в доминировании в древесном ярусе *Larix cajanderi* ssp. *dahurica*.

На западных Саянах зеленомошники класса *Vaccinio–Piceetea* с такими же общими диагностическими видами как *Vaccinium vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Pleurosium schreberi*, *Dicranum polysetum* отмечаются до абсолютной высоты 1400–1500 м. (Житлухина, Алимбекова, 1987). Подобные единицы темнохвойных лесов с доминированием в древесном ярусе *Picea abies*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica* внутри порядка *Vaccinio–Piceetalia* выделены в долине Нижнего Иртыша (Кустова, 1988) на речных террасах разных уровней.

Выделенный нами союз объединяет лиственничные леса долины реки Яны с различными условиями увлажнения, на которые не влияют пойменные процессы. Выделенные ассоциации внутри данного союза занимают как всю долину в таежной зоне, низкие заболоченные террасы, высокие террасы с суходолами, так и склоны коренного берега.

Кроме этих синтаксонов выделена ассоциация *Rubio chamaemori–Laricetum cajanderi*, характеризующая лесотундровую зону в долине реки Яны.

Ассоциация *Pulsatilla multifidae–Laricetum cajanderis* Pstryakov et al. 1992.

Диагностические виды ассоциации: *Larix cajanderi*, *Pulsatilla multifida*, *Campanula langsdorffiana*, *Artemisia tanacetifolia*, *Astragalus alpinus*, *Poa stepposa*, *Thymus pseudoaltaicus*, *Saxifraga bronchialis*, *Potentilla arenosa*, *Carex pediformis*, *Lychnis sibirica*, *Bromopsis korotkiji*, *Juniperus sibirica*.

* Здесь и далее цифрами обозначены классы постоянства.

Сообщества ассоциации приурочены к хорошо дренированным склонам южных экспозиций, изрезанных водотоками и на высоких гривах надпойменных террас долины реки в таежной зоне и характеризуются большим количеством видов, в составе которых преобладают виды остепненных лугов. Древесный ярус представлен также как и в других ассоциациях союза *Vaccinio-Laricion cajanderi* видом *Larix cajanderi* и тем самым в корне отличается от ранее выделенных единиц остепненных сосняков союза *Pulsatillo-Pineon* Oberd. 1967 с одноименным порядком и классом.

Проективное покрытие древесного яруса составляет 50–60%; средняя высота: 9–10 м.; кустарниковый ярус представлен единичными видами. Основной фон в травянистом ярусе представляют виды остепненных лугов и степные виды. Высота яруса: 30–40 см. Моховой и лишайниковый покров слабо развит, проективное покрытие составляет 5–30%. Их слабое участие объясняется сухостью местообитаний, особенно южных прогреваемых склонов, крутизна которых составляет 30–55 градусов.

Список видов сообществ класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. In Br.-Bl., Siss. Et Vlieger 1939; порядка *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. Em K.-Lund 1967; союза *Vaccinio-Laricion cajanderis* Pestryakov et al. 1992, включает:

ассоциацию *Pulsatillo multifidi-Laricetum cajanderi* Pestryakov et al. 1992;

субассоциацию *Typicum* Pestryakov et al. 1992;

вариант *Typica* Pestryakov et al. 1992.

С количеством описаний – 10.

Диагностические виды ассоциации: *Pulsatilla multifida* (5), *Campanula langsdorffiana* (5), *Artemisia tanacetifolia* (3), *Astragalus alpinus* (3), *Poa stepposa* (3), *Thymus pseudoaltaicus* (2), *Saxifraga bronchialis* (3), *Potentilla arenosa* (3), *Carex pediformis* (3), *Lychnis sibirica* (3), *Bromopsis korotkiji* (3), *Juniperus sibirica* (1).

Диагностические виды субассоциации: *Potentilla stipularis* (1), *Poa pratensis* (2), *Equisetum arvense* (1).

Диагностические виды союза: *Larix cajanderi* (5²⁻⁴), *Aulacomnium turgidum* (1), *Ledum palustre* (1), *Salix glauca* (3), *Rosa acicularis* (2).

Диагностические виды порядка, класса: *Vaccinium vitis-idaea* (4⁻²) *Peltigera aphthosa* (2), *Orthilia secunda* (1), *Empetrum nigrum* (3), *Rubus arcticus* (2).

Прочие виды: *Cetraria cucullata* (1), *Arctagrostis latifolia* (1), *Arctous erythrocarpa* (3), *Stellaria longifolia* (2), *Tomenthypnum nitens* (3), *Bryum caespitosum* (2), *Stereocaulon tomentosum* (1), *Polytrichum strictum* (1), *Aulacomnium palustre* (1), *Festuca rubra* (1), *Bryum pseudotriquetrum* (2), *Peltigera canina* (3), *Poa angustifolia* (2), *Chamerion angustifolium* (1), *Betula divaricata* (3), *Pyrola grandiflora* (2), *Arctous alpina* (2), *Galium verum* (2), *Artemisia commutata* (2), *Silene repens* (2), *Sanguisorba officinalis* (2), *Taraxacum ceratophorum* (1).

Единично встречены: *Silene jensseensis* (+), *Phlojodicarpus sibiricus* (+), *Saussurea alpina* (+), *Linaria acutiloba* (+), *Helictotrichon krylovii* (+), *Koeleria seminuda* (+), *Myosotis imitata* (+), *Allium splendens* (+), *Thalictrum foetidum* (+), *Erisimum cheiranthoides* (+), *Cladina arbuscula* (+), *Aquilegia parviflora* (+), *Calamagrostis purpurascens* (+), *Erigeron acris* (+), *Eritrichum sericeum* (+), *Minuartia verna* (+), *Saxifraga spinulosa* (+), *Spiraea media* (+), *Elymus sibirica* (+), *Plantago canescens* (+), *Agrostis trinii* (+), *Mnium punctatum* (+), *Boschniakia rossicus* (+).

По итогам анализа синтаксонов присутствие *Phlojodicarpus sibiricus* выявлено в ассоциации *Alectorio-Dryadetum octopetalae*, класса *Juncetea trifidi* и *Pulsatillo multifidae-Laricetum cajanderi*, класса *Vaccinio-Piceetea* [9, 10] (Васильева, Пестряков, 2000, 2004).

Таким образом нами установлено, что в Яно – Индигирском флористическом районе *Phlojodicarpus sibiricus* единично встречается на стыке границ распространения двух ассоциаций, представленных двумя классами: один из которых – *Juncetea trifidi* – отнесен к классу горной тундры, второй – *Vaccinio-Piceetea* – к классу лиственничных лесов.

Литература

Баркман Я. Современные представления о непрерывности и дискретности растительного покрова и природе растительных сообществ в фитосоциологической школе Браун – Бланке // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1545–1551.

Васильева О.Д., Пестряков Б.Н. Анализ некоторых видов лекарственных растений в синтаксонах эколого-флористической классификации // Егоровские чтения. III: Некоторые итоги биохимических и физиологических исследований в Республике Саха (Якутия): Материалы научно-практической конференции от 26. 03. 1999 г. Якутск: Сахаполиграфиздат, 2000. С. 240–249.

Васильева О.Д., Пестряков Б.Н. Использование синтаксономии эколого-флористической классификации для анализа *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol. // Ботанические исследования в Якутии. Якутск: НИПК Сахаполиграфиздат, 2004. С. 50–57.

Житлухина Т.И., Алимбекова Л.М. Синтаксономия растительности Саяно-Шушенского заповедника. II. Класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939 in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 // Ред. журн. Биол. науки. М., 1987. 65 с. Деп. в ВИНТИ, № 3358 – И87.

Красная книга Якутской АССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с.

Красная книга Республики Саха (Якутия). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск: Сахаполиграфиздат, 2000. 255 с.

Кустова Н.В. Синтаксономия растительности надпойменных террас долины нижнего Иртыша. Ч. III: Ассоциация *Eu-Piceetum abietis* (Saj. 1921) K.-Lund 1962 в долине Нижнего Иртыша // Ред. журн. Биол. науки. М., 1988. 31с. Деп. в ВИНТИ. № 4079–B88.

Миркин Б.М. О территориальных подразделениях растительного покрова речных пойм // Геоботаническое картографирование. Л., 1970. С.51–61.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.

Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун – Бланке // Итоги науки и техники, ВИНТИ: сер. Ботаника, 1989. № 9. С. 1–128.

К ВОПРОСУ О ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ РОЛИ ГРУППИРОВОК *QUERCUS ROBUR* И *TILIA CORDATA* В СОСТАВЕ ПРИОБСКИХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Веснина Н.Н., Гижицкая С.А.

Новосибирск, Новосибирский государственный педагогический университет

Одной из актуальных проблем лесоводства является снижение биологического разнообразия и ухудшение продукционных параметров экосистем в связи с их эксплуатацией. Компенсация этого отрицательного влияния связана с реализацией целой системы лесовосстановительных мероприятий (Концепция..., 1995; Концепция..., 2003). Выделяют три генеральных направления лесовосстановления: заповедование, содействие естественным процессам восстановления и создание искусственных фитоценозов. Самые противоречивые отношения сложились к технологиям создания искусственных фитоценозов, особенно к тем из них, что связаны с введением в культуру инорайонных видов (интродуцентов).

Неоднозначное толкование результатов лесной интродукции связано с такими причинами, как недостаточность опытной базы и не вполне корректные методы исследования лесных культур (Белобородов, 1995). Одним из путей прояснения данной ситуации является исследование уже существующих культур инорайонных видов древесных растений, введенных для обогащения породного состава лесов около 50 лет назад. Получение таких «оперативных» данных позволит выяснить не только соответствие биологических свойств интродуцентов природным условиям места произрастания (Концепция..., 1995), но и выяснить, как влияют созданные культуры на флористическое разнообразие «принимающих» фитоценозов, насколько созданные экосистемы отвечают цели их создания – обогащению породного состава лесов.

Ответы на эти вопросы связаны с определением фитоценотической роли внедренных в уже существующие экосистемы культур, а именно: сравнительным анализом флористического состава и синморфологических параметров. Полученные данные позволят определить направление развития культурных сообществ, внедренных в естественные фитоценозы. Соответственно цель нашей работы и заключается в определении флористических и фитоценологических особенностей растительных группировок *Quercus robur* и *Tilia cordata* в составе сосновых и производных сосново-березовых Приобских лесов. Для реализации цели были поставлены следующие задачи:

1. определить флористическое своеобразие данных объектов;
2. выявить изменения в пространственной структуре фитоценозов;
3. оценить динамическое состояние объектов.

Исследование проводилось на территории Черепановского лесхоза (окр. с. Романово) и Сузунского лесхоза (окр. с. Мереть, Меретское лесничество) Новосибирской области. Лесные массивы данной территории относятся к лесостепной геоботанической подзоне (Растительный покров..., 1985) и входят в систему Приобских сосновых лесов. Однако в связи с интенсивным природопользованием в данных районах большая часть этих лесов является производной. Так, окружение липовой группировки представлено осиново-березовыми лесами с редким включением сосновых ценоэлементов. В травянистом ярусе преобладают разнотравные ассоциации с доминированием *Calamagrostis epigeios*, *Pteridium aquilinum*, *Aegopodium podagraria*, *Equisetum sylvaticum*. Окружение дубовой группировки близ с. Романово представлено сосново-березовым разнотравным лесом с доминированием *Calamagrostis arundinacea*, *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*, *Pteridium aquilinum*. Такие ценозы широко распространены по всей площади лесостепных сосновых лесов, что связано с разными годами вырубок, не возобновившихся сосной, лесными пожарами и выпасом скота (Растительный покров..., 1985). Сосновые леса Меретского лесничества характеризуются большим участием в древостое *Pinus sylvestris*, в травостое преобладают коротконожковые и разнотравные ассоциации с доминированием *Brachypodium pinnatum*, *Iris ruthenica*, *Equisetum pratense*. Реже встречаются зеленомошно-брусничные ассоциации.

Работа велась на пробных площадях 100 м² по стандартной методике с учетом обилия видов по шкале Браун-Бланке. Произведено 75 описаний, учтено 199 видов высших сосудистых растений (табл.).

Характеристика объектов исследования

Географическая привязка	Вид эдификатор группировки	Число группировок, площадь, га	Возраст посадок, лет	Число описаний группировок	Число описаний фоновых ценозов
с. Романове, Черепановский р-он	<i>Quercus robur</i>	2 (0,3 га)	50	5	16
	<i>Tilia cordata</i>	1 (1 га)	50	7	14
с. Мереть, Сузунский р-он	<i>Quercus robur</i>	1 (1,5 га)	61	10	23

Сравнение видовой насыщенности (число видов на 100 м²), или альфа-разнообразия, сравниваемых сообществ показало, что минимальные значения присущи липовой группировке (11 видов на 100 м² в среднем). Больше почти в три раза этот показатель для дубовых культур (около 30 видов). При этом наибольшая видовая насыщенность зафиксирована для «принимающих» фитоценозов (до 36 видов).

Последовательное сравнение данного показателя для культур и соседствующих с ними сообществ показало, что резкое снижение видовой насыщенности свойственно в большей степени для липовой группировки (разница средних значений составляет 11 видов). Для культуры дуба снижение флористического разнообразия менее очевидно (разница средних значений составляет от – 3 до 2 видов, для двух изученных группировок).

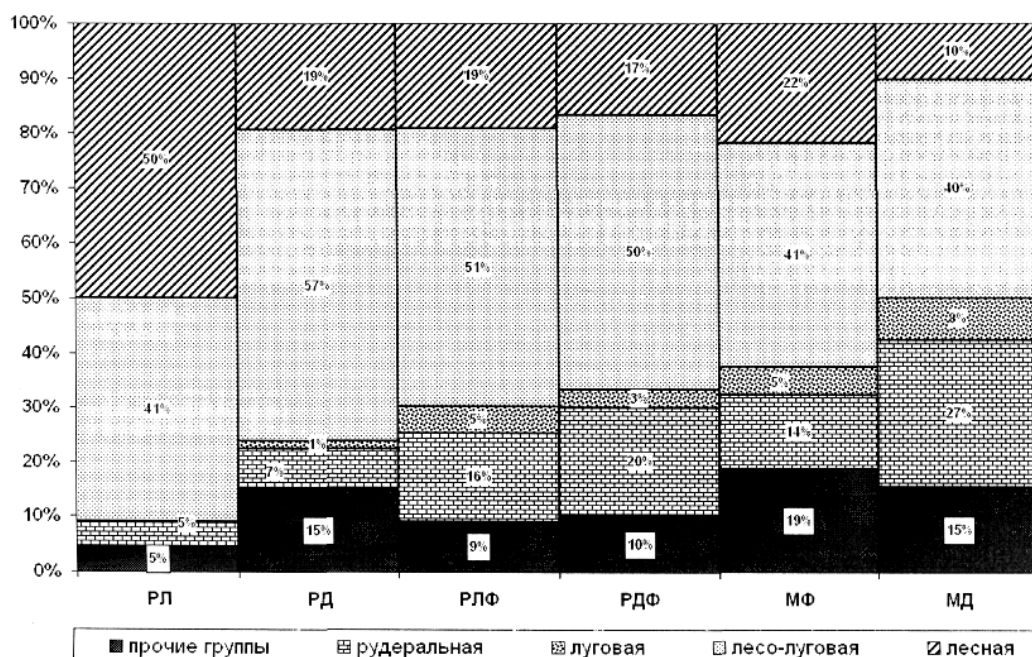
Одним из императивных факторов, влияющих на строение лесных сообществ, является эдификаторный состав. Именно популяции древесных видов определяют параметры жизнедеятельности всех остальных ярусов фитоценоза. При этом, если в естественных лесных фитоценозах древесный ярус представляет собой результат длительного эволюционного и сукцессионного развития, то в культурных – это результат антропогенного влияния. Однако, поскольку искусственные ценозы существуют несколько десятков лет в стабильных условиях, на них не могут не сказаться сингенетические эффекты (Сироткин, 1980).

Сравнение такого синморфологического показателя, как ярусность, для культурных и принимающих фитоценозов показало явные отличия. Так, наибольшая сомкнутость характерна для липовой группировки (до 0,8), а устойчиво минимальные значения свойственны для принимающих ценозов (от 0,4 до 0,45). Средняя сомкнутость в дубовых культурах составляет 0,6. Для кустарникового яруса максимальные показатели зафиксированы на переходных, экотонных участках между культурными и естественными ценозами (от 12% до 15%) и в одной из культур дуба (16%). Средние значения свойственны естественным ценозам (около 9%) и минимальные – для липовой группировки (5%). Картина распределения проективного покрытия травяно-кустарничкового несколько иная: максимальные показатели свойственны переходным и естественным ценозам (от 70% до 80%), минимальные – культурным (от 50% в дубовых группировках до 5–10% в липовой). Для мхово-лишайникового яруса отмечены такие же тенденции.

Одним из косвенных показателей, свидетельствующих об общей остроструктурности сообществ, является суммарное проективное покрытие. Для сравниваемых сообществ было установлено, что его минимальные средние значения свойственны культуре липы (94%). При этом данные показатели двух дубовых группировок практически сходны с принимающими фитоценозами (около 130%). Коридор колебаний суммарного проективного покрытия для естественных фитоценозов в целом, естественно, больше, чем для более однородных культур (70% и 50% соответственно).

Для сравнения видового разнообразия ценозов были подсчитаны индексы видового богатства (S/N), отражающие степень видовой насыщенности не на единицу площади, а на единицу проективного покрытия (Одум, 1986). Так, S в данном случае – видовая насыщенность, а N – суммарное проективное покрытие. Самые низкие значения были зафиксированы для культуры липы (0,12), а самые высокие – для переходных, экотонных сообществ (0,29), меретской культуры дуба (0,28) и большинства естественных ценозов (0,27).

Анализ фитоценотической структуры показал, что во всех группировках и фоновых сообществах преобладают лесо-луговые и лесные виды (рис.). В липовой культуре 50% от всего видового состава представляют типичные лесные виды. Доля рудеральных видов увеличивается по мере уменьшения лесных и лесо-луговых видов в составе сообществ и наибольших показателей достигает в меретской дубовой группировке (27%). В этой же группировке отмечена наибольшая доля луговых и степных видов, что отражает соседство данной группировки с сенокосными лугами и снижение эдификаторных свойств дуба. Широкое участие лесо-луговых видов в составе сообществ является типичным для сосновых лесов лесостепной подзоны (Растительный покров..., 1985), в связи с этим при подсчете индекса десильватизации Ибрагимова (Ибрагимов, 1997) лугово-лесные виды были включены нами в силватную группу видов. Наибольшие показатели индекса получены для липовой группировки (+82%), низкие для меретской дубовой группировки (0%).



Фитоценотический спектр культурных группировок и фоновых сообществ
(расположен в порядке уменьшения индекса десильватизации)

РЛ – культура липы, с. Романово; РД – культура дуба, с. Романово; РЛФ – принимающий ценоз липовой культуры, с. Романово; РДФ – принимающий ценоз дубовой культуры, с. Романово; МФ – принимающий ценоз, с. Мереть; МД – культура дуба, с. Мереть

Для оценки характера тяготения местных видов к интродуцированным дубовым группировкам вычислили сопряженность их с *Quercus robur*. В обработку вошли все описания дубовых группировок и фоновых сообществ, окружающих данные группировки. В результате подсчета значений хи-квадрата при 1%-ном доверительном уровне установлена сопряженность *Quercus robur* со следующими видами: *Thalictrum minus*, *Dactylis glomerata*, *Phlomis tuberosa*, *Caragana arborescens*, *Trifolium pratense*, *Trollius asiaticus*, *Filipendula vulgaris*, *Ranunculus polyanthemos*, *Poa angustifolia*, *Carex pallescens*, *Carex macroura*, *Elytrigia repens*, *Viola hirta*. Следует отметить, что в дубовых группировках встречены виды *Viola mirabilis* и *Astragalus glycyphyllos*, которые являются неморальными реликтами Сибири (Положий, Крапивкина, 1985). Однако сопряженность *Quercus robur* с данными видами отсутствует.

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы. Видовое богатство культурных фитоценозов отличается от такового у принимающих ценозов. Оно заметно ниже в липовой культуре, и более однородно в фитоценотическом отношении. В дубовых культурах общая видовая насыщенность остается на уровне принимающих ценозов. Фитоценотический спектр приближается по своим параметрам к окружающим их сообществам.

Показатели пространственной структуры (ярусность и суммарное проективное покрытие) обеднены в липовой культуре, а в дубовой приближены к фоновым ценозам, и характеризуются более высокими показателями.

Значения индекса десильватизации позволяют оценить динамическое состояние липовой культуры как стабильное, а дубовых группировок как переходное. Таким образом, одновозрастная посадка липы характеризуется устойчивым, субклимаксным состоянием с обедненным флористическим составом и пространственной структурой, а дубовые группировки находятся в состоянии сукцессионного конвергентного перехода.

Литература

- Белобородов В.М. Проблемы селекции и семеноводства лесообразующих интродуцентов // Лесоведение. 1995. № 3. С. 37–43.
- Ибрагимов А.К. Флористическая гетерогенность как мера экологической напряженности в лесных экосистемах // Лесоведение. 1997. № 2. С. 43–49.
- Концепция генетического улучшения лесов России // Лесоведение. 1995. № 3. С. 3–7.
- Концепция развития лесного хозяйства Российской Федерации на 2003–2010 годы (внесенные изменения). 2003. <http://www.rosleshoz.gov.ru/agency/strategy/0>

Одум Ю. Экология: в 2-х томах. Т. 2. М., 1986. 376 с.

Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 158 с.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 249 с.

Сироткин Ю.Д. Лесные культуры в фитоценоотическом аспекте // Ботаника. 1980. Вып. 22. С. 169–176.

АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛАНДШАФТОВ УМЕРЕННЫХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ ЗОН ЕВРАЗИИ В СИСТЕМЕ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ

Волков И.В.

Томск, Томский государственный педагогический университет

Универсальность приспособительной эволюции организмов находит свое отражение в развитии одинаковых адаптаций у высокогорных растений, независимо от их генетического родства. Это во многом является причиной сходства растительного покрова высокогорий в различных областях Земли. Изучение подобных закономерностей лежит в основе биономического подхода к изучению ландшафтов, сущность которого в изучении действия совокупности ландшафтообразующих факторов на биоту, прежде всего на растения, которые, как отмечал еще А. Гумбольдт (1936), массой общего впечатления индивидуализируют местность. Для высокогорий такой подход был впервые применен А.И. Толмачевым (1948), выделившим пять основных типов высокогорных ландшафтов. Следуя этому подходу, нами обосновано выделение комплекса из девяти типов высокогорных природных ландшафтов: альпийский, горно-тундровый, высокогорно-степной, ландшафт кобрезиевников, ландшафт нагорных ксерофитов, горно-пустынный, ландшафт высокогорных холодных пустынь, парамо и ландшафт пуна (Волков, 2006).

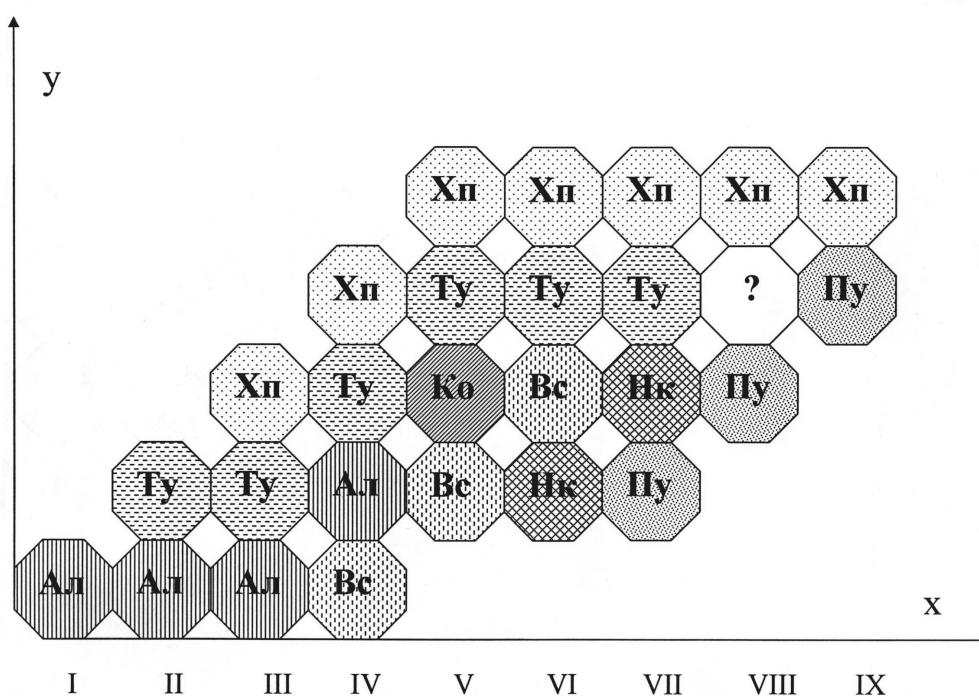
Ведущими компонентами среды при формировании высокогорных ландшафтов являются рельеф и климат. Значение рельефа, безусловно, важно и часто является причиной дифференциации высокогорных ландшафтов, но в данном случае нас больше интересуют плакоры, т.е. экотопы, которые в наибольшей степени свободны от влияния всех факторов, затушевывающих влияние климата на растительность. Определение плакоров в горных странах встречает закономерные трудности, но, на наш взгляд, плакором в горном рельефе следует считать экотоп, на котором развивается наиболее типичный для данной местности климаксовый фитоценоз, соответствующий макроклимату горной системы, хребта или макросклона. Наличие таких участков определяет ландшафтный облик конкретной горной территории. Таким образом, при анализе закономерностей распределения высокогорных ландшафтов основным фактором является климат, зональные особенности которого изменяются с ростом абсолютной высоты над уровнем моря. Поэтому при анализе распределения высокогорных ландшафтов мы будем использовать систему координат, по оси абсцисс в которой будет учитываться рост зональной аридности климата, а по оси ординат – рост абсолютной высоты над уровнем моря (рис.) и, соответственно, значения экологических факторов, определяющих специфику высокогорных сред.

Целью данного построения является познание закономерностей расположения высокогорных ландшафтов в системе увеличения аридности климата и увеличения абсолютной высоты местности.

Редукция колонок высотной поясности в левой части схемы связана с низким положением снеговой линии (например, горы Колхиды) или небольшими относительными высотами горных систем, в то время как по мере увеличения зональной аридности климата влияние высоты снеговой линии на понижение верхней границы высокогорной зоны снижается, что выражается в полночленности колонок высотной поясности в средней части схемы.

Типу поясности, представленному во второй колонке, соответствует поясность, характерная для гумидных районов Алтая, когда высокогорная зона начинается от верхней границы леса и заканчивается различными вариантами тундр. Развитию холодных пустынь может мешать как низкое положение снеговой линии, так и небольшая высота гор. Более полный вариант высотной поясности представлен в третьей колонке.

В семиаридных горах в нижней части поясной колонки появляются высокогорные степи (четвертая колонка), что обычно сопровождается выпадением лесного пояса. В данном случае степные ландшафты непосредственно контактируют с альпийскими, но альпийские ландшафты в поясной колонке обычно не выражены, образуя в верхней части высокогорно-степного пояса комплексный тип, непосредственно контактирующий с горными тундрами, имеющими, по-видимому, гораздо большую степень толерантности в аридных горах по сравнению с мезоморфной луговой растительностью.



Идеализированная схема размещения высокогорных ландшафтов умеренных и субтропических зон Евразии в системе координат увеличения зональной аридности климата (ось x) и абсолютных высот (ось y)
 Ландшафты: Ал – альпийский, Ту – горно-тундровый, Хп – холодные высокогорные пустыни, Ко – кобрезиевники, Вс – высокогорные степи, Нк – нагорные ксерофиты, Пу – горные пустыни

В пятой колонке представлена ландшафтная поясность, характерная для гор Монголии, которые можно рассматривать как центр аридных высокогорий умеренной зоны Евразии (развитию в высокогорьях пустынных ландшафтов препятствуют относительно низкие температуры). Здесь альпийские ландшафты замещаются кобрезиевниками, контактирующими с высокогорными тундрами. На больших абсолютных высотах, где в южных горных системах распространены тундровые ландшафты, преобладание комплекса специфических высокогорных факторов (прежде всего, резкое колебание температур при минимальных температурах вегетационного периода, уменьшение количества осадков и усиление физиологического дефицита влаги в результате преобладания отрицательных температур), по-видимому, определяет преимущество компактных биоморф и миниатюрных растений, мало способных к морфологической дезинтеграции, над стратегией «расползающихся» деревянистых биоморф. Благодаря этому, в горных системах внутриконтинентальной Азии место кустарничковых тундр занимают криофитные подушечники (Волков, 2007).

Шестой тип поясности характерен для субтропических семиаридных гор Средней Азии, в нижней части поясной колонки которых широкое распространение получает ландшафт нагорных ксерофитов, по мере увеличения абсолютной высоты, сменяющийся высокогорными степями.

При дальнейшем увеличении аридности климата степи выпадают из состава поясной колонки как ландшафтный пояс, а нижнюю часть высокогорной зоны занимают горные пустыни, сменяющиеся по мере увеличения абсолютной высоты сообществами нагорных ксерофитов, которые в свою очередь контактируют с тундровидными типами сообществ (седьмой тип поясности). Подобная закономерность распределения ландшафтов характерна для Западного Памира.

При усилении аридности климата пустыни поднимаются на большие абсолютные высоты (до 4200 м над ур. м. на Восточном Памире (Агаханянц, 1981)). На высотном пределе своего распространения полыннотерескеновые пустыни непосредственно сменяются поясом пустынно-подушечных пустынь, которые, по-видимому, нельзя отождествлять с криофитными подушечниками. Так, например, на Восточном Памире, судя по литературным источникам (Станюкович, 1973; Агаханянц, 1981 и др.), подушковидная растительность сильно ксерофитизирована и вполне отвечает названию, данному Р.В. Камелиным (1979) – «криоксерофильные подушечники», что показывает отличия от сообществ криофитных подушечников. Сообщества подушковидных растений Восточного Памира, по-видимому, нельзя отнести и к ксерофитным подушечникам. Вполне вероятно, что за этим типом растительности следует закрепить название «криоксерофильные (или криоксерофитные) подушечники памирского типа» и рассматривать их в рамках ландшафта горных пустынь (Волков,

2006), или в виде особого типа высокогорного ландшафта. На приведенной схеме (в восьмой колонке) этот тип ландшафта обозначен вопросительным знаком.

В самых аридных условиях горные пустыни доминируют по всему высотному профилю, находясь в непосредственном контакте с холодными высокогорными пустынями (девятый тип поясности). Подобная картина наблюдается в Кашгарском Памире и других наиболее аридных горах (преимущественно на склонах южной экспозиции).

Редукция колонок высотной поясности в правой части схемы связана с высокой аридностью климата, в условиях которого зональные пустыни проникают высоко в горы. В таких условиях нижняя часть высокогорной зоны представлена высокогорными пустынями, т.е. фактически видоизмененными высокогорными условиями вариантами зональных пустынь. Высокогорные пустыни проникают высоко в горы и практически сливаются с высокогорными холодными пустынями, в то время как в аридных горах другие типы ландшафтов представлены фрагментарно, занимая неплакорные типы местообитаний.

При анализе схемы можно отметить ряд географических закономерностей, наблюдаемых в распределении высокогорных ландшафтов:

1. Гипсометрически более высокое расположение ландшафтов, показанное в правой части схемы, отражает общее повышение границ высокогорий в субтропической зоне по сравнению с умеренными районами. При этом необходимо учитывать возможность редукции верхней части поясной колонки аридных гор за счет их небольшой высоты.

2. Ландшафты верхней части высокогорной зоны (холодные пустыни, тундры) распространены гораздо шире, чем нижней, что связано со спецификой ландшафтообразующих процессов, определяющих особенности растительного покрова (или его практическое отсутствие на верхнем высотном пределе распространения растений), что проявляется в его сходстве (в том числе и биоморфологическом) в различных областях высокогорной зоны вне зависимости от источников и истории развития флор.

3. В нижней части схемы отражены различия высокогорных ландшафтов, определяющиеся зональными факторами, в относительно небольшой степени трансформируемыми высокогорными условиями.

4. Ландшафты, соседствующие на схеме, как правило, напрямую контактируют в природе, между ними имеются переходы, и, соответственно, флора их может иметь значительную степень сходства, что связано в том числе с комплексностью и мозаичностью растительного покрова. Поэтому при флористическом анализе тундровый ландшафт в левой части схемы может иметь гораздо большее сходство с нижележащим альпийским ландшафтом, чем с тундровыми ландшафтами в правой части схемы.

Вполне закономерно, что расположение высокогорных ландшафтов в высотном профиле и долготном направлении, аналогично смене равнинных ландшафтов в широтном и долготном направлениях. Однако следует учитывать, что «...тип поясности – явление не сугубо современное, строго отражающее современные закономерности распределения физико-географических факторов среды или, тем более, биоты (в строгом соответствии с этими факторами именно в современный период)» (Камелин, 1988: 156). Практически любые территориальные совокупности видов растений обусловлены экологически и исторически, т.е. не только современными экологическими условиями данной территории, но и совокупностью процессов эволюции, расселения и взаимодействия видов растений на той же территории, соседних и весьма удаленных территориях в прошлые геологические эпохи (в иных ландшафтно-климатических и экологических условиях) (Юрцев, Камелин, 1991). Следовательно, не все особенности высотной поясности объяснимы, исходя из анализа современных экологических условий. Кроме того, как отмечает Р.В. Камелин (1998: 155–156), «...тип поясности любых горных территорий и их участков – это обобщение ряда конкретных высотных профилей, всегда индивидуальных и по геоморфологии, и по градиенту климатов и гидрографических характеристик, но, следовательно, и по конкретным проявлениям почвенного и растительного покрова». То есть, каждый конкретный высотный профиль всегда имеет индивидуальные черты, которые могут не соответствовать зональным характеристикам высотной поясности. Предложенная схема отражает общие (географические) особенности формирования высотной поясности в связи с макроклиматом горной системы, хребта или макросклона и имеет теоретическую значимость для понимания закономерностей распределения высокогорных ландшафтов не только по высотному профилю, но и в широтно-долготном пространстве, а также для анализа флорогенеза горных областей, так как сохранение и миграция видов всегда происходит в конкретном ландшафте. Кроме того, отличия в реальном характере поясности от климатически обусловленного позволяют анализировать причины их возникновения, связанные с действием экологических факторов (в том числе антропогенных) и историей развития горной системы.

Литература

- Агаханянц О.Е. Аридные горы СССР. М., 1981. 268 с.
 Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений. Томск, 2006. 416 с.
 Волков И.В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Томск, 2007. 412 с.

- Гумбольдт А. Идеи о географии растений // География растений. М.; Л., 1936. С. 49–70.
 Камелин Р.В. Кухистанский округ горной Средней Азии (ботанико-географический анализ). Л., 1979. 117 с.
 Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.
 Станюкович К.В. Растительность высокогорий СССР. Душанбе, 1973. 309 с.
 Толмачёв А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161–180.
 Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

ОСОБЕННОСТИ БОЛОТООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Волкова Е.М.

Тула, Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого

Северо-восток Среднерусской возвышенности располагается на границе хвойно-широколиственных, широколиственных лесов и лесостепи. Тульская область, приуроченная к этой территории, в силу климатических, геологических, гидрологических и геоморфологических особенностей, характеризуется низкой заболоченностью – болота занимают менее 1% (Торфяные ресурсы..., 2000). Положение на границе разных болотных зон (Кац, 1971; Боч, Мазинг, 1979) свидетельствует о разнообразии болотных экосистем этой территории.

Среди факторов болотообразования наибольшее значение имеют геолого-геоморфологические, обеспечивающие образование отрицательных форм рельефа, которые способны накапливать и удерживать аллювиальные, стекающие поверхностные и выклинивающиеся грунтовые воды. Такие понижения занимают разные площади и образуются как в поймах рек, на их террасах, так и на склонах водораздела.

Наибольшие площади в пределах Тульской области занимают пойменные болота. Они формируются непосредственно в поймах рек, старицах и балках, генетически связанных с поймами. Современный растительный покров формируют эвтрофные фитоценозы с доминированием тростника *Phragmites australis*, осок (*Carex vesicaria*, *C. riparia*, *C. acuta*, *C. appropinquata*), др. Реже представлены березовые (*Betula pubescens*), черноольховые (*Alnus glutinosa*) и ивовые (*Salix cinerea*) формации.

Мезотрофная растительность на пойменных болотах встречается редко и характерна для болот, сформированных на песках долины р. Ока (хвойно-широколиственные леса), где представлена сообществами *Betula pubescens*–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum magellanicum*+*S. angustifolium* и *Betula pubescens*–*Carex rostrata*–*Sphagnum angustifolium*.

До середины прошлого века в центральной части Лупишкинского болота, сформированного в пойме Дона (территория современной лесостепи, Кимовский район), также произрастали виды олиготрофного комплекса: *Pinus sylvestris*, *Calluna vulgaris*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, др. В современном растительном покрове большинство указанных видов отсутствует, что является следствием деградации болота после осушения и частичной выработки залежи. Доминирующими являются тростниковые сообщества.

В генезисе пойменных болот севера Среднерусской возвышенности специфических особенностей не выявлено. Торфяные отложения болот имеют глубину (1–6 м) и образованы только низинными видами торфа. Однако структура залежи болот различна, что позволяет выявить стадии заболачивания и влияние режима реки. В наиболее дренированных условиях образование болот начинается с поселения древесных пород (береза, черная ольха). Застойное увлажнение обеспечивает поселение осок, тростника, видов болотного разнотравья, образующих соответствующие виды торфа. Стабильность водно-минерального питания болот способствует формированию залежи, образованной только одним видом торфа (осоковая, тростниковая, березовая и др. залежи). Напротив, изменение водного режима коррелирует с наличием в залежи разных видов торфа.

Своеобразием пойменных болот лесостепи, несмотря на различия в генезисе, является возможность перекрытия их поверхности аллювиальными (глинистыми или песчанистыми) отложениями и формирование «погребенных торфяников». На эту особенность указывал еще Н.И. Пьявченко (1958). Торфяная залежь обнаруженных в Тульской области торфяников образована древесным (березовым, черноольховым), древесно-травяным, травяным или тростниковым видами торфа. Растительный покров представлен луговыми или рудеральными сообществами.

Болотообразовательный процесс в балках протекает в более обводненных условиях, что обеспечивает формирование черноольшаников. Наиболее крупные балки связаны с долиной Оки. Занимая разные площади и различаясь по глубине торфяной залежи (1–3 м), такие болота развиваются однотипно, о чем свидетельствует наличие в залежи только черноольхового торфа. При сильном обводнении балки заболачивание начинается с формирования травяных сообществ.

Террасные болота встречаются крайне редко и также приурочены к долинам крупных рек (Ока). Они формируются в понижениях песчаных террас, где имеется подстилающий водоупорный глинистый горизонт. Заболачивание начинается с формирования гигрофильных травянистых сообществ, образующих отложения травяного низинного торфа. Постепенно происходит внедрение древесных пород (вначале береза, затем – сосна), однако стадия эвтрофного лесного болота в таких условиях непродолжительна. Поселение сфагновых мхов, осок, пушицы обеспечивает переход к олиготрофной стадии и формирование сообществ *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*–*Ledum palustre*–*Sphagnum angustifolium*, *Pinus sylvestris* (f. *uliginosa* и f. *litwinowii*)–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* и *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* с сосной *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, представленных в современном растительном покрове. Болота мелкозалежные, глубина торфа менее 1 метра. В более пологих и дренированных понижениях террас заболачивание происходит непосредственно по «суходольному» пути, т.е. с образования древесной (сосновой) формации.

Водораздельные болота образуются в понижениях на водоразделе и его склонах и имеют суффузионное и карстово-суффузионное происхождение. Если образующиеся понижения являются результатом процесса карстобразования, то возникающие в рельефе депрессии называют карстовыми. При выстилании их поверхности глинистыми отложениями, возможен болотообразовательный процесс, который зависит от глубины и степени обводнения карстового понижения. Можно выделить 4 пути заболачивания:

1. «Суходольное» заболачивание характерно для неглубоких (до 1 м) понижений, на дне которых в условиях слабого увлажнения поверхностными водами произрастают древесные породы (береза, ольха, ивы), формирующие соответствующие виды торфа.

2. Заболачивание через образование небольших «луж» на дне более глубоких понижений (до 5–9 м), заселяемых обычно гипновыми мхами. В дальнейшем, на слоях гипнового торфа могут поселяться древесные и травянистые растения, сфагновые мхи, что обеспечивает нарастание торфяной залежи.

3. Сплавинное заболачивание свойственно глубоким (до 10 и более метров) и сильно обводненным карстовым понижениям. При этом образование сплавины может протекать по-разному:

а) На поверхности воды первоначально формируется сплавина, образованная опавшими листьями с деревьев окружающих территорий. На такой «подушке» поселяются зеленые мхи и некоторые травы, образующие слои гипнового и травяно-гипнового торфа. По мере увеличения мощности торфяных отложений происходит внедрение новых видов. В результате такого прироста «с поверхности» торфяная залежь постепенно опускается ко дну понижения, нижние ее части отрываются и висят в воде. Структура торфяных отложений при таком способе заболачивания представлена сплавинной (толщина не более 2,5–3 метров), отделившись и «зависшими» в толще воды или накопившимися на дне торфяными остатками.

Динамика растительного покрова рассматриваемых сплавинных болот может быть выражена следующей схемой: «первосплавина» (опавшие листья) ➔ формирование «пионерных» сообществ с участием *Athyrium filix-femina*, *Impatiens noli-tangere*, *Calla palustris* и зеленых мхов ➔ внедрение сфагновых мхов (*Sphagnum squarrosum*, *S. riparium*) ➔ увеличение обилия трав (*Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Carex* sp.) и интенсивный вертикальный прирост сплавины (толщина сплавины не менее 1–1,5 м) ➔ поселение деревьев (*Alnus glutinosa* – при сильном обводнении и богатом водно-минеральном питании; *Betula pubescens* – при обедненном водно-минеральном питании) ➔ ... ➔ изменение трофности питающих вод за счет использования атмосферных осадков в результате увеличения толщины торфяной сплавины, что обуславливает гибель древостоя и внедрение *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium* ➔ увеличение обилия мезо- и олиготрофных видов трав (*Carex rostrata*, *Rhynchospora alba*, *Eriophorum vaginatum*, др.) и видов *Sphagnum* (*S. magellanicum*, *S. fallax*, *S. angustifolium*). Таким образом, по мере развития сплавины происходит увеличение ее толщины, что обуславливает смену сообществ, завершающуюся формированием мезотрофной и мезоолиготрофной растительности (Волкова, Моисеева, 2006).

б) На дне исходно слабоувлажненного понижения формируют сообщество корневищные травы, переплетенные корневища которых образуют «мат». Быстрое заполнение такой депрессии стекающими водами способствует отрыву такого «мата» и он становится сплавинной, плавающей на поверхности воды. Вертикальный прирост торфа и динамика растительности сходны с описанным выше.

Глубокие карстовые провалы, имеющие пологие склоны, могут одновременно заболачиваться разными путями: окрайки – по «суходольному», а центр – по сплавинному пути. При этом, горизонтальный и вертикальный рост сплавины обеспечивают перекрывание торфяных отложений на окрайках и последние оказываются «погребенными» сплавинной. Следовательно, в таких карстовых болотах придонную и сплавинную части залежи формируют торфяные отложения разного генезиса. Сходная структура торфяной залежи возможна и при ином происхождении ее частей. В этом случае на дне понижения в условиях умеренного увлажнения происходит заболачивание по суходольному пути, что обеспечивает формирование целостной торфяной залежи. Накопление стекающих в понижение вод увеличивает его обводненность, что способствует «отрыву» верхних (наименее разложившихся) горизонтов залежи, которые и формируют сплавину. В этом случае залежь является разорванной и состоит из сплавинной и придонной частей, разделенных «линзой» воды, но связанных между собой в происхождении.

Необходимо указать на возможность комбинированного образования сплавины, сочетающего независимое сплавинное заболачивание центра и формирование по окрайкам оторвавшихся от целостной залежи плавней. В результате горизонтального разрастания «центральной» и «окраинных» сплавин происходит образование единой структуры, покрывающей поверхность карстового провала.

На территории Тульской области в ходе многолетних полевых исследований обнаружены карстовые болота различного генезиса. Несмотря на различия в происхождении растительный покров болот разного генезиса сходен. Большинство болот характеризуется эвтрофной растительностью. Мезотрофные и мезоолиготрофные фитоценозы формируются на сплавинных болотах, находящихся на стадии атмосферного питания (*Rhynchospora alba*–*Carex rostrata*–*Sphagnum magellanicum*+*S. fallax*, *Carex lasiocarpa*+*C. rostrata*–*Sphagnum magellanicum*+*S. angustifolium*, *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum magellanicum*+*S. angustifolium*, *Chamaedaphne calyculata*+*Oxycoccus palustris*–*Carex rostrata*–*Sphagnum angustifolium*, *Andromeda polyfolia*–*Sphagnum magellanicum*+*S. angustifolium*, др.). Они являются редкими в регионе и подлежат охране. Сообщества окраек таких сплавинных болот могут быть как эвтрофными, так и мезотрофными, что связано с их генезисом.

На склонах водораздела, перекрытых зандровыми песками, образуются понижения суффозионного происхождения, занимающие незначительные площади. Бедность водно-минерального питания обеспечивает быстрый переход к олиготрофной стадии развития и потому растительность единственного обнаруженного здесь болота «Клюква» (Белевский район) представлена грядово-мочажинным комплексом (1 га). На грядах (шириной 1,5–2 м и длиной 6–7 м) сформированы *Pinus sylvestris*–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum magellanicum*+*S. angustifolium* и *Pinus sylvestris*–*Oxycoccus palustris*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum magellanicum* сообщества. В мочажинах растительность представлена сообществами *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* и *Oxycoccus palustris*–*Sphagnum angustifolium*. Такой комплекс, состоящий из фитоценозов чередующихся гряд и мочажин, в Тульской области находится вблизи южной границы своего распространения.

Строение залежи (2,5 м) показало, что заболачивание началось с формирования травянистых сообществ с участием сосны на дне понижения. Постепенно в растительном покрове снижалась роль древесных пород, возрастало участие гигрофильных трав, сфагновых и гипновых мхов, что привело к образованию вначале травяно-гипнового и травяно-сфагнового низинных, а затем – травяно-сфагнового переходного торфа. В изменившихся условиях появились менее требовательные к питанию сфагновые мхи (*Sphagnum angustifolium*, др.), начала увеличивать обилие пушица, внедрилась сосна, что обеспечило формирование древесно-сфагнового переходного торфа. Продолжающееся обеднение минерального питания вызвало частичную гибель сосны, усиление роли сфагновых мхов (*Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*) и *Eriophorum vaginatum*, что способствовало образованию пушицево-сфагнового верхового торфа, который позже сменился сфагновым верховым. Именно на последнем, залегающем с глубины 20 см, формируется современный растительный покров.

Таким образом, в северо-восточной части Среднерусской возвышенности, несмотря на низкую заболаченность, представлены различные типы болот. Своеобразие территории связано с наличием водораздельных сфагновых болот различного генезиса, находящихся вблизи южной границы распространения и являющихся местообитанием редких бореально-болотных видов и их сообществ, а также с формированием погребенных пойменных торфяников.

Литература

- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 188 с.
 Волкова Е.М., Моисеева Е.В. О развитии сплавинных карстовых болот у пос. Озерный (Ленинский район, Тульская область) // Природа Тульской области (сб. науч. трудов). 2006. Вып. 1. С. 106–114.
 Кац Н.Я. Болота Земного шара. М., 1971. 294 с.
 Пьявченко Н.И. Торфяники Русской лесостепи. М., 1958. 189 с.
 Скворцов А.К. О растительности реликтового болота близ г. Епифани // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 54. Вып. 4. С. 101–104.
 Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации / Под ред. А.А. Сирина и Т.Ю. Минаевой. М., 2001. 190 с.

О РАЗНООБРАЗИИ ВОДНО-БОЛОТНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ ЦЕНТРА СОЕДИНЕННЫХ ШТАТОВ АМЕРИКИ

Волкова Е.М.¹, Аббер Д.²

¹Тула, Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого,

²Эмпория, США, Эмпорийский государственный университет

Центр США располагается между Скалистыми горами и р. Миссисипи. Эта территория характеризуется разнообразием геологических, гидрологических, орографических, климатических и почвенных условий,

что находит отражение в растительном покрове. Различное сочетание указанных факторов способствует формированию разных типов водно-болотных местообитаний.

Приморские лагуны. Обследованы в Техасе на побережье Мексиканского залива (Atascosa National Refuge). Влажность климата, равнинность рельефа и глинистые почвы этой территории способствуют распространению маршей, которые занимают значительные площади на побережьях. Растительный покров сформирован галофитными видами, однако продолжительность затопления соленой водой обеспечивает поясное распределение растительности. Непосредственно вдоль берега, на границе «вода-суша» представлены сообщества *Batis maritima* – *Sesuvium sessile* и *Sesuvium sessile* – *Salicornia virginica*. Наличие водозапасающей ткани позволяет произрастающим здесь видам выносить постоянное затопление солеными водами. При периодическом залипании происходит смена доминирующих видов и формируются *Borrchia frutescens* – *Monanthochloe littoralis*, *Borrchia frutescens* – *Sporobolus tharpii* и *Cressa nudicaulis* – *Borrchia frutescens* сообщества с участием *Salicornia bigelovii*, *Suaeda conferta*, и др. На наиболее удаленных от линии воды и кратковременно заливаемых участках представлены сообщества *Prosopis glandulosa* – *Spartina spartinae*. Плотнотерновинная форма *Spartina spartinae* не благоприятствует внедрению других видов, поэтому видовое разнообразие таких сообществ крайне низкое (5–6 видов). Несмотря на возможность застойного увлажнения в рассматриваемых местообитаниях, формирования торфяных отложений не происходит, что связано с сильной инсоляцией и интенсивным испарением влаги.

Более молодые, в геологическом смысле, территории, покрытые песками, в меньшей степени способны к застойному увлажнению. Кратковременное затопление возможно только в период прилива, что обеспечивает формирование временных водно-болотных местообитаний. Таковые обнаружены на North Padre Island близ побережья Техаса в виде междюнных понижений. Разнообразие растительности связано с микрорельефом и глубиной залегания грунтовых вод. Так, на вершинах дюн доминирует *Andropogon glomeratus*. Диагностом влажных песчаных почв выступает *Hydrocotyle bonariensis* – вид с достаточно широкой экологической амплитудой, формирующий нижний полог травостоя многих междюнных сообществ. Увеличение влажности местообитания сопровождается следующей сменой сообществ: *Andropogon glomeratus*–*Fuirena scirpoidea* ➔ *Fuirena scirpoidea*–*Hydrocotyle bonariensis* ➔ *Eleocharis parvula*–*Hydrocotyle bonariensis* + *Phyla nodiflora* ➔ *Paspalum monostachyum*–*Hydrocotyle bonariensis* ➔ *Typha domingensis*–*Hydrocotyle bonariensis* + *Phyla nodiflora*.

Вдали от побережий, в центральных штатах водно-болотные местообитания представлены постоянными или временными пресноводными озерами. Одним из таковых является Cheyenne Bottoms – Рамсарское угодье площадью около 170 км², расположенное в центре Канзаса. Озеро образовано в понижении, которое подстилается породами мелового возраста, перекрытыми сверху аллювиальными отложениями. В озеро дренируются несколько ручьев (Baune, 1977). Протекающее в течение 20 века постепенное обмеление озера, что связывают с изменением климата (Zimmerman, 1990), способствовало формированию мозаики растительных сообществ, сочетающей участки открытой воды, микроповышения, покрытые растительностью (доминируют рогозовые и камышовые сообщества), и лишенные растительного покрова сухие участки. Соотношение таких элементов микрорельефа в различные годы варьирует, что зависит от климатических показателей года, влияющих, в первую очередь, на обилие рогоза (Aberг и др., 2006). Для выявления разнообразия растительных сообществ Cheyenne Bottoms в 2005 г. была заложена трансекта от берега до водной поверхности в юго-западной части. Проведенные описания и их анализ позволили выявить 5 типов местообитаний.

Окраинная часть представлена камышовым (*Scirpus validus*) фитоценозом с участием *Cyperus acuminatus*, *Eleocharis obtusa*, а также некоторых сорных видов (*Solidago graminifolia*, *Festuca octoflora*, *Solanum americanum*, *Xanthium strumarium*), обусловленных близостью сельскохозяйственных земель. На умеренно заливаемых территориях доминирует *Typha latifolia*. На участках, покрытых водой весной и в начале лета, но сухих в конце лета и осенью, растительность представлена сообществами с доминированием однолетника *Eragrostis reptans* (до 75%). Такие виды, как *Sagittaria latifolia*, *Typha latifolia*, *Echinodorus rostratus* встречаются редко. Сходное сообщество обнаружено вдоль уреза воды, однако доминирующие виды отсутствуют. Около 10% покрытия характерно для *Eragrostis reptans* и *Sagittaria latifolia*. Такая структура сообщества связана с активной динамикой уровня воды в озере и заливанием территории в течение большей части вегетационного сезона. На возвышенных элементах микрорельефа, окруженных участками открытой воды, формируются камышовые сообщества с участием рогоза (*Scirpus validus*–*Typha latifolia*), а в наиболее дренированных условиях – *Solidago graminifolia*–*Phalaris angustata* фитоценозы.

Отложения торфа отсутствуют. Однако бурение озерной глины показало различную долю участия торфяных включений в разных местообитаниях, что коррелирует с современной растительностью. Торфяные включения представлены камышовым и травяным торфом с участием остатков *Cyperus*, *Carex*, *Sagittaria*.

Как видно, центральные регионы США, несмотря на разнообразие типов водно-болотных угодий, характеризуются отсутствием торфяных болот в равнинной части. Это обусловлено как климатическими характеристиками, так и близким к поверхности залеганием известняка, выровненным или слабохолмистым рельефом,

дренирующей способностью рек. Благоприятные условия для торфонакопления формируются только в горах, где образование болот связано с деятельностью ледника. При таянии глыб, отделившихся от ледникового щита, образовались провалы (kettle-holes), имеющие небольшую площадь (от 0,2 до 20 га), округлую или эллиптическую форму и значительную глубину (до 12–20 метров). Дно таких провалов выстлано глинистыми отложениями, что позволяло удерживать стекающие поверхностные и выклинивающиеся грунтовые воды, обеспечивая заболачивание. Торфяные отложения формировались на дне провала или, в случае заполнения провала водой, на его водной поверхности: «bottom up or top down» (Gaudig et al., 2006). Возраст болот варьирует от 5 до 12 тыс. лет (Hulme, Shirriffs, 1995; McGlone et al., 1997; Booth et al., 2004; Rocchio, 2005). Специфика провальных болот, состав торфяных отложений и растительность зависят от географического положения горной системы, ориентации склона, высоты над уровнем моря, глубины депрессии, характера питающих вод и возможности дренажа.

В условиях центра Соединенных Штатов обследованы 2 болота на восточном склоне в южной части Скалистых гор (штат Колорадо, неподалеку национального парка Кучара (Cuchara), между Голубым и Медвежьим озерами). Площадь болот 0,3–0,5 га.

Растительный покров болота Осоковое характеризуется доминированием осоковых и осоково-гипновых сообществ, что связано с застойным увлажнением. В горизонтальной структуре четко выделяются 3 концентрически расположенные части: окраинная, основная и центральная.

Окраинная часть наиболее сухая (УБВ = -3–10 см), здесь произрастают *Picea engelmanni* (высота 6–7 м), *Pentaphylloides floribunda*, *Salix phylicifolia* subsp. *planifolia*, *Calamagrostis neglecta*, *Deschampsia cespitosa*, *Phleum commutatum*, *Psychrophila leptosepala*, *Platanthera dilatata*, *Senecio triangularis*, *Epilobium hornemannii*, *Micranthes odontoloma*, *Veratrum viride*, *Berula erecta* (Weber, Wittmann, 1990). Доминирующими сообществами являются *Calamagrostis neglecta*+*Psychrophila leptosepala* и *Calamagrostis neglecta*+*Carex utriculata*. Растительный покров формируется на древесном низинном торфе высокой (40–70%) степени разложения.

Основная часть болота характеризуется повышенным увлажнением (УБВ = +10 см), благоприятным для формирования осоковых и осоково-гипновых сообществ: *Carex limosa*+*Carex interior*, *Carex limosa*–*Campyllum stellatum*, *Carex limosa*+*Carex utriculata*–*Campyllum stellatum*+*Hypnum pratense*, *Carex interior*+*Carex utriculata*–*Climacium dendroides*. В составе сообществ обнаружены *Carex norvegica*, *C. simulata*, *C. aurea*, *C. microptera*, *C. brunnescens*, *C. buxbaumii*, *C. microglochin*, *Eriophorum angustifolium*, *E. gracile*, *Eleocharis erythropoda*, а также *Drepanocladus aduncus* и *Warnstorfia fluitans*. Торфяные отложения этой части болота представлены осоково-гипновым и осоковым переходными видами торфа (степень разложения 20–45%).

Увлажнение центральной части болота максимально (УБВ = +30 см). В таких условиях формируется сообщество с доминированием *Carex vesicaria* и редким участием *Carex utriculata*. В торфяных отложениях присутствуют только *Carex limosa* и *Drepanocladus aduncus*.

Расположенное в непосредственной близости, но выше по склону, Бобриное болото имеет иную структуру растительного покрова, что связано с возможностью дренирования болотных вод в озеро. Это обеспечило формирование растительности, представленной вейниковыми (*Calamagrostis neglecta*) фитоценозами. Бурение торфяной залежи подтвердило наличие вейникового торфа в различных участках болота, что свидетельствует об однородном характере растительности на предыдущих этапах развития этой экосистемы.

Активность поселившихся бобров, проявившаяся в построении каналов, дамб, запрудов, формировании сухих «островов» с мертвой растительностью, обеспечила появление не только разнообразных микроландшафтов, но и фитоценозов (*Calamagrostis neglecta*+*Carex brunnescens*+*C. utriculata*, *Carex utriculata*+*Calamagrostis neglecta*, *Salix planifolia*–*Carex utriculata*+*Carex microptera* и *Salix planifolia*–*Carex brunnescens*), а также способствовала внедрению видов других фитоценологических групп (*Cardamine cordifolia*, *Rumex altissimus*, *Swertia perennis*, *Parnassia fimbriata*), включая эксплерентов (*Chamerion danielsii*), что увеличило флористическое разнообразие болота.

Таким образом, наиболее редким типом водно-болотных местообитаний для центра соединенных Штатов являются торфяные болота. Их формирование в горах связано с депрессиями ледникового происхождения и зависит от характера водно-минерального питания.

Авторы выражают искреннюю благодарность «Программе Фулбрайт», а также Крегу Фриману (университет Канзаса, Лоренс) за возможность работы в гербарии и Маргарите Бойчук (Институт биологии, Карельский научный центр РАН) за определение мохообразных.

Литература

- Aber J., Aber S., Pavri F., Volkova E., Penner R. II. Small-format aerial photography for assessing change in wetland vegetation, Cheyenne Bottoms, Kansas // Transaction of the Kansas Academy of Science, USA. 2006. Vol. 109, № ½. P. 47–57.
- Bayne C.K. Geology and Structure of Cheyenne Bottoms Barton County, Kansas // State Geological Survey of Kansas Bulletin 211, part 2. University of Kansas publications. 1977. P. 1–12.
- Booth R.K., Jackson S.T., Gray C.E. Paleocology and high-resolution paleohydrology of a kettle peatland in upper Michigan // Quaternary Research. 2004. Vol. 61, № 1. P. 1–13.

- Gaudig G., Couwenberg J., Joosten H. Peat accumulation in kettle holes: bottom up or top down? // *Mires and Peat*. 2006. Vol. 1, article 6 <<http://www.mires-and-peat.net/>>
- Hulme P.D., Shirriffs J. Pollen analysis of a radiocarbon-dated core from North Mains, Strathallan, Perthshire // *Proceedings Society*. 1995. Vol. 115. P. 105–113.
- McGlone M.S., Moar N.T., Meurk C.D. Growth and vegetation history of alpine mires on the Old Man Range, central Otago, New Zealand // *Arctic and Alpine Research*. 1997. Vol. 29. № 1. P. 32–44.
- Rocchio J. Rocky Mountain Subalpine-Montane Fen Ecological System. Colorado State University. 2005. 79 p.
- Weber W.A., Wittmann R.C. Flora Colorado: Eastern Slope, third edition. University Press of Colorado. 1990. 521 p.
- Zimmerman J. L. Cheyenne Bottoms: Wetland in jeopardy. University Press of Kansas, Lawrence, Kansas. 1990. 197 p.

ИССЛЕДОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭТАЛОННЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И САНКТ-ПЕТЕРБУРГА НА ОСНОВЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КАРТОГРАФИРОВАНИЯ

Волкова Е.А., Храмцов В.Н.

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

В последнее десятилетие в связи с резким сужением выхода России в Балтийское море появилась необходимость строительства новых и реконструкции старых морских портов на восточном побережье Финского залива. Для того чтобы свести к минимуму экологический ущерб при реализации новых проектов, необходимо проведение детальных комплексных предпроектных исследований природы прибрежных территорий и акваторий, подвергающихся воздействию. Изучение растительности и создание универсальных геоботанических и оценочных карт – необходимая составляющая комплексных исследований территорий промышленного освоения.

Другим не менее важным направлением работ, требующим разносторонних знаний о природных объектах, является изучение разнообразия этих объектов на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) и оценка их современного состояния. Такие исследования важны не только для целей инвентаризации, но и для разработки научных основ управления природными комплексами ООПТ, а также для обоснования необходимости создания новых особо охраняемых природных территорий.

Цель проведенных исследований состояла в максимально детальной инвентаризации разнообразия растительных сообществ, оценке их современного состояния и выделения наиболее ценных объектов для их сохранения. При этом под охраной природы понимается не только сохранение отдельных биологических компонентов (редких видов растений и животных, редких сообществ), но и поддержание биологического разнообразия в целом как генофонда биосферы, а также сохранение устойчивого ресурсообразования, биологической продуктивности, экологических функций природных систем.

Авторами проведены полевые исследования растительности на 13 модельных (эталонных) территориях в пределах Ленинградской области и Санкт-Петербурга. Наиболее крупные из них имеют площадь 60–80 км². 3 территории расположены в непосредственной близости от проектировавшихся, а в настоящее время построенных морских портов, это – острова Высоцкий и Крепыш в северо-восточной части Финского залива (порт Высоцк), район пос. Карасевка и Ермиловской бухты (порт Приморск) и юго-западная часть Сойкинского полуострова и побережье Лужской губы (порт Усть-Луга). 6 исследованных участков представляют собой особо охраняемые природные территории: региональные комплексные заказники «Березовые острова», «Гладышевский» (часть заказника в черте города), «Юнтоловский»; памятники природы «Комаровский берег», «Дудергофские высоты», «Стрельнинский берег». Еще 4 территории были обследованы с целью обоснования и проектирования новых ООПТ: заказники «Сестрорецкий» (Сестрорецкое болото), «Северное побережье Невской губы», «Западный Котлин»; памятник природы «Елагин остров».

Биота, и прежде всего растительность, – важнейшая составляющая геосистем, по словам В. Б. Сочавы (1979), один из наиболее критических компонентов и, одновременно, важнейший фактор стабилизации геосистем. Экологическая ценность растительности заключается в ее средоформирующем и средозащитном потенциале, в ее способности к сохранению и самовосстановлению коренной структуры, а также в ее уникальности, что важно с позиций поддержания биологического разнообразия территории.

Большая часть исследованных территорий расположена на побережье Финского залива в пределах Прибалтийско-Выборгского и Прибалтийско-Ленинградского геоботанических округов (Геоботаническое..., 1989). Оба округа находятся в подзоне южной тайги. Прибрежные территории представляют собой террасированные равнины, часто с хорошо выраженным склоном литоринового уступа. Для самой низкой (литориновой) террасы характерны сухие сосновые леса на песчаных береговых валах и дюнах. На верхних террасах и на склонах можно встретить различные типы еловых лесов. Значительные площади заняты вторичными мел-

колиственными (березовыми, сероольховыми) лесами; местами сохранились суходольные луга. На исследованных территориях представлены разнообразные типы болотной растительности, а 2 объекта (Сестрорецкое болото и Юнтоловский заказник) являются крупными болотными массивами. Помимо характерных таежных типов растительных сообществ на побережье Финского залива можно встретить участки широколиственного леса из дуба (*Quercus robur*), липы (*Tilia cordata*), ясеня (*Fraxinus excelsior*), которые являются экстразональным реликтовым типом растительности в данном регионе. Широколиственные леса существуют здесь благодаря смягчающему влиянию моря на мезо- и микроклимат прибрежных территорий. Важным элементом растительного покрова побережья Финского залива являются черноольховые (*Alnus glutinosa*) леса, представленные различными типами – от заболоченных гигрофитнотравяных до неморальнотравяных.

Наиболее оригинальны на обследованной территории приморские типы растительных сообществ, не имеющие аналогов вдали от побережий. На мелководье характерны заросли тростника (*Phragmites australis*), клубникамышы (*Bolboschoenus maritimus*) и камыша (*Schoenoplectus tabernaemontani*). На морских террасах можно встретить разнообразные типы литоральных лугов от низкотравных ситниковых (*Juncus gerardii*) и болотницевых (*Eleocharis fennica*, *E. palustris*) до высокотравных (*Valeriana salina*, *Archangelica litoralis*, *Filipendula ulmaria*, *Veronica longifolia*). Низкие аккумулятивные берега заняты литоральными болотами-маршами. На некоторых участках побережья сохранились приморские болота с участием восковника (*Myrica gale*). На песчаных берегах с развитыми дюнными системами распространены своеобразные псаммофитнотравяные сообщества (*Leymus arenarius*, *Lathyrus maritimus*, *Honckenia peploides*; *Festuca arenaria*, *Carex arenaria*) и заросли шиповника морщинистого (*Rosa rugosa*).

Работы проводились в рамках комплексных исследований с применением ландшафтно-географического подхода. Важной составной частью этого подхода является геоботаническое картографирование. Картографический метод – наиболее эффективный в изучении растительности. Карта – это графическая модель, отражающая в зависимости от ее назначения самые различные свойства и признаки пространственной структуры растительности. Чем более полно будет раскрыта и отражена на карте пространственно-временная организация растительности и факторы, ее определяющие, тем более значима она при решении эколого-географических вопросов.

Для всех исследованных участков составлены крупномасштабные (масштаб 1:5 000 – 1:25 000) карты актуальной (современной) растительности. При разработке легенд к картам составлялись сводные таблицы геоботанических описаний с последующей их сортировкой. В основу классификации растительных сообществ положен доминантно-детерминантный подход.

Растительность исследованных территорий представляет собой динамическую систему, состоящую как из коренных (или условно коренных), так и, в значительной степени, из неустойчивых (серийных) сообществ, находящихся на разных стадиях восстановления или деградации. При построении легенд к картам отчасти использовался динамический принцип: кратковременные производные сообщества, в которых наиболее активны восстановительные процессы, подчинялись исходным коренным типам растительных сообществ.

Большая часть производных сообществ показана в легендах к картам в качестве самостоятельных подразделений, т. к. прогнозируемые динамические ряды в действительности не всегда реализуются по ряду причин. Во-первых, из-за частых повторных антропогенных нарушений восстановительные процессы прерываются или сильно замедляются, при этом образуются устойчивые длительнопроизводные сообщества, например, многие типы сосновых и елово-сосновых лесов. Во-вторых, довольно часто (особенно в подзоне южной тайги) можно наблюдать устойчивые сообщества мелколиственных (березовых, сероольховых) лесов без каких-либо признаков восстановления хвойных пород. Обычно это связано со значительными изменениями условий местообитания (например, обогащение почвы и формирование дернового почвенного горизонта в связи с образованием сомкнутого травяного покрова). Существенным является и тот факт, что из-за множества факторов антропогенного воздействия и различного времени проявления этих воздействий возникает и значительное количество типов рядов трансформации (послепожарных, послерубочных, на заброшенных сельскохозяйственных угодьях и др.), в которых можно наблюдать сходные по составу серийные сообщества, являющиеся стадиями различных восстановительных серий (конвергенция растительных сообществ).

На основе универсальных геоботанических карт и сопряженных с ними баз данных составлялись оценочные карты. Оценочное геоботаническое картографирование сводилось к следующим основным направлениям: оценке нарушенности (сохранности) состава и структуры растительности; оценке экологического потенциала растительности; оценке устойчивости растительности к антропогенным воздействиям; оценке ценности (значимости) растительных сообществ, видовых популяций

Оценка нарушенности растительности. Направления, формы и масштабы современных антропогенных воздействий на биоту показывают, что происходит постепенное усиление этого влияния с нарастанием деструкционных динамических процессов. В ряде случаев нарушение коренной структуры растительного покрова приводит к необратимым трансформациям, а последующее развитие к формированию новых

устойчивопроизводных сообществ. В других случаях, когда антропогенное влияние незначительно, факторы воздействия просто препятствуют развитию восстановительной динамики, создавая большое разнообразие временных производных растительных сообществ, образующих ряды антропогенной трансформации. В целом все эти производные сообщества являются важным критерием экологического состояния природных комплексов. Поэтому в настоящее время необходимо уделять внимание разработке вопросов оценки и картографирования нарушенности растительности, понимая под этим степень отклонения существующих ценоотических структур от коренных сообществ под воздействием различных антропогенных факторов. Для всех исследованных территорий были составлены карты факторов антропогенного воздействия и карты нарушенности растительности, на которых отражены 4 градации: слабонарушенная растительность (близкая к коренной), средненарушенная растительность (с изменениями в составе и структуре сообществ), сильнонарушенная (вторичная растительность) и полностью уничтоженная естественная растительность.

Оценка экологического потенциала растительности связана с современными представлениями о многофункциональной средоформирующей, средозащитной и стабилизирующей роли растительных сообществ в природных комплексах, в состав которых они входят. На основании всесторонней оценки функциональной роли растительных сообществ установлены их основные экологические функции: стокорегулирующая, противозерозионная, противодефляционная, фильтрующая, торфоформирующая и др., которые нашли отражение на соответствующих картах.

При **оценке устойчивости** растительности к различным антропогенным воздействиям учитываются свойства растительных сообществ сохранять или быстро восстанавливать состав и структуру при этих воздействиях. В этом направлении были разработаны карты устойчивости растительности к пожарам. На основании стандартной лесохозяйственной шкалы пожарной опасности выделено 5 классов пожароустойчивости – способности растительных сообществ противостоять воздействию пожара.

Оценка наиболее значимых биоценозов проводилась экспертным путем. Для растительного покрова принимались следующие критерии: существование на данной территории коренных растительных сообществ; наличие редких растительных сообществ; произрастание охраняемых и редких видов растений; эстетическая ценность растительных сообществ и ландшафта в целом. Эти критерии суммировались с фаунистическими критериями, таким образом проводилось ранжирование биоценозов по степени ценности и на этом основании разрабатывалась легенда к соответствующим картам.

Детальные комплексные исследования, проведенные на разных территориях, можно принять за «нулевую точку отсчета», а сами территории считать эталонными для последующего изучения динамики природных комплексов. Все карты составлены с применением геоинформационных технологий и поддержаны электронными базами данных, что создает основу для последующего мониторинга с целью выявления тенденций дальнейшего развития природных комплексов в районах интенсивного промышленного развития и на особо охраняемых природных территориях.

Результаты исследований опубликованы в серии коллективных монографий.

Литература

- Волкова Е.А., Храмцов В.Н., Исаченко Г.А., Бубличенко Ю.Н., Бубличенко А.Г., Макарова М.А. Комплексное картографирование природной среды побережья Финского залива (район Лужской губы). СПб., 2001. 140 с.
 Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.
 Дудергофские высоты – комплексный памятник природы. СПб., 2006. 144 с.
 Комаровский берег – комплексный памятник природы. СПб., 2004. 92 с.
 Природа Елагина острова. СПб., 2007. 108 с.
 Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Березовые острова (Финский залив) СПб., 2007. 368 с.
 Природная среда побережья и акватории Финского залива (район порта Приморск). СПб., 2003. 128 с.
 Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск. 1979. 190 с.
 Стрельнинский берег – комплексный памятник природы. СПб., 2005. 56 с.
 Юнтоловский региональный комплексный заказник. СПб., 2005. 202 с.

ДАУРИЯ И ЕЕ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

Галанин А.В., Беликович А.В., Галанина И.А.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

Даурия рассматривается как подобласть Восточно-Азиатской ботанико-географической области, включающей несколько подобластей: Манчжурскую, Южно-Охотскую, Сахалино-Хоккайдскую, Сихотэ-Алинскую и Корейско-Хасанскую. В пределах Даурской подобласти выделены следующие ботанико-гео-

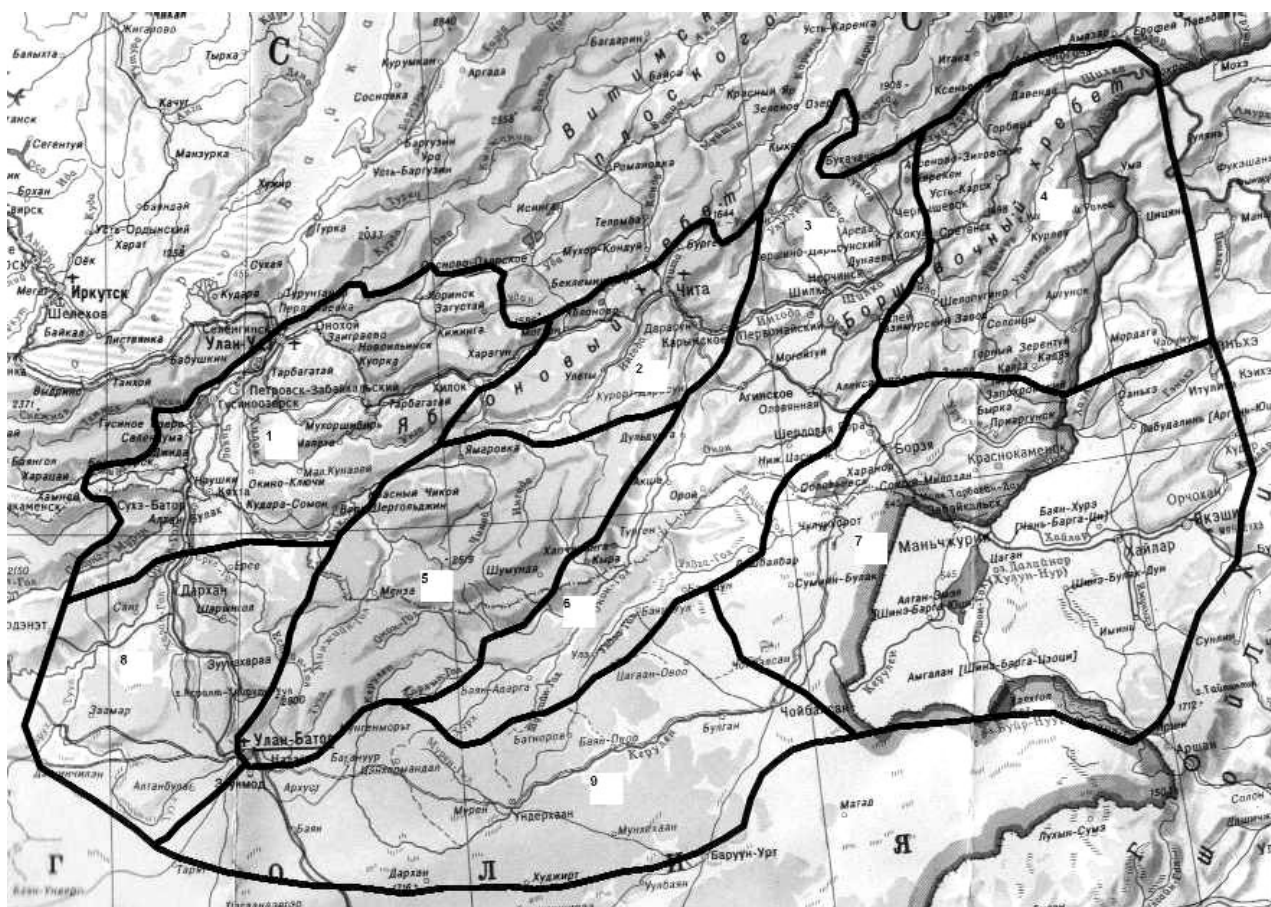
графические провинции: Селенгинская, Яблоновая, Ононская, Нерчинская, Аргунская, Орхонская, Хэнтейская, Керуленская, Восточная. Особенностью растительности Даурии являются два типа растительности – харганат и даурская прерия. Видовой эндемизм флоры Даурии оказался выше, чем считалось ранее. Даурия – это территория к востоку от Байкала и горной системы Хангая и к западу от горной системы Большого Хингана. С севера на юг Даурия простирается от истоков рек Хилок и Нерча в России до правобережья реки Керулен в Монголии. Даурия включает южную часть Читинской области, Агинский Бурятский автономный округ, юго-восток Бурятии, северо-восток Монголии и западный макросклон Большого Хингана на территории Китая. Даурия – это суша, которая не опускалась ниже уровня океана по крайней мере с мезозоя, именно тогда она была сформирована как складчатая страна с определенной ориентацией горных хребтов и межгорных понижений. В мезозое район пережил этап активного складчатого горообразования, когда в результате тектонических движений в режиме сжатия образовалось Хэнтейское поднятие. Оно существовало в течение всего мезозоя и палеогена, а в неогене четко оформилась его сводовая, точнее сводово-глыбовая морфоструктура (Предбайкалье и Забайкалье, 1965).

С мезозоя регион развивался в геологическом отношении как единое целое: в нем шли процессы складкообразования, вулканическая деятельность, седиментация песков на дне озер, сводовое поднятие, осушение озер, формирование многолетней мерзлоты. В третичном периоде началась аридизация климата Даурии, которая продолжается вплоть до современности. В плейстоцене произошло похолодание, приведшее к оледенению наиболее высоких горных сооружений. Сегодня Даурия – это регион с ультраконтинентальным климатом, но подверженный влиянию тихоокеанского муссона.

Даурские степи относили то к лугово-степному низкогорью, то к сухим степям, то к пустынным степям, то к самостоятельному центральноазиатскому классу настоящих степей. В.Б. Сочава обозначил степи Онон-Аргунья как формации монголо-даурской фратрии степного типа растительности (Сочава, 1964). Хорошо известно и общепринято ботанико-географическое районирование Центральной Азии В.И. Грубова (1959), согласно которому граница между Центрально-Азиатской подобластью Средиземноморской пустынно-степной ботанико-географической области и Восточно-Азиатской подобластью Бореальной области проходит в 100–200 км южнее г. Улан-Батор, затем идет на северо-восток, незначительно выходя на юго-восток Читинской области. В пределах монгольской части Даурии В.И. Грубов выделяет следующие округа: Хэнтейский горно-таежный, Монгольско-Даурский горно-лесостепной, Средне-Халхасский степной, Восточно-Монгольский степной и Прихинганский горно-степной. В российской части Даурии хорошо известно ботанико-географическое районирование Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1979), которые здесь выделяет провинции: Бурятию Степную, Даурию Яблоновую, Даурию Ононскую, Даурию Аргунскую и Даурию Южную.

Наши исследования, которые проводились в российской и монгольской частях Даурии в течение ряда лет, с 1982 по 1984 и с 2000 по 2007 гг., позволили собрать большой гербарный материал сосудистых растений (более 30000 листов) и лишайников (более 4000 пакетобразцов). Было составлено свыше 1000 геоботанических описаний, заложено и описано 98 постоянных пробных площадей в разных высотных поясах растительности и в разных провинциях Даурии. Обработка этого материала показала, что в пределах Даурии границы ботанико-географических подразделений проходят несколько иначе (рис.).

Для Даурской подобласти (Галанин, Беликович, 2006) характерны два своеобразных типа растительности – харганат (заросли низкорослых деревьев и кустарников на сухих каменистых склонах южных экспозиций) и даурская прерия (своеобразные растительные сообщества, в которых устойчиво сочетаются травянистые ксерофиты и травянистые мезофиты, встречающиеся на сухих надпойменных террасах рек и пологих склонах гор южных экспозиций). В сообществах харганата (Беликович, Галанин, 2005) доминируют древесные растения – низкорослые деревья (*Armeniaca sibirica*, *Ulmus pumila*, *U. macrocarpa*, *Malus pallasiana*) и кустарники (*Spiraea aquilegifolia*, *S. pubescens*, *Ribes diacanthum*, *Pentaphylloides parviflora*, *Cotoneaster melanocarpus* и др.). Эти сообщества в ландшафте в пределах степного и лесостепного поясов занимают крутые каменистые и скалистые склоны южной и юго-восточной экспозиций, явно тяготея к выходам глинистых сланцев и известняков и избегая граниты и гранито-гнейсы. Высота деревьев и кустарников харганата обычно не превышает 1,5–2 м, они часто страдают от пожаров, однако отлично возобновляются и быстро отрастают в виде корневой поросли. У ильма крупноплодного имеется превосходное приспособление переносить пожары. На его веточках в условиях частых пожаров образуются крылатые пробковые выросты, предохраняющие образовательные ткани от высокой температуры. Травянистые растения в харганате не образуют сплошного покрова. Чаще всего они встречаются в виде отдельных куртин с проективным покрытием оснований менее 30–40%. В составе харганатов встречаются: *Filifolium sibiricum*, *Lespedeza davurica*, *Pulsatilla turczaninowii*, *Gypsophila davurica*, *Galium verum*. С увеличением крутизны склона и каменистости почвы повышается роль таких видов, как *Patrinia rupestris*, *Saussurea salicifolia*, *Potentilla tanacetifolia*, *Artemisia gmelinii*, *Chenopodium* spp., *Polygonatum sibiricum*, *Carex* cf. *pediformis*, *Amethystea coerulea*.



Даурская ботанико-географическая подобласть и ее деление на провинции

Обозначения: 1 – Селенгинская, 2 – Яблоновская, 3 – Нерчинская, 4 – Аргунская, 5 – Хэнтейская, 6 – Ононская, 7 – Восточная, 8 – Орхонская, 9 – Керуленская

Даурская прерия (Камелин, 1987; Галанин, Беликович, 2006) представляет собой оригинальное сочетание настоящих травянистых ксерофитов, мезофитов и мезо-ксерофитов. В период сухого лета в экосистеме активны ксерофиты, рост и развитие которых осуществляется за счет запаса питательных веществ, накопленных в корневищах. В период влажного лета сильно активизируются мезофиты. Смесь ксерофитов и мезофитов в одном сообществе на одном участке – характерная особенность даурской прерии. Здесь встречаются мезофиты: *Potentilla acervata*, *P. tanacetifolia*, *P. fragarioides*, *P. bifurca*, *Sanguisorba officinalis*, *Artemisia tanacetifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Polygonum divaricatum*, *P. alopecuroides*, *Anemone crinita*, *Geranium vlassovianum*, *Astragalus dahuricus*, *Fragaria orientalis* и др. Из ксерофитов можно назвать: *Galium verum*, *Leontopodium conglobatum*, *Stellera chamaejasme*, *Bupleurum sibiricum*, *Filifolium sibiricum*, *Heteropappus altaicus*, *Scabiosa comosa*, *Veronica dahurica*, *V. linarifolia*, *Artemisia frigida*, *Adenophora stenanthina*, *Stipa baicalense* и др.

Облик этой прерии в начале лета бурый, зелень едва пробивается и плохо видна среди прошлогодней ветоши. Но в августе, когда тихоокеанский муссон приносит дожди, даурская прерия превращается в разноцветный ковер. В ландшафте даурская прерия занимает высокие сухие участки надпойменных террас, сложенных галькой с примесью песка, а также щебнистые и мелкокаменистые склоны гор южной и юго-восточной экспозиций. Видовой состав даурской прерии, особенно состав доминирующих видов растений, может изменяться в зависимости от крутизны склона, размера камней и щебня, содержания в субстрате мелкозема, характера материнской горной породы. То, какие виды в прерии будут доминировать, в значительной степени определяется и ценотическим фактором, а конкретнее – тем, какие виды окажутся победителями в процессе многолетней конкуренции за воду и минеральные вещества.

Для Даурии характерен своеобразный ультраконтинентальный климат с холодной малоснежной зимой и жарким летом, сухим в первую половину и достаточно влажным во вторую половину и в начале осени. Здесь происходят циклические вековые изменения климата, которые приводят к перестройкам в растительном покрове. Миграции видов и их сообществ, скрещивание видов из разных географических элементов сти-

мулируют автохтонное видообразование. Видовой эндемизм флоры Даурии значительно выше, чем принято считать в настоящее время. Нестабильность погодных условий от года к году и вековые колебания аридности-гумидности климата в Центральной Азии приводят к тому, что процессы конкуренции никогда не успевают привести к вытеснению из растительных сообществ многих видов, сообщества остаются многовидовыми. Действительно, в сырые годы конкурентно способнее оказываются растения мезофиты, а в сухие – растения ксерофиты. Высокое таксономическое разнообразие даурской прерии говорит о том, что условия здесь в высшей мере нестабильны на протяжении длительного времени.

Степной пояс занимает высоты до 600–700 м н. у. м. В пределах этого пояса встречаются ковыльные и разнотравно-злаковые степи, даурские прерии, разнотравные и разнотравно-злаковые (полевицевые) луга. По берегам ручьев и рек здесь встречаются ивняки. Наиболее широко распространены разнотравные сообщества. В этих сообществах содоминируют *Galium verum*, *Bupleurum scorzonrifolium*, *Lespedeza hedyaroides*, *Filifolium sibiricum*, *Potentilla acervata*, *P. tanacetifolia*, *Scutellaria baicalensis*, *Schizonepeta multifida*, *Adenophora gmelinii*, *Gypsophila davurica*. Как правило, в сложении травостоя участвуют злаки – *Stipa baicalensis*, *Achnatherum sibiricum*, *Poa* cf. *attenuata*, *Carex* cf. *pediformis*.

Лесостепной пояс, или, точнее, пояс экспозиционной лесостепи занимает районы низкогорий с высотами до 1400 м н.у.м. Здесь наблюдается четкая приуроченность сосновых и лиственнично-березовых лесов к склонам северных экспозиций, а даурских прерий, разнотравно-злаковых и ковыльных степей – к склонам южных экспозиций. Сосновые леса распространены на склонах, сложенных гранитами, гранитогнейсами и песчаниками, а лиственничные – на склонах, сложенных глинистыми сланцами и известняками. В долинах рек здесь широко распространены тополевые, тополево-лиственничные, яблонево-черемуховые леса, ивняки и черемушники. Нередки здесь и разнотравно-злаковые луга, встречающиеся по дну широких распадков и на относительно сырых участках надпойменных террас рек и ручьев.

Нижний лесной пояс простирается до высот 1600–1700 м н.у.м. В пределах этого пояса преобладают лиственничные и лиственнично-березовые леса, реже встречаются сосновые леса, которые жестко приурочены к гранитам. Даурские прерии здесь встречаются изредка на крутых склонах южной и юго-восточной экспозиции и занимают небольшие участки среди леса. В долинах рек в поймах обычны тополевые и тополево-лиственничные леса, ивняки, черемушники. Для долин рек и днищ широких распадков характерны заросли кустарниковой березки (*Betula fruticosa*, *B. humilis*) и кустарниковой ивы (*Salix divaricata* subsp. *nova*). Разнотравные и разнотравно-злаковые луга в этом поясе встречаются спорадически в поймах среди ивняков и тополельников.

Верхний лесной пояс в горах Хэнтя занимает высоты от 1700 до 2000 м н.у.м. Здесь господствуют кедрово-лиственничные, лиственнично-кедровые (*Larix dahurica*, *Pinus sibirica*) и кедровые леса. Изредка в долинах ручьев в составе кедрово-лиственничных и кедровых лесов встречается ель (*Picea obovata*) и еще реже – пихта сибирская (*Abies sibirica*). В поймах ручьев в местах образования зимой наледных полей в верхнем лесном поясе широко распространены ивняки и ерники, а также заросли кустарничков (*Salix saxatilis*, *Vaccinium uliginosum*).

Гольцовый, или горнотундровый пояс в горах Хэнтя занимает высоты выше 2000–2100 м н.у.м. Здесь преобладают эпилитно-лишайниковые пустыни на каменных россыпях, а также кустарничковые (*Dryas oxyodontha*) и разнотравно-кустарничково-лишайниковые тундры на щебнистых и щебнисто-каменистых участках. Разнотравные альпийские лужайки в гольцах Хэнтя редки и приурочены к берегам ручейков, стекающих со склонов на нагорные террасы.

Предложенное в данной статье районирование Даурии, разумеется, является первым приближением. Оно будет уточняться по мере обработки собранного материала.

Литература

- Галанин А.В., Беликович А.В. Даурия как подобласть Манчжурской ботанико-географической области // Комаровские чтения. Владивосток, 2006. Вып. 53. С. 9–31.
- Беликович А.В., Галанин А.В. Забайкальский харганат как тип растительности // Комаровские чтения. Владивосток, 2005. Вып. 52. С. 98–126.
- Галанин А.В., Беликович А.В., Галанина И.А. Отражение векового климатического ритма в растительности охраняемых территорий российского Дальнего Востока // Доклады международного APN-START Симпозиума по изучению глобальных изменений в Северо-Восточной Азии, Владивосток, 7–8 октября 2002. Владивосток, 2005. С. 124–138.
- Грубов В.И. Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л., 1959. 77 с.
- Камелин Р.В. Флороцено типы растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1580–1594.
- Мальшев Л.И., Пешикова Г.А. Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск, 1979. 536 с.
- Предбайкалье и Забайкалье / Отв. ред. В.С. Преображенский, М.И. Помус, В.Б. Сочава. М., 1965. 492 с.
- Сочава В.Б. Онон-Аргунская степь как объект стационарных физико-географических исследований // Алкучанский Говин. М.; Л., 1964. С. 3–23.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЭТАЛОННЫХ БОЛОТ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ ПЕЧОРЫ

Гончарова Н.Н.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

В бассейне р. Печоры сосредоточены обширные площади болот. Особенно сильно заболочен бассейн Средней Печоры, где болота занимают до 40% территории. Исследования болот бассейна среднего течения р. Печоры, которые проводили в прошлом веке (Кац, 1928; Цинзерлинг, 1929; Никонов, 1953 и др.) носили рекогносцировочный характер. Р.Н. Алексеевой (1971, 1972, 1988) дана общая характеристика растительности разных типов болот этого района. Детальные флористические и геоботанические исследования на болотах региона не проводились. До сих пор остаются неизученными или требуют более тщательного изучения огромные площади болот. Целью данной работы является комплексное ботаническое изучение эталонных, т. е. наиболее типичных, болот бассейна с использованием современных материалов дистанционной съемки.

Полевые исследования проводили методом маршрутного геоботанического профилирования, вне профиля закладывали временные пробные площади (ВПП). На профилях и ВПП проводились геоботанические описания растительных сообществ по общепринятой методике на пробных площадях размером 100 м². Если площадь была менее 100 м², то описание проводили в естественных границах сообщества (Полевая геоботаника, 1959; Шенников, 1964). Участки закладывали в типичных частях фитоценозов, а в комплексах описывали отдельно слагающие их фитоценозы по элементам микрорельефа (Методы исследований..., 1991). Для ориентировки и первой (долевой) наметки объектов и маршрутов исследований использовали топографические карты и аэрофотоснимки. На наиболее сложных массивах и системах осуществлялся обход всех участков, дешифрирование растительного покрова которых вызывало сомнение.

Использование космоснимков, аэрофотоснимков и наземные исследования позволили нам выявить характерные черты растительного покрова основных типов болот в среднем течении р. Печоры. В исследованном районе преобладают обширные болотные системы. Основными болотными массивами, образующими одно- и разнотипные системы, являются верховые и аапа, реже – низинные. Они различаются по условиям водно-минерального питания, флористическому составу, структуре растительного покрова и др. Ниже рассмотрим состав и структуру растительного покрова трех болот разных типов, которые мы рассматриваем как эталонные для данной территории.

Верховое болото

Болото Побельнича-Нюр, площадью 1801 га, расположено на озерно-аллювиальной водораздельной равнине, водоприемниками являются р. Печора, ручьи Егор-Шор и Савва-Шор. Оно является однотипной болотной системой, состоящей из 2 выпуклых олиготрофных сфагновых верховых массивов, на которых четко выделяются все структурные элементы верховых болот: окрайка – склон – вершина.

Окрайки имеют ровный или кочковато-топяной микрорельеф. Ровные участки заняты осоково-сфагновыми сообществами с гомогенной структурой. В них господствуют *Carex rostrata* или *C. lasiocarpa* (среднее ПП 50%) и *Sphagnum fallax* – в напочвенном покрове. С меньшим обилием растут *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex pauciflora*, *Oxycoccus palustris* и некоторые другие (встречаемость более 50%). Краевые кочковато-топяные участки имеют мозаичную структуру растительного покрова. Для них характерно чередование кустарничково-сфагновых, кустарничково-пушицево-сфагновых, кустарничково-морошково-сфагновых и кустарничково-осоково(*Carex pauciflora*)-сфагновых сообществ на повышениях и осоково(*Carex pauciflora*, *C. globularis*)-сфагновых, пушицево-сфагновых фитоценозов межкочечных понижений. Из них только фитоценозы с господством *Carex globularis* приурочены непосредственно к самому краю болота. Часто в этих сообществах произрастает *Pinus sylvestris* (высота 1–7 м, сомкнутость 0,1–0,2), но ярус она образует редко. Единичны *Picea obovata* и *Betula pubescens*. Травяно-кустарничковый ярус всех сообществ имеет сходный видовой состав, но обилие видов значительно варьирует. Далее, по мере удаления от края болота, кочковатые участки сменяются кочковато-топяными и грядово-мочажинными комплексами. Гряды занимают 50–60%, реже 30% площади. Они высокие (45–65, до 80 см высотой), ширина и длина значительно варьируют (от 3 до 10 м и 40 и более 200 м соответственно). Растительность гряд довольно однородна и представлена кустарничково-сфагновыми и морошково-сфагновыми сообществами. Из деревьев встречается только *Pinus sylvestris* (высотой до 8 м). В большинстве случаев это полидоминантные фитоценозы с согосподством в травяно-кустарничковом ярусе нескольких видов (*Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum* и *Rubus chamaemorus*, суммарное ПП 65–85%). Реже один из этих видов преобладает над другими (ПП 25–30%). Так же постоянны, но менее обильны, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Drosera rotundifolia*. В напочвенном покрове всех гряд господствует *Sphagnum fuscum* (ПП 70–100%), часто совместно с этим видом произрастают *Polytrichum strictum*, *Mylia*

anomala и некоторые лишайники – *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina* и *Cetraria islandica*. Межгрядовые пространства труднопроходимы и сильно обводнены (УБГВ -10 – +2 см). Преобладают малопродуктивные мочажинки (5–7 видов) с сильно разреженным травяно-кустарничковым ярусом (ПП до 30%). В понижениях отмечены фитоценозы с господством *Carex limosa* и/или *Scheuchzeria palustris* в травяно-кустарничковом ярусе и *Sphagnum balticum* – в напочвенном покрове. В некоторых мочажинах происходит процесс деградации мохового покрова и формирование озерков. На таких участках роль *Carex limosa* и *Scheuchzeria palustris* заметно снижается, и их место занимают *Trichophorum caespitosum*, *Rhynchospora alba* и *Drosera anglica*. В напочвенном покрове сфагновые мхи замещаются печеночными. Единично в мочажинах произрастают *Oxycoccus microcarpus*, *Eriophorum russeolum*, *E. vaginatum*. Грядово-мочажинные комплексы сменяются некомплексным участком – это вершина болота. Это самая высокая и самая «сухая» часть верховых болот. Растительность ее кустарничково-сфагновая, видовой состав такой же, как и на грядах.

Аапа болото

Болото без названия, болотный заказник «Аранецкий», площадью 950 га, расположен на правобережной террасе р. Печора. В результате дешифрирования аэрофотоснимков и наземных исследований выявлено, что данный массив является классическим аапа болотом, с грядово-мочажинно-озерковой центральной частью и периферийным грядово-мочажинным олиготрофным комплексом. Поверхность болота вогнутая, сток направлен от окраев к центру. На окраях и прилегающих к лесным островам участках характер микрорельефа кочковатый или грядово-мочажинный. Растительность олиготрофная и не отличается большим разнообразием. Повышения преобладают (более 60%) над отрицательными формами микрорельефа. На кочках и грядах распространены кустарничково-сфагновые, кустарничково-морошково-сфагновые и морошково-сфагновые сообщества. В некоторых из них встречаются отдельностоящие деревья (*Pinus sylvestris*), высотой до 6 м. Растительность мочажин представлена шейхцеро-сфагновыми и осоково(*Carex limosa*)-сфагновыми сообществами. Растительный покров сильно разрежен (общее проективное покрытие ОПП 10–20%). В отличие от типичных мочажин, здесь наряду с *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Drosera anglica*, *Eriophorum russeolum*, периодически встречаются виды, более требовательные к трофности субстрата и обычные для мочажин-римпи (*Carex paupercula*, *Menyanthes trifoliata* и др.). Из мхов в мочажинах доминирует *Sphagnum balticum*; в условиях большой обводненности – *S. majus*. На небольшом протяжении, вдоль края массива, встречаются пятна мезотрофных гомогенных сообществ с господством в травяно-кустарничковом ярусе *Carex rostrata* (ПП 40–60%), а в напочвенном покрове *Sphagnum fallax*. В таких фитоценозах, как правило, много *Oxycoccus palustris*.

Гряды центральной части невысокие (10–30 см), шириной 2–4 м, длиной более 100–150 м, мелкокочковатые с мозаичным растительным покровом. Самыми распространенными на них являются мозаичные кустарничково-травяно-сфагновые сообщества. К микроповышениям приурочены *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata* и *Drosera rotundifolia*, а между ними произрастают *Carex chordorrhiza*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum russeolum*. Мочажинно-римпи и озерки занимают более 70% комплекса, в центре его они непроходимы, сильно обводнены (УБГВ -6 – +4 см). Значительные площади заняты шейхцеро-сфагновыми сообществами, с участием *Menyanthes trifoliata*, *Carex paupercula*, *Trichophorum caespitosum*, *Drosera anglica*, *Equisetum fluviatile*, *Utricularia intermedia* (местами ПП до 15%). Примерно 30% – это римпи, с вахтовыми и осоковыми(*Carex paupercula*) фитоценозами. Участки с доминированием пухоносных сообществ (*Trichophorum caespitosum*) распространены несколько реже. Все перечисленные растения могут расти и по краям более глубоких озерков, образуя 0,2–1,0-метровые бордюры. В моховом покрове понижений попеременно доминируют то сфагновые, то бриевые мхи. В качестве доминантов выступают *Sphagnum papillosum*, *Warnstorfia fluitans*, *W. exannulata*, *Sphagnum jensenii* и др., а также печеночные мхи.

Низинное болото

Болото Усьва-Нюр, площадью 6583 га. Расположено на правобережной второй, частично третьей надпойменных террасах р. Печора. Водоприемники – реки Марушиха, Белый-Ю и ручьи. Болото Усьва-Нюр представляет собой сложную систему, состоящую из нескольких аапа и низинного массивов. Массивы отделены друг от друга участками переходной болотной растительности, либо заболоченными лесными островами. Центральная часть системы представляет собой типичный низинный массив. Для него характерен мелкокочковатый или равнинный микрорельеф и богатый видовой состав. Здесь распространены кустарничково-разнотравно-сфагновые, разнотравно-сфагновые, разнотравные сообщества, характерные для низинных болот. В травяно-кустарничковом ярусе господствуют или согосподствуют различные виды трав, из них в качестве доминантов могут выступать *Comarum palustre*, *Carex paupercula*, *C. lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile* и *Menyanthes trifoliata*, реже *Rumex acetosa*. Также, в большинстве фитоценозов произрастают *Epilobium palustre*, *Galium uliginosum*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Eriophorum polystachion*, виды р. *Salix* и *Utricularia intermedia*. Единично отмечены *Ligularia sibirica*, *Carex chordorrhiza*, *Cicuta virosa*, *Eriophorum gracile*, *Lemna minor*. Из кустарничков в большинстве сообществ произрастает только *Betula nana*. Остальные виды

(*Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata* и *Oxycoccus palustris*) приурочены только к микроповышениям мозаичных кустарничково-разнотравно-сфагновых фитоценозов. Напочвенный покров отсутствует или образован бриевыми мхами (*Calliergon giganteum*, *Straminergon stramineum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Warnstorfia fluitans* и др., среднее ПП 30%). Сфагновые мхи занимают подчиненное положение и приурочены, в основном, к повышениям микрорельефа.

Окрайки болота и прилегающие к лесным островам участки менее обводнены. Они часто облесены *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*. Микрорельеф равнинный или мелкокочковатый. Здесь распространены кустарничково-сфагновые, кустарничково-пушицево-сфагновые и осоково-сфагновые сообщества, отличающиеся только видом-доминантом в травяно-кустарничковом ярусе. В травяно-кустарничковом ярусе кустарничково-сфагновых и кустарничково-пушицево-сфагновых сообществ наиболее обильны *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata* и *Eriophorum vaginatum*, в осоково-сфагновых – *Carex lasiocarpa* и *C. rostrata*. Помимо этих видов постоянны *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus palustris*, последняя местами довольно обильна. В напочвенном покрове господствуют *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum* и *S. fallax*.

В заключение отметим, что начиная с работ Ю.Д. Цинзерлинга и Н.Я. Каца бассейн Средней Печоры рассматривался как регион сосредоточия болотных массивов аапа типа. Наши исследования говорят о том, что как повсюду в пределах северной и средней тайги на Русской равнине здесь преобладают 2 типа: сфагновые олиготрофные грядово-мочажинные верховые и травяно-гипново-сфагновые евтрофно-мезотрофные аапа. Значительно реже встречаются крупные травяные и травяно-моховые низинные болотные массивы. Все 3 типа болотных массивов часто образуют сложные болотные системы.

Литература

- Алексеева Р.Н. Общая характеристика болот бассейна средней Печоры // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1971. № 23. С. 77–81.
- Алексеева Р.Н. Евтрофные болота Средней Печоры // Изв. Коми фил. Геогр. о-ва СССР. Сыктывкар, 1972. Т. 2. № 4 (14). С. 51–57.
- Алексеева Р.Н. Болота Припечорья. Л., 1988. 136 с.
- Кац Н.Я. О типах олиготрофных сфагновых болот европейской России и их широтной и меридиональной зональности // Тр. Ботан. науч.-исслед. ин-та при физ.-мат. фак. М., 1928. С. 1–60.
- Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л., 1991. 128 с.
- Никонов М.Н. Торфяники Средней Печоры // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1953. Т. 13. С. 148–157.
- Полевая геоботаника / Под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л., 1959. Т. 1. 444 с.
- Цинзерлинг Ю.Д. Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры // Изв. Гл. бот. сада СССР. Л., 1929. Вып. 1–2. С. 95–128.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 412 с.

ВЛИЯНИЕ ЗООГЕННОЙ И ФИТОГЕННОЙ МОЗАИЧНОСТИ НА ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВЛАЖНЫХ ЛУГОВ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Горнов А.В.^{1,2}

¹Брянская область, Заповедник «Брянский лес»

²Москва, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

Мозаичность – неоднородность горизонтального сложения фитоценозов (Миркин и др., 1989). Одним из первых мозаичность лугов заметил А.П. Шенников (1921). В дальнейшем она стала объектом исследования многих авторов (Ярошенко, 1931, 1958; Раменский, 1937, 1938; Лавренко, 1952; Левина, 1958; Дымина, 1985 и др.). Мозаичность обусловлена разными причинами: фитогенными, зоогенными, экотопическими и антропогенными (Работнов, 1974, 1978). Цель работы – установить влияние зоогенной и фитогенной мозаичности на флористическое разнообразие лугов Неруссо-Деснянского Полесья.

Материал собран в 2006–2007 гг на влажных травяно-гипновых лугах Неруссо-Деснянского Полесья (юго-восточная часть Брянской области). В ботанико-географическом плане район принадлежит к Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность ..., 1980).

Для установления влияния зоогенной и фитогенной мозаичности на флористическое разнообразие лугов делались геоботанические описания травяного покрова муравейников, осоковых кочек и участков между ними. Такие участки далее называются фоновыми. Размеры площадок соответствовали площади муравейников и осоковых кочек (табл. 1, 2). Маршрутные обследования лугов выявили, что здесь наибольший вклад в создании мозаичности принадлежит двум видам муравьев *Lasius niger* L. и *L. flava* L. и одному виду кочкообразующих осок *Carex appropinquata* Schum.

Зоогенная мозаичность

Муравьи *Lasius niger* формируют жилища высотой 20–40 см и площадью купола 2000–3200 см². Покрытие трав на таких постройках 40–80%. При этом муравейники характеризуются высоким флористическим разнообразием: общее число видов в 1,8 раза больше, чем на фоновых участках (табл. 1). Это определяется несколькими причинами. Во-первых, незначительная сомкнутость травяного покрова муравейников позволяет приживаться молодому поколению растений, обитающих на фоновых участках: *Cardamine pratensis* L., *Geum rivale* L., *Thalictrum lucidum* L. и др. Во-вторых, на муравейниках благодаря хорошей аэрации и лучшей прогреваемости почвы (Куркин, 1976) увеличивается доля суходуговых видов растений: *Anthoxanthum odoratum* L., *Centaurea jacea* L., *Chenopodium album* L., *Fragaria vesca* L. и др.

Для муравьев *Lasius flava* характерны постройки высотой 15–35 см и площадью купола 1800–3000 см². Покрытие трав на муравейниках 50–90%. Общее число видов в 1,4 раза выше, чем на фоновых участках (табл. 2). Как и на муравейниках *Lasius niger* это определяется несколькими причинами. Во-первых, здесь приживается молодое поколение влажнолуговых трав: *Agrostis canina* L., *Carex acuta* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. и др. Во-вторых, муравейникам свойственно значительное разнообразие суходуговых растений: *Campanula rotundifolia* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Festuca rubra* L. и др.

Таблица 1

Некоторые характеристики муравейников *Lasius flava* и *L. niger*

Характеристика	Муравейник <i>Lasius niger</i>	Муравейник <i>Lasius flava</i>	Фоновый участок луга
Высота муравейников, см	20–40	15–35	–
Площадь верхней части муравейников, см ²	2000–3200	1800–3000	–
Объем муравейников, см ³	50000–80000	45000–75000	–
Покрытие травяного яруса, %	40–80	50–90	90–100
Минимальное число видов на площадке	9	9	7
Среднее число видов на площадке	12	15	11
Максимальное число видов на площадке	17	19	15
Общее число видов на всех площадках	48	38	27
Число площадок	11	11	11

Фоновые участки луга. Со временем муравейники насыщаются корневищами. Это затрудняет роющую деятельность муравьев и приводит к изменениям в травяном покрове: покрытие трав достигает 90–100%. В результате животные оставляют жилище. Муравейник постепенно выравнивается и превращается в фоновый участок луга, где преобладают конкурентные виды: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и *Carex acuta*. Фоновые участки луга отличаются низким флористическим разнообразием. Это определяется несколькими причинами. Во-первых, эти участки затопливаются во время весеннего половодья. В таких условиях участие суходуговых растений минимально. Во-вторых, *Filipendula ulmaria* и *Carex acuta* разрастаются и формируют заросли высокотравья. Оно вытесняет слабоконкурентные влажнолуговые виды и препятствует внедрению новых.

Фитогенная мозаичность

В развитии растительности на осоковых кочках осоки сближенной выделено четыре этапа: 1) молодые кочки, 2) зрелые кочки, 3) старые кочки, 4) участки луга между кочками, которые ниже называются фоновыми. По биологическому возрасту молодые кочки соответствуют g_1 растениям, зрелые кочки – g_2 , а старые кочки – g_3 .

Молодые кочки. У осоки сближенной формируются кочки высотой 10–20 см. Покрытие трав на кочках составляет 40–70%, а мхов – 40–90% (табл. 2). Молодые кочки осоки сближенной характеризуются не высоким флористическим разнообразием. Это определяется несколькими причинами. Во-первых, у молодых кочек плотное тело, что затрудняет прорастание семян большинства растений. Во-вторых, плотные молодые кочки мало заселены роющими животными (муравьями, мышевидными грызунами), деятельность которых способствует семенному размножению многих растений.

Зрелые кочки. Со временем кочки увеличиваются в размерах. Они вырастают до 15–25 см высотой. Тело зрелых кочек отличается обратноконусовидной формой и отмершим центром. Покрытие трав на таких кочках составляет 50–70%, а мхов – 40–90% (табл. 2). Все зрелые кочки заселены муравьями и мышевидными грызунами. Последние, добывая пищу и устраивая гнезда в теле кочек, разрушают их. Нарушение животными целостности кочек оказывает влияние на их травяной покров: зрелые кочки осоки сближенной отличаются самым высоким флористическим разнообразием. Высокое флористическое разнообразие зрелых кочек вызвано несколькими причинами. Во-первых, муравьи и мышевидные грызуны выносят на поверхность кочек почву и, следовательно, способствуют семенному размножению растений. На зрелых кочках отмечены многочисленные молодые особи *Coccyanthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Epilobium palustre* L., *Scutellaria galericulata* L. и др. Во-вторых, плотность нарушенных грызунами и муравьями кочек становится меньше. Это, видимо, определяет разрастание многих вегетативно подвижных видов растений (*Carex acuta*, *C. nigra*

(L.) Reichard, *Epipactis palustris* (L.) Crantz и др.). На зрелых кочках возрастает встречаемость и покрытие подраста деревьев и кустарников: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. и *Salix aurita* L.

Таблица 2

Некоторые характеристики кочек осоки сближенной на разных стадиях развития

Характеристика	Молодые кочки	Зрелые кочки	Старые кочки	Фоновый участок луга
Высота кочек, см	10–20	15–25	20–30	–
Площадь верхней части кочек, см ²	300–2000	700–3500	700–3000	–
Объем кочек, см ³	4500–30000	12500–63000	16000–70000	–
Покрывание трав, %	40–70	50–70	70–90	40–70
Покрывание мхов, %	40–90	40–90	40–95	5–90
Минимальное число видов на площадке	10	19	15	13
Среднее число видов на площадке	16	22	20	17
Максимальное число видов на площадке	20	28	24	21
Общее число видов на всех площадках	43	53	47	44
Число описаний	11	11	11	11

Старые кочки. Постепенно кочки стареют, разрушаются роющими животными и как следствие начинают распадаться. Высота старых кочек 20–30 см. Покрывание трав на таких кочках составляет 70–90%, а мхов – 40–90% (см. табл. 2). На старых кочках, по сравнению со зрелыми, возрастает покрытие и встречаемость древесных растений (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Salix aurita* и *S. cinerea* L.). Деревья и кустарники на кочках сильно разрастаются и вытесняют многие слабоконкурентные травы.

Фоновые участки луга. С течением длительного периода времени кочки распадаются. На месте кочки возникает выровненный участок луга. Покрывание травяного покрова на участках луга между осоковыми кочками составляет 40–70% (см. табл. 2). Такие участки отличаются продолжительным затоплением во время весеннего половодья, повышенной влажностью и низкой активностью роющих животных. Все это оказывает влияние на флористическое разнообразие: фоновые участки луга характеризуются не высоким флористическим разнообразием.

Заключение

Муравьи *Lasius niger* и *L. flava*, образуя постройки, создают в сомкнутом покрове влажных лугов нарушения. Муравейники характеризуются более ксероморфными условиями и формируют благоприятный экологический режим для сухолуговых видов. Их разнообразие на влажных лугах увеличивается в полтора-два раза. Кроме того постройки муравьев – это возможное место для приживания молодого поколения как сухолуговых, так и влажнолуговых видов.

Кочки *Carex appropinquata* на влажных лугах непрерывно формируются микросукцессионные ряды развития растительности. Сначала на молодых кочках появляются микрогруппировки растений, отличающихся небольшим флористическим разнообразием. Затем на зрелых кочках отмечены микрогруппировки с наибольшим флористическим разнообразием. Далее на старых кочках разрастаются кустарники или деревья, которые вытесняют слабоконкурентные виды. На кочках разных стадий развития приживается молодое поколение видов всех эколого-ценотических групп, отмеченных на лугу. Со временем осоковые кочки распадаются и превращаются в фоновые элементы луга. Им свойственна высокая влажность и относительно продолжительный период затопления во время весеннего и летнего половодья, при которых затруднительно приживание молодого поколения большинства видов растений.

Таким образом, благодаря деятельности муравьев *Lasius niger* и *L. flava* и индивидуальному развитию *Carex appropinquata* на лугах возрастает флористическое разнообразие.

Литература

- Дымина Г.Д. Луга Дальнего Востока (Зейско-Буреинское Приамурье). Новосибирск, 1985. 193 с.
 Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.
 Лавренко Е.М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений // Геоботаника. М.; Л., 1952. Вып. 8. С. 40–70.
 Левина Ф.Я. Комплексность и мозаичность растительности и классификация комплексов // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 12. С. 1690–1703.
 Миркин Б.М., Розенберг Л.Г., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 224 с.
 Работнов Т.А. Луговедение. М., 1974. 384 с.
 Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978. 384 с.
 Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.
 Раменский Л.Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., 1937. 99 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.

Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М., 2004. С. 165–175.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А.П. Из результатов исследования морфологии и изменчивости сообществ травяной растительности // Дневн. I Всероссийского съезда русск. ботаников в Петрограде. Пгр., 1921. С. 85–86.

Ярошенко П.Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 381–387.

Ярошенко П.Д. Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджанской ССР / Тр. по геоботан. обслед. пастбищ. Баку, 1931. 27 с.

ФИТОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ: СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Иванова Л.А.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Изучение, оценка и сохранение биологического разнообразия, в том числе и фиторазнообразия, относится к числу приоритетных направлений современной биологической науки, разрабатываемых в рамках международного сотрудничества (Convention..., 1992). Традиционные меры сохранения фиторазнообразия путем создания сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ) – заповедников, национальных и природных парков, заказников – не решают полностью этой проблемы. В пределах заповедных территорий осуществляется научно-исследовательская и хозяйственная деятельность, проводятся познавательные экскурсии и т.п., а следовательно происходят процессы трансформации растительного покрова, сопровождающиеся общим упрощением его структуры, обеднением флоры, инвазией антропофитов и апофитов, увеличением доли производных фитоценозов при одновременном уменьшении доли коренных. Все это определяет необходимость проведения на территории ООПТ тщательного изучения закономерностей антропогенной трансформации растительного покрова, организации фитомониторинга и на этой основе разработки мер по сохранению фиторазнообразия на флористическом и ценотическом уровнях, ограничению негативных последствий воздействия человека на фитоценозы.

К числу эффективных способов выявления, отображения и анализа закономерностей антропогенной трансформации растительного покрова относится фитоэкологическое картографирование. Оно основано на изучении пространственно-временной неоднородности растительного покрова, анализе его связей со средой.

Авторами разработаны методические основы создания фитоэкологических карт, отражающих состояние и степень антропогенной трансформации растительного покрова. Фитоэкологические карты в наиболее концентрированном и доступном для анализа виде содержат информацию о последствиях воздействия человека на растительность и природную среду той или иной территории, о современном состоянии, условиях трансформации и тенденциях изменения разных типологических подразделений и территориальных комплексов растительности. При создании фитоэкологической карты устанавливается состав коренной, производной и культивируемой растительности, определяется степень антропогенной нарушенности разных категорий растительных сообществ, разрабатываются шкалы степени трансформации, проводится картометрический анализ выделов растительности.

Для оценки состояния растительного покрова мы используем значения индексов антропогенной трансформации в рамках его типологических подразделений и территориальных комплексов. Индекс антропогенной трансформации в рамках типологических подразделений растительного покрова отражает степень сохранности разнообразия экосистем (тундровых, лесных, луговых, болотных, степных и т.п.), а следовательно и содержащегося в их составе генофонда растений. Он определяется как отношение площади трансформированной растительности (производной и культивируемой) к площади коренной растительности. Индекс антропогенной трансформации в рамках территориальных комплексов дает интегральную характеристику степени нарушенности их растительного покрова и определяется как отношение площади трансформированной растительности, независимо от ее типологической принадлежности (производной и культивируемой), к общей площади всего территориального комплекса.

По отношению к заповедным территориям особенности фитоэкологических карт состоят в том, что они содержат дополнительную информацию, касающуюся функционального зонирования местности, рационального размещения дорожно-тропиночной сети, показа мест концентрации популяций редких и исчезающих растений, путей миграции антропофитов, дизайна опорной основы фитомониторинга, прогноза дальнейших изменений растительности. Составлению фитоэкологических карт заповедных территорий предшествует тща-

тельное изучение закономерностей антропогенной трансформации на основе таких критериев, как доля апофитов и антропофитов в составе фитоценозов.

Авторским коллективом создана серия фитоэкологических карт на трех уровнях: локальном, субрегиональном и региональном.

Локальный уровень. Составлена и опубликована «Карта антропогенной трансформации экосистем Каменского района Свердловской области» (М 1:100000, 1997), на которой отражена степень трансформации лесных, луговых и болотных экосистем, установлено, что 69% территории района находится в ситуации экологического бедствия.

Субрегиональный уровень. Составлена и опубликована «Фитоэкологическая карта Свердловской области» (М 1:1500000, 1995), содержащая информацию о состоянии растительного покрова с характеристикой степени его сохранности, а также информацию об антропогенном освоении территории. Установлено, что в лесостепных районах Предуралья и Зауралья, наиболее освоенных в сельскохозяйственном отношении, степень трансформации территории превышает 80%.

Региональный уровень. Оценка состояния растительного покрова Урала проведена по картосхеме растительности Урала и Предуралья (М 1:7500000, 1975). Антропогенная трансформация растительного покрова региона оценивалась на основе данных «Фитоэкологической карты Свердловской области», как наиболее изученной в этом отношении территории. Территориальной единицей оценки экологического состояния растительности принята провинция, как наиболее удобная в этих целях категория размерности растительности гор. Выделены четыре экологические зоны: 1) зона нормальной экологической ситуации, соответствует слабой антропогенной трансформации растительного покрова (29% от площади региона); 2) зона риска (умеренная антропогенная трансформация) (16,7%); 3) зона кризиса (сильная антропогенная трансформация) (33,8%); 4) зона бедствия (катастрофическая антропогенная трансформация) (20,5%), к последней относится территория Восточноевропейских широколиственных лесов (липовые и дубовые), Причерноморских и Заволжско-западносибирских-казахстанских степей. Экологические зоны отражают процесс хозяйственного освоения земель Уральского региона.

В последнее время продолжают работы по оценке состояния флоры и растительности на локальном уровне с применением ГИС-технологий. Уникальность ГИС состоит в том, что они сочетают пространственные и непространственные данные из различных источников при проведении анализа флористических и геоботанических данных.

В качестве примера рассмотрим работы, проведенные в природном парке «Оленьи ручьи» (Средний Урал) и в Ильменском заповеднике (Южный Урал). Эти ООПТ расположены в Евразийской таежной (хвойно-лиственной) области, Урало-Западносибирской таежной провинции, в подзоне подтаежных и предлесостепных лесов. Природный парк относится к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции, заповедник – к Восточноуральско-Западносибирской подпровинции.

Согласно полученным данным в состав флоры природного парка «Оленьи ручьи» входят 924 вида сосудистых растений, относящихся к 102 семействам и 402 родам; флора заповедника насчитывает 953 вида, относящихся к 106 семействам и 406 родам (Горчаковский и др., 2005 а, б). Состав первой триады таксономического спектра дает основания, следуя А.П. Хохрякову (2000), отнести флору парка к *Cyperaceae*-типу (арктобореально-восточноазиатскому), а флору заповедника – к *Rosaceae*-типу (условно европейскому). Для родового спектра флоры парка характерно преобладание *Carex* (38 видов), *Taraxacum* (19), *Ranunculus* (14), *Galium* (14); в спектре флоры заповедника – *Carex* (53 вида), *Alchemilla* (26), *Potentilla* (18), *Artemisia* (16). По составу экологических групп флоры этих ООПТ преобладают мезофиты, гигрофиты и мезоксерофиты. В результате анализа ценогенетических групп установлено преобладание лесных, синантропных и луговых видов. Следовательно, в настоящее время флора парка является лесо-луговой с большой долей синантропной фракции (во флоре парка 17,5%, заповедника – 27,8%), что связано с длительным периодом хозяйственного освоения территорий. Приблизительно треть флоры парка (36,5%) – редко встречающиеся виды, для заповедника этот показатель (45,8%) еще выше.

Наибольший интерес представляет присутствие во флоре эндемичных и реликтовых растений. Всего во флоре парка отмечено 85 эндемичных и реликтовых видов, что составляет 9% от общего числа видов флоры, во флоре заповедника – 73 эндемичных и реликтовых вида (7,7%). Распределение реликтов по категориям возраста в парке следующее: плиоценовые – 28 (3,1%), плейстоценовые – 13 (1,4%), голоценовые – 30 (3,2%). Во флоре заповедника отмечен лишь один плиоценовый реликт (0,1%), плейстоценовых – 16 (1,7%), голоценовых – 33 (3,5%). Следовательно, доля более древних реликтов в парке выше, чем в заповеднике.

Фиторазнообразие природного парка «Оленьи ручьи» и Ильменского заповедника рассматривалось также на ценоотическом уровне. Составлены карты растительности для территории парка и заповедника (ключевой участок) в масштабе 1:100000 (аналоговый и электронный вариант). Легенды карт построены на основе регионально-типологического принципа. Картируемые подразделения растительности выделены и сгруппированы с учетом географических, флористических, типологических и экологических критериев. Показ геогра-

фической дифференциации картируемой растительности осуществляется путем выделения относительно крупных региональных подразделений, различающихся по флористическому составу и по набору типологических категорий растительности. Наиболее крупные подразделения соответствуют типологическим категориям растительности. Их объем различен: тип растительности, класс и группа формаций, формации. Типологические категории, имеющие широкий географический ареал, расчленяются далее по региональному принципу.

Разнообразие растительных сообществ отражено на уровне ассоциаций и их комплексов: легенды карт растительности парка и заповедника содержат 33 картируемых подразделения. В ходе анализа полученных карт выявлены уникальные растительные сообщества. Для природного парка это фрагменты петрофитной степи с участием эндемичных уральских видов, полидоминантные разнотравные остепненные луга (*Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia*, *Stipa pennata*), остепненные злаково-мелкотравные и мелкотравно-злаковые (*Fragaria viridis*, *Trifolium repens*, *Poa angustifolia*, *Festuca rubra*) луга на крутых склонах рек. Для заповедника – заросли степных кустарников (*Rosa glabrifolia*, *Spiraea crenata*, *Cerasus fruticosa*) с участками клубнично-пустынноовсецовой разнотравной степи, петрофильноразнотравная степь (*Artemisia frigida*, *Artemisia commutata*, *Dianthus acicularis*, *Echinops ruthenicus*, *Festuca valesiaca*) с разнотравно-перистокосовильной степью (*Helictotrichon desertorum*, *Fragaria viridis*, *Artemisia commutata*, *Stipa pennata*), лиственничные и сосновые редколесья остепненные с участием реликтов (*Centaurea sibirica*, *Echinops ruthenicus*, *Thalictrum foetidum*), сосновые редколесья бруснично-лишайниковые с участием эндемиков (*Dianthus acicularis*, *Oxytropis approximata*, *Silene baschkiorum*).

Все картируемые подразделения растительности по степени устойчивости и сформированности структуры, фитоценологического и флористического состава отнесены к категориям коренных или производных от них сообществ. В результате картометрического анализа установлено, что на территории парка в настоящее время сохранилось только 51,4% коренной растительности, а в заповеднике – 73%. Проводилась оценка антропогенной трансформации в типологических подразделениях растительного покрова парка. Наиболее трансформированы темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса (индекс 1,5), умеренно трансформированы сосновые и лиственнично-сосновые леса и горные луговые степи и остепненные луга (индекс 0,67–0,73). Лучше сохранились комплексы растительных сообществ – лугово-кустарниково-болотные и водные (индекс 0).

Для оценки состояния растительного покрова использован индекс антропогенной трансформации в рамках территориальных комплексов топологического уровня, который для ООПТ имеет вид $T = Ss/S \times 100$, где Ss – площадь производной растительности, S – общая площадь всего комплекса. Для заповедника на ландшафтной основе выделено 5 территориальных комплексов (ТК). Наиболее трансформирован Северо-Ильменский ТК (индекс 47%), значительно трансформированы Южно-Ильменский ТК (37%) и Няшевский ТК (38%); причем именно в хребтовой части расположены уникальные растительные сообщества. Несмотря на то, что индекс трансформации в Восточном ТК велик (31%), сосновые леса вейниково-кустарничково-зеленомошные занимают здесь треть площади и достаточны для восстановления коренной растительности. Наименее трансформирован Миассовский ТК (9%).

В ближайшее время планируется создание для ООПТ разного ранга серии фитоэкологических карт, отражающих прошлое, современное и прогнозируемое состояние растительного покрова, функциональное зонирование территории, места концентрации популяций редких и исчезающих растений, дизайн фитомониторинга. Современное состояние растительного покрова будет отражено путем показа степени антропогенной трансформации в рамках синтаксономических подразделений и территориальных комплексов, а прогнозируемое на ближайшие 50 лет – в разных вариантах: 1) при сохранении современного уровня антропогенных воздействий, 2) при увеличении его в 3–4 раза, 3) при увеличении его в 5–8 раз.

Литература

- Горчаковский П.Л. и др. Растительность Урала на новой геоботанической карте // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 10. С. 385–400.
- Горчаковский П.Л. и др. Фитоэкологическая карта Свердловской области. М. 1:1500000. Екатеринбург, 1995.
- Горчаковский П.Л. и др. Опыт сравнительной оценки фиторазнообразия природных парков Урала // Современные аспекты экологии и экологического образования: материалы Всероссийской научной конференции 19–23 сентября 2005 г. Казань, 2005. С. 103–105.
- Горчаковский П.Л. и др. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург, 2005. 192 с.
- Никонова Н.Н., Фамелис Т.В. Карта антропогенной трансформации экосистем Каменского района Свердловской области М. 1:100000. Екатеринбург, 1997.
- Хохряков А.П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 1–11.
- Convention on Biological Diversity, UN General Assembly // Biology International. 1992. 25. P. 22–39.

ДИНАМИКА ХАРАКТЕРИСТИК НИЖНИХ ЯРУСОВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ В ПРОЦЕССЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ

Горшков В.В., Баккал И.Ю.

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

В настоящее время глобальные масштабы воздействия человека на природу привели к резкому снижению площади территорий, занятых естественными сообществами. На территории развитых европейских государств ненарушенные сообщества отсутствуют полностью. Изучение принципов организации естественных растительных сообществ и процесса их восстановления после различного рода нарушений, является актуальной проблемой современности.

Исследования выполнены на территории Кольского полуострова на 18 постоянных пробных площадях размером 0,1–0,15 га (20×50 и 30×50 м) в березовых, елово-березовых и еловых лесах зеленомошной группы с давностью пожара от 1 до 400 лет. Давность пожара устанавливалась по кернам, взятым у живых деревьев, имеющих пожарные повреждения стволов (не менее 5 особей) в радиусе 50–100 м от пробной площади (Горшков, 2001, 2002). При отсутствии живых деревьев с пожарными повреждениями давность пожара оценивалась по характеру возрастной структуры древостоя и по максимальному возрасту деревьев, выросших на вывалах. При этом учитывалась давность вывала, примерный возраст выпавшего дерева, а также наличие или отсутствие на его стволе и наиболее крупных корнях следов пожара. Характеристики травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов измеряли на площадках размером 1 м^2 , расположенных блоками по 4 в регулярном порядке через 10 м вдоль параллельных профилей. На каждой пробной площади анализировали от 20 до 80 площадок. Измерения проводили с помощью рамки размером 1 м^2 . Наименьшая оцениваемая площадь для особей травяно-кустарничкового яруса составляла 1 см^2 (0,01%), для мохово-лишайникового яруса – 1 мм^2 (0,001%).

Статистическая обработка выполнена с использованием регрессионного и дисперсионного анализов.

Травяно-кустарничковый ярус. В травяно-кустарничковом ярусе сразу после пожара наблюдается быстрое формирование покрова за счет вегетативно возобновляющихся видов *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drej. и *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Общее проективное покрытие через 1 год составляет 7%, через 3 года – 19%. Через 50–135 лет после пожара общее проективное покрытие яруса составляет в среднем 38%, затем, к 220 годам снижается до 30% и в дальнейшем не изменяется (рис. 1:1). Выборки сообществ, горевших 1–3 года назад, 50–135 лет и 220–400 лет назад достоверно различаются ($F=53,64$, $p=0,002$; $F=47,43$, $p=0,001$, соответственно). Таким образом, восстановление общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса происходит через ~160 лет после пожара (в период от 135 до 220 лет).

Начальный этап восстановления травяно-кустарничкового яруса (1–3 года после пожара) характеризуется повышенной (в среднем, составляющей 30%) долей травянистых растений в составе яруса, чем в последующие периоды (рис. 1:2). По мере увеличения давности пожара, доля трав снижается и через 50 лет составляет 8%. Согласно уравнению, описывающему процесс восстановления доли травянистых растений в составе травяно-кустарничкового яруса, стабилизация соотношения травянистых растений и кустарничков отмечается через 100 лет после пожара.

Динамика послепожарного восстановления плотности видов (среднее число видов на площади 1 м^2) травяно-кустарничкового яруса описывается уравнением затухающей экспоненты (рис. 1:7). Согласно значению коэффициентов уравнения, достижение стационарного значения ($5,5$ видов м^{-2}) отмечается через 6 лет после пожара. Однако, стабилизация плотности видов происходит значительно позже. Через 50 лет после пожара, достигнув максимальных величин (в среднем 7 видов м^{-2}), плотность видов начинает снижаться по мере увеличения давности пожара. Выборки сообществ в давностью пожара 50 и 80 лет достоверно различаются ($F=11,67$, $p=0,004$). В дальнейшем, в интервале от 80 до 400 лет после пожара, плотность видов не изменяется (рис. 1:7).

Выявлено отсутствие выраженных доминантов яруса во всем анализируемом ряду сообществ. Величина индекса Пилу (рис. 1:3) достоверно не меняется ($E=0,6-0,7$) и свидетельствует о полидоминантности покрова уже через год после пожара.

Мохово-лишайниковый ярус. Восстановление общего проективного покрытия мохово-лишайникового яруса занимает период ~75 лет. Через 1 год после пожара ярус полностью отсутствует. Через 3 года общее покрытие яруса возрастает до 11%. Абсолютным доминантом является *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. При давности пожара 50 лет проективное покрытие мохово-лишайникового яруса достигает 30%. Доминантами на этой стадии являются печеночные мхи (*Barbilophozia hatchery* (Evans.) Loeske, *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske), *Lophozia* sp., а также виды родов *Dicranum* Hedw. и *Polytrichum* Hedw. Используя уравнение затухающей экспоненты, восстановление общего проективного покрытия мохово-лишайникового яруса оценивается в 75 лет после пожара (рис. 1:4). Проективное покрытие яруса в сообществах с давностью пожара ~80 – ~400 лет достоверно не различается и составляет 70–85%. Эта величина должна рассматриваться как фундамен-

тальная характеристика ненарушенных еловых лесов района исследований. В покрове преобладают *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp in B.S.G. (рис. 1:5).

Анализ динамики видовой структуры мохово-лишайникового яруса в целом показал, что среднее число видов на площади 1 м^2 увеличивается в интервале от 3 до 50 лет после пожара и в дальнейшем не изменяется (рис. 1:8). При давности пожара 3 года плотность составляет 2–3 вида м^{-2} , а при давности пожара 50–400 лет – 6 видов м^2 (от 4 до 8 видов м^{-2}). Послепожарное восстановление плотности видов мохообразных описывается уравнением затухающей экспоненты. Согласно коэффициентам уравнения достижение стационарных величин происходит через 30 лет после пожара, стационарное значение в среднем составляет 4 вида м^{-2} (рис. 1:9). Закономерного изменения числа видов лишайников по градиенту давности пожара не выявлено. Количество видов изменяется в пределах от 0,1 до 4 видов м^{-2} .

Степень выравненности покрытий видов остается практически неизменной от начальных до заключительных этапов восстановления (рис. 1:6). Максимальное варьирование индекса Пилу отмечается в интервале от 50 до 80 лет после пожара ($E=0,3-0,7$). В дальнейшем его величина составляет 0,5–0,6 и отражает наличие нескольких содоминантов в моховом покрове.

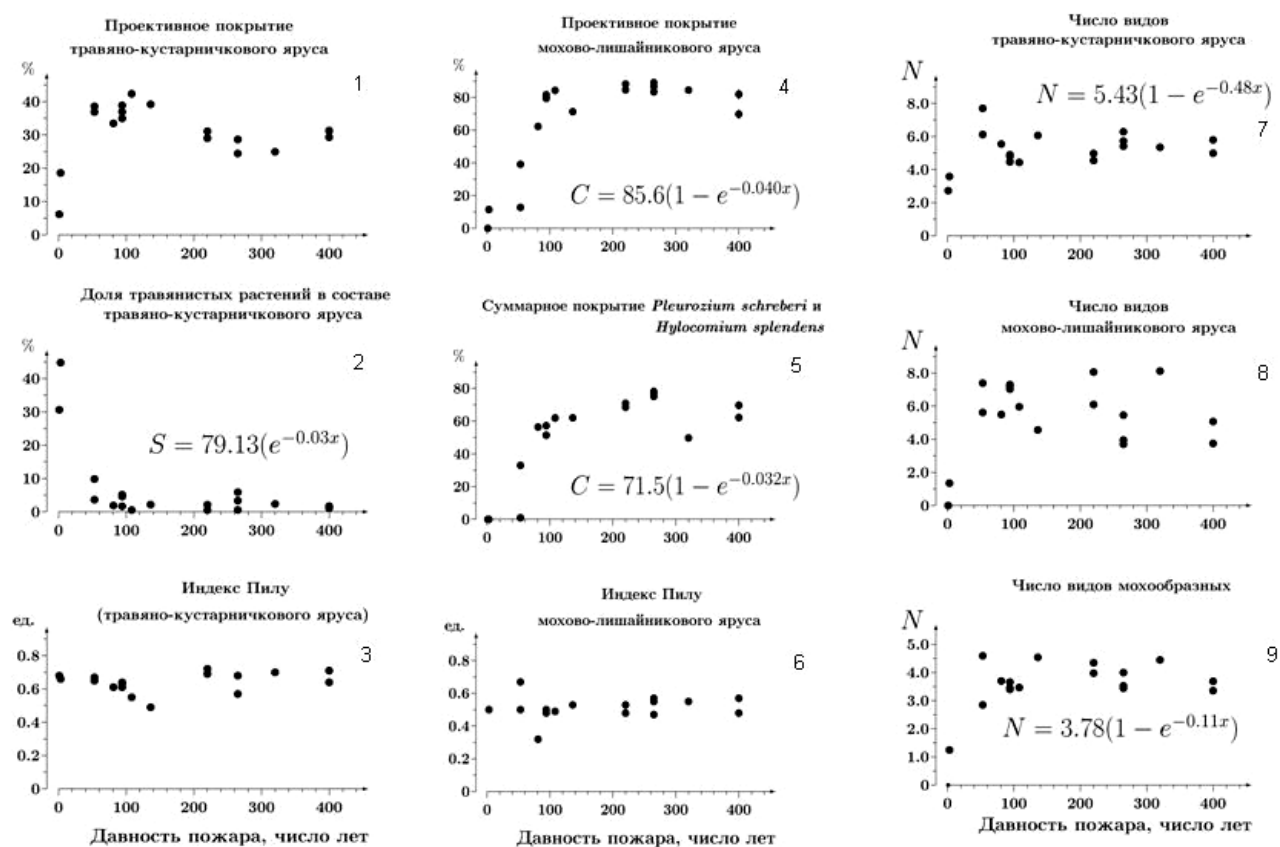


Рис. 1: 1–9. Динамика различных характеристик нижних ярусов еловых лесов после пожара (Кольский полуостров)

Сравнение процесса послепожарного восстановления проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса еловых и сосновых лесов зеленомошного типа показало, что в еловых лесах стабилизация общего проективного покрытия и соотношения доли травянистых растений и кустарничков наступает соответственно ~ на 100 и 80 лет позже, чем в сосновых лесах (Баккал, Горшков, 2000). Стационарные значения проективного покрытия (33%) в зеленомошных еловых и сосновых лесах совпадают.

Задержка в наступлении стационарного состояния является следствием увеличения общего проективного покрытия яруса (превышающем стационарное значение на 8%) и доли травянистых растений (в 3–4 раза) в интервале от 50 до 135 лет после пожара. Наблюдаемое явление, по-видимому, связано с преобладанием или значительным участием березы в древесном ярусе на начальных этапах восстановления и повышением плодородия почвы, благодаря большому количеству листового опада. Этот эффект пропадает, когда доминантом древесного яруса становится ель. По той же причине, стабилизация плотности видов травяно-кустарничкового яруса в еловых лесах (~65 лет после пожара) наступает в ~3 раза позже, чем в сосновых лесах (Баккал,

Горшков, 2000). Стационарные значения составляют, соответственно 5,5 и 4,0 видов м^{-2} . Высокая выравненность долей участия видов травяно-кустарничкового яруса, отмечаемая в еловых сообществах на всех стадиях восстановления после пожара, характерна также и для сосновых лесов.

Полное восстановление общего проективного покрытия мохово-лишайникового яруса в еловых и сосновых лесах зеленомошного типа происходит за один и тот же период (Баккал и др., 2005), однако, динамика этих процессов разная. В еловых лесах начальные стадии восстановления замедленны – при давности пожара ~50 лет покрытие мохово-лишайникового яруса в 2–2,5 раза ниже, чем в сосновых. Это обусловлено отрицательным действием опада березы, максимальное участие которой наблюдается на начальных стадиях восстановления еловых сообществ. Большое количество листового опада препятствует нормальному развитию мохово-лишайникового яруса. Стабилизация общего проективного покрытия мохово-лишайникового яруса отмечается при сокращении участия березы и увеличении доли ели в составе древесного яруса.

Проведенное сравнение динамики плотности видов мохово-лишайникового яруса при восстановлении еловых и сосновых сообществ зеленомошного типа после пожаров показало, что среднее число видов на м^2 в еловых лесах восстанавливается в 2–3 раза быстрее, чем в сосновых. Выраженный максимум плотности видов (15 видов м^{-2}), наблюдаемый в сосновых лесах при давности пожара ~30 лет, в еловых сообществах отсутствует. Величина индекса Пилу, зарегистрированная на стадии стабилизации в зеленомошных сосновых лесах, аналогична величине индекса в еловых лесах.

Анализ закономерностей послепожарной динамики характеристик еловых лесов позволил выделить 4 основных этапа восстановления напочвенного покрова:

1 этап. 0–20 лет после пожара. Быстрый рост (через 3 года на 50% от стационарной величины) проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса за счет вегетативного возобновления *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*, а также за счет возобновляющихся семенами пионерных видов *Chamaenerion angustifolium*, *Avenella flexuosa*, *Solidago virgaurea*. Максимальная доля участия травянистых растений в составе травяно-кустарничкового яруса. Стабилизация энтропии покрытий (индекс Пилу) видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

2 этап. 20–80 лет. Выражено угнетение мохово-лишайникового яруса за счет листового опада березы. Через 50 лет регистрируется существенное снижение доли травянистых растений (преобладающих на начальных этапах) в травяно-кустарничковом ярусе. Постепенное восстановление доли участия основных доминантов мохового покрова ненарушенных еловых лесов *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Стабилизация числа видов мохово-лишайникового (30–50 лет) и травяно-кустарничкового (~65 лет) ярусов на площади 1м^2 (6 и 5,5 видов, соответственно). В конце этапа (75–80 лет) – стабилизация проективного покрытия мохово-лишайникового яруса на уровне 70–85%.

3 этап. 80–200 лет. Через 90–100 лет – полное восстановление доли участия *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* в составе мохового покрова. В конце этапа (~170–200 лет) – стабилизация проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса.

4 этап. 200–400. Завершение формирования стационарного сообщества.

Литература

- Баккал И.Ю., Горшков В.В. Влияние лесных пожаров на восстановление травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Кольского полуострова // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36. Вып. 2. С. 1–13.
Баккал И.Ю., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Динамика восстановления основных компонентов бореальных сосновых лесов после пожаров // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб., 2005. С. 271–281.

ПОСТМЕЛИОРАТИВНАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СОСНЯКОВ СФАГНОВЫХ

Грабовик С.И.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Около 20% лесной площади Карелии занимают заболоченные леса, почти половина из которых представлена в основном низкополотными и малопродуктивными сосновыми древостоями. Значительная их часть в южной и средней Карелии была осушена в 60–70 годы прошлого века.

Изменению растительности болот и заболоченных лесов под влиянием осушения посвящено достаточно много работ как у нас в стране, так и за рубежом. Сведения об изменчивости биогеоценозов основных типов леса, их динамике в процессе возрастных и восстановительных смен состава древостоя на осушенных землях приводятся в монографии В.Н. Федорчук, В.Ю. Нешатаев, М.Л. Кузнецова (2005). Анализ литературы показывает, что большая часть материалов об изменении растительного покрова болот и заболоченных лесов получена на основе однократных учетов, проведенных через достаточно большой период после осушения. Финские исследователи Л. Хейкуринен (1983) и Ю. Лайне (Laine, 1989) отмечают, что на осушенных боло-

тах напочвенный покров достигает относительно устойчивого, отличного от первоначального типа, растительного сообщества, только спустя более 40 лет после осушения.

Динамика растительного покрова нижних ярусов рассматривается в сравнительно немногих работах, в основном, на болотах Европейской части России (Гузлена, 1963; Юрковская, 1963; Платонов, 1967; Грабовик, 2007), в Финляндии (Laine, Vasander, Laiho, 1995). Гораздо меньше данных, полученных на постоянных пробных площадях путем повторных исследований в первые десятилетия после осушения. Эти данные позволяют полнее раскрыть механизм влияния мелиорации не только на древесный ярус, но и на почвенный покров и экологические условия произрастания. В Карелии вопросы естественного лесовозобновления в первые 10–15 лет после осушения рассматриваются В.М. Медведевой (1989), В.И. Саковцом и др. (2000).

Научно-исследовательские работы по изучению влияния осушения проводили на болотных массивах на территории Киндасовского лесо-болотного научного стационара Карельского НЦ РАН, в подзоне средней тайги в заказнике Койву-Ламбасуо (61° 48' с.ш. и 33° 35' в.д.) с 1970 года. В климатическом отношении территория стационара характеризуется следующими средними многолетними данными: продолжительность вегетационного периода – 148 дней, температура воздуха за вегетационный период – 11,7° С, количество атмосферных осадков за год – 565 мм, за вегетационный период – 316 мм.

Стационарные исследования болот проводили в два этапа.

На первом этапе в начале 70-х годов прошлого столетия на естественных болотах разных типов была заложена серия постоянных пробных площадей. Вопросы структуры и продуктивности растительного покрова естественных болот отражены в монографии (Елина и др., 1984).

В последующие годы часть болот на стационаре была осушена, и в дальнейшем нами были продолжены исследования постмелиоративной динамики видового состава и структуры растительного покрова болот.

Исследования динамики видового состава и структуры растительного покрова выполнялись апробированными и модифицированными методами (Программа и методика..., 1966). Горизонтальная структура растительного покрова исследовалась методом крупномасштабного картирования (Юнатов, 1964).

В пределах изучаемых болотных комплексов выбирали наиболее типичные для них участки (по форме микрорельефа и растительному покрову) – постоянные пробные площади, на которых в последующие годы вели постоянные наблюдения. Размеры пробных площадей (от 50 до 150 м²) зависели от сложности структуры комплекса и величины отдельных элементов микрорельефа. Всего было заложено 11 постоянных пробных площадей.

Наблюдения за динамикой видового состава растительного покрова на осушенных болотах вели в пределах постоянных пробных площадей на постоянных метровых площадках, расположенных на разном расстоянии от канав. В ходе исследования анализировалась структура сообществ, флористический состав, участие видов в сложении растительного покрова. Постмелиоративная динамика видового состава растительного покрова в пространственно-временном аспекте выполнена с использованием эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ), выделенных при разработке тополого-экологической классификации растительности болот Карелии (Кузнецов, 2002).

Основные таксационные показатели древостоя определялись методами, применяемыми в лесной таксации.

Основной целью работы является анализ результатов 37-летних исследований постмелиоративной динамики видового состава и структуры растительного покрова мезо-олиготрофного сосняка кустарничково-сфагнового *Pineto-Sphagneta angustifolii* + *S. magellanici* в пространственно-временном аспекте.

До осушения древесный ярус участка был представлен *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, Va класса бонитета. Древостой до осушения относился к категории низкополнотных насаждений с относительной полнотой 0,3, состав древесного яруса 9C₅₅1Б₁₅.

Микрорельеф на участке до осушения был выражен отчетливо и представлен разнообразными кочками на фоне волнистого ковра. Уровень грунтовых вод находился ниже поверхности мохового покрова – 10–20 см на коврах и 30–40 см на кочках.

При геоботаническом описании во флористическом составе участка отмечено 20 видов: деревьев – 2, кустарничков – 6, трав – 3, мхов – 9. В травяно-кустарничковом ярусе повышений доминировали *Chamaedaphne calyculata*, *Carex globularis*. Эдификатором мохового покрова являлся *Sphagnum angustifolium*. К доминантам понижений относились кустарнички, *Carex globularis*. Моховой покров образован *Sphagnum angustifolium* с примесью *S. magellanicum*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса повышений 70%, мхов – 100%, понижений – 60 и 100% соответственно.

Для более детального изучения горизонтальной структуры растительного покрова было сделано крупномасштабное картирование в центральной части участка размером 10 × 10 м. Анализ картирования и геоботанических описаний позволил выделить следующую пространственную картину структуры растительного покрова. Подавляющую часть участка (76%) занимали сообщества ковров *Chamaedaphne calyculata*–*Carex lasiocarpa*–*Sphagnum angustifolium*. Растительный покров кочек (24%) представлен несколькими микроценозами – *Chamaedaphne calyculata*–*Carex globularis*–*Sphagnum angustifolium*+*Polytrichum strictum* и *Chamaedaphne calyculata*–*Oxycoccus palustris*–*Sphagnum magellanicum*.

Торфяная залежь 0,3–0,5 м подстилается глиной. Почва бедная, характеризуется высокой кислотностью, низкой степенью насыщенности основаниями. Верхние горизонты (0–17 см), сложенные плохо разложившимся сфагновым торфом, отличаются низкой зольностью (3,0–4,7%). Подстилающий слой осоково-сфагнового торфа со средней степенью разложения (25%) и зольностью (19%) также кислый, слабо насыщен основаниями (23–40%). Содержание общего азота в этих горизонтах составляет 0,8–1,0%

В 1969 г. этот участок заболоченного леса был осушен сетью открытых канав, проложенных через 160 м, в настоящее время они заросли травянистой растительностью.

Анализ динамики видового состава показал, что вследствие слабого осушения типично болотные сообщества ковров и кочек в первые 10 лет после осушения по видовому составу и структуре травяно-кустарничкового и мохового ярусов близки к исходному состоянию. В травяно-кустарничковом и моховом ярусах доминируют те же виды, что и в неосушенных сосняках кустарничково-сфагновых. Изменения сводятся только к повышению обилия кустарничков на коврах и снижению обилия их на кочках и пониженной жизненностью мхов.

При дальнейшем действии осушения (25 лет) наши наблюдения показывают, что напочвенный покров практически не изменился. Изменения видового состава сводятся к исчезновению *Carex lasiocarpa* или уменьшению встречаемости и понижению жизненности ряда видов, характерных для неосушенных сообществ, например, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*. Уровень жизненности болотных кустарничков также уменьшается и лишь на пристовольных кочках развиваются микроценозы с *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и *Pleurozium schreberi*.

Более активно реагирует на осушение древесный ярус, относительная полнота его увеличивается до 0,78, текущий класс бонитета – III. Состав древостоя 7С₈₀ЗБ₄₀. Таксационные показатели древесного яруса свидетельствуют об улучшении экологических условий произрастания, увеличилось присутствие березы. На участке с хорошо развитым кустарничковым ярусом и довольно мощным сфагновым покровом, всходов и подроста хвойных пород не наблюдается. Очевидно, появлению здесь их всходов препятствует главным образом пересыхание рыхлого слоя сфагновых мхов (в сухие вегетационные периоды) или происходит вымокание семян в связи с влажными периодами, что также не способствует появлению всходов.

При слабой степени осушения напочвенный покров нельзя использовать как индикатор влияния на рост древостоя. Значение эндогенетических процессов возрастает с увеличением длительности осушения. По всей вероятности, изменения напочвенного покрова зависят от сомкнутости крон и разрастания корневой системы значительно больше, чем от степени осушения. Моховой покров хотя и рыхлый, но сфагновые мхи по-прежнему сохраняют господство, ибо процесс торфонакопления еще не остановился.

Повторное крупномасштабное картирование болотного участка было сделано через 25 лет после осушения. Считается, что за такой период растительный покров приобретает черты стабильности и характеризуется сравнительно высокой степенью адаптации к возникшим после осушения экологическим условиям. Однако на данном участке эти процессы еще не стабилизировались, о чем свидетельствует ботанический анализ торфа. Верхний (0–5 см) слой торфа сложен сфагновыми переходными торфами слабой степени разложения (5–10%). Состоит он из растительных остатков *Sphagnum angustifolium*, *Sphagnum magellanicum* с небольшой примесью сфагнов секции *Acutifolia*. Кроме того, в нем встречаются пушица, осоки, болотные кустарнички.

Под влиянием осушения в течение 25 лет происходили изменения растительного покрова как ковров, так и кочек. В изученном кочковато-равнинном комплексе кочки занимают 12%, ковры 88%. В структуре участка преобладают древесно-сфагновые микроценозы *Pinus sylvestris*–*Chamaedaphne calyculata*–*Sphagnum angustifolium*+*S. magellanicum*

При дальнейшем действии осушения (37 лет) в сосняках кустарничково-сфагновых рост древостоев характеризуется III классом текущего бонитета, состав древесного яруса не изменился 7С₉₀ЗБ₅₀, увеличилась сомкнутость и полнота древостоев (0,9). В результате осушения возросло видовое разнообразие сообществ. В результате осушения в составе сообществ появились виды, характерные для таежных лесов: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Lycopodium clavatum*, *Melampyrum sylvaticum*.

Таким образом, при слабой степени осушения низкополнотные сосняки V класса бонитета в сосняках кустарничково-сфагновых через 37 лет после осушения трансформируются в высокополнотные сосновые насаждения III класса бонитета с запасом 133 м³/га. В результате осушения возрастает видовое разнообразие сообществ, появляются виды, характерные для таежных лесов.

Литература

- Грабовик С.И. Постмелиоративная динамика биологической продуктивности мезотрофных травяно-сфагновых болот южной Карелии // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 670–681.
- Гузлена А.Д. Изменения растительного покрова низинного болота Бейбежи под влиянием осушения и освоения // Уч. зап. Тарт. гос. ун-та. Тарту, 1963. Вып. 145. № 7. С. 298–305.
- Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

- Кузнецов О.Л. Использование эколого-ценотических групп видов при разработке классификации растительности болот Карелии. // Вестник Томского государственного университета. Томск, 2002. Вып. 2. С. 111–115.
- Медведева В.М. Формирование лесов на осушенных землях среднетаежной подзоны. Петрозаводск, 1989. 168 с.
- Платонов Г.М. Смена растительности болот под влиянием осушения // Взаимоотношения леса и болота. М., 1967. С. 128–140.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966. 334 с.
- Саковец В.И., Германова Н.И., Матюшкин В.А. Экологические аспекты гидроресомелиорации в Карелии. Петрозаводск, 2000. 155 с.
- Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб, 2005. 382 с.
- Хейкуринен Л. Болота: Перевод с финск. М., 1983. 40с.
- Юнатов А.А. Заложение экологических профилей и пробных площадей // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т.3. С. 7–36.
- Юрковская Т.К. Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения // Учен. зап. Тарт. ун-та. 1963. Вып.145.С. 337–345.
- Laine J. Metsaojitettujen soiden luokittelu. (English summary: Classification of peatlands drained for forestry) // Suo. 1989. № 40. P. 37–51.
- Laine J, Vasander H and Laiho R. Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland // Journal of Applied Ecology. 1995. № 32. P. 785–802.

ВЫЯВЛЕНИЕ КОМПЛЕКСА РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КИСЛИЦЫ *OXALIS ACETOSELLA*, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА ПОЧВЕ И НА ВАЛЕЖЕ

Гребенников И.Д.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

Данная работа посвящена изучению субпопуляций. Субпопуляции – это группы особей одного вида, являющиеся частью популяции, и отличающиеся от других частей популяции по структуре или плотности (Беклемишев, 1960).

Целью работы является выявить на виде *Oxalis acetosella* L. комплекс признаков особей, характерный для субпопуляций этого вида, произрастающей напочвенно и на валеже. Сбор материала проводился в Лужском р-не Ленинградской области в августе 2005 г. близ дер. Муравейно. В анализе использовались осевые побеги 41 раметы и 32 боковых побега ветвящихся рамет. Неветвящиеся, осевые побеги ветвящихся особи и их побеги анализировались отдельно.

Статистическая обработка проводилась с помощью программы Microsoft Office Excel 2003. Были рассчитаны средние значения величин и их стандартные ошибки.

Кислица способна активно заселять упавшие деревья. Образующиеся на валеже субпопуляции отличаются от напочвенной по распределению морфологических признаков. Для уменьшения влияния возрастной структуры субпопуляции на ее структуру по возраст-зависимым морфологическим признакам (Шорина, 1983) в анализе использованы только раметы виргинильного и генеративного возрастного состояния.

Было выяснено, что неветвящиеся и осевые побеги ветвящихся особей по разному тяготеют к напочвенному и эпиксильному местообитанию (рис. 1). Было замечено, что осевые побеги ветвящихся рамет, произрастающие на валеже имеют максимальную длину (рис. 2а). Т. к. листья у кислицы размещены неравномерно по длине побега, их число было подсчитано на один побег (или, что то же самое, на одну точку роста), а не на единицу длины побега. Количество листьев в расчете на точку роста было минимальным у побегов ветвящихся особей в обоих местообитаниях (рис. 2б). При анализе распределения запасающих чешуй и узлов чешуй, образующих чешуйчатые корневища, было замечено, что среди всех типов побегов побеги ветвящихся особей обладают максимальным количеством одиночных чешуй и минимальным количеством групп чешуй на единицу длины в обоих местообитаниях, а неветвящиеся особи обладали максимальным количеством групп чешуй на единицу длины среди особей, обитавших на валеже (рис. 2в, г). Генеративные органы присутствовали в обоих местообитаниях только у осевых побегов ветвящихся особей (рис. 2д). Сопоставляя эти данные, мы пришли к выводу, что осевые побеги ветвящихся особей обладают наибольшей длиной. Осевые побеги ветвящихся особей плодоносят независимо от произрастания на валеже или на почве, а при обитании на валеже эти особи и их побеги обладают наибольшим количеством одиночных чешуй на единицу длины раметы. Возможно, это вызвано существованием двух схем роста кислицы: первая направлена на нахождение местообитания, вторая – на его освоение. В описанном случае к первой схеме можно причислить неветвящиеся особи, а ко второму ветвящиеся особи кислицы. Особь, реализующая в зависимости от условий, в которых она находится, одну из этих схем, обладает характерным комплексом морфологических признаков.

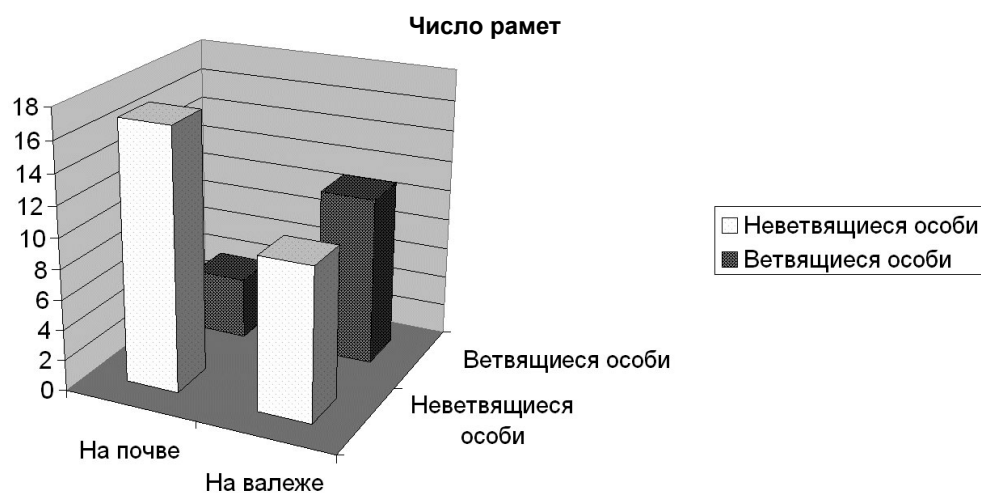


Рис. 1. Распределение ветвящихся и неветвящихся особей кислицы при произрастании на валеже и на почве

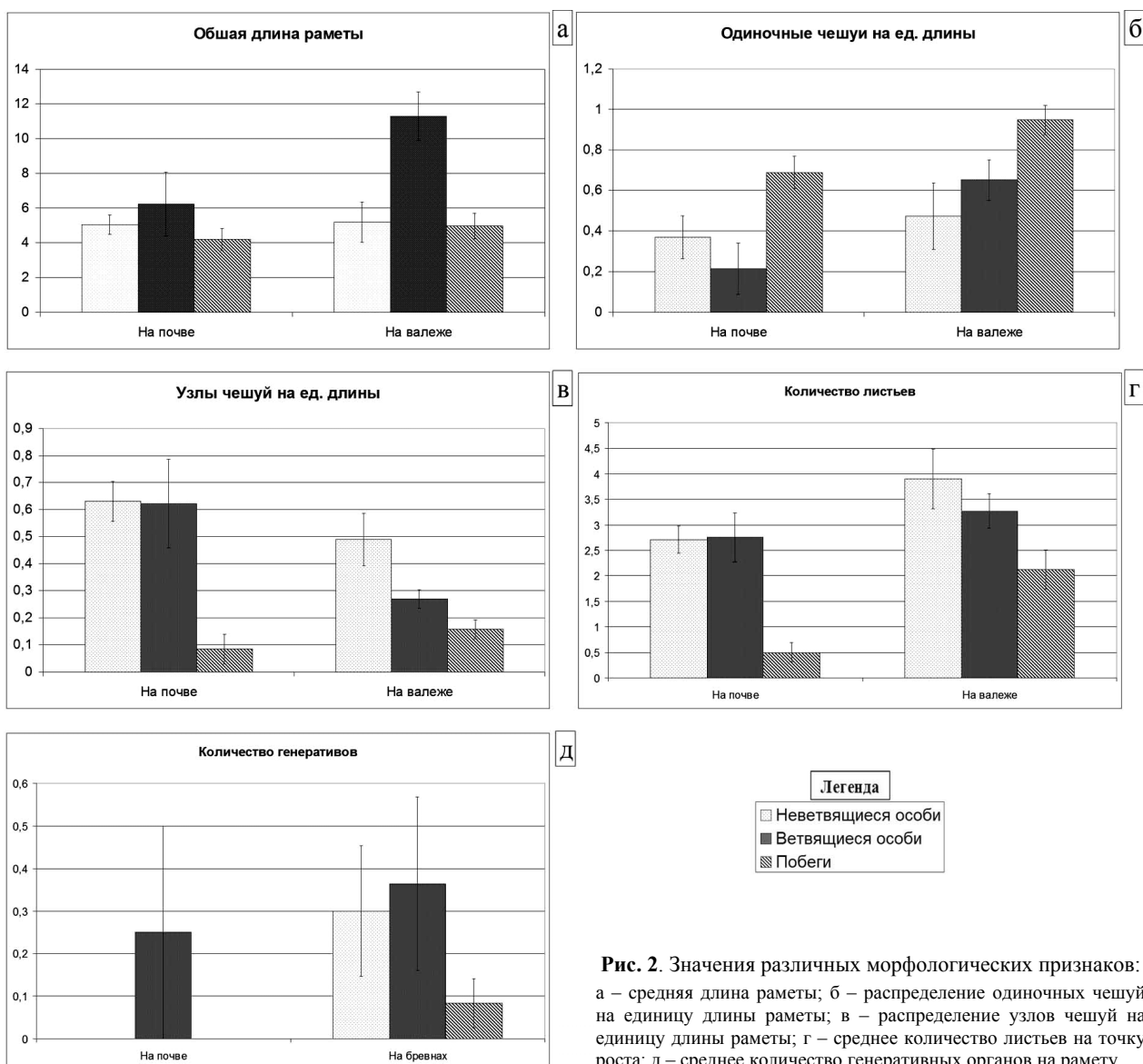


Рис. 2. Значения различных морфологических признаков: а – средняя длина раметы; б – распределение одиночных чешуй на единицу длины раметы; в – распределение узлов чешуй на единицу длины раметы; г – среднее количество листьев на точку роста; д – среднее количество генеративных органов на рамету

Литература

- Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 2. С. 41–50.
 Шорина Н.И. Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (Oxalidaceae) в онтогенезе // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 896–907.

**ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ
 В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И ПОСЛЕ АНТРОПОГЕННЫХ НАРУШЕНИЙ**

Громцев А.Н.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

Исследования базировались на оригинальной ландшафтной классификации и карте, разработанной на примере Карелии и сопредельных территорий. В качестве модельной она наиболее репрезентативна в европейской части таежной зоны России с точки зрения разнообразия географических ландшафтов. Здесь стыкуются две крупнейшие и контрастные по природным условиям физико-географические страны Европы – Русская равнина и Балтийский кристаллический щит (Фенноскандия). В Карелии и на прилегающих к ее административной границе обширных территориях встречается большинство типов ландшафта северо- и среднетаежной подзон европейской части России.

В условиях европейской части таежной зоны России ландшафты подвергаются воздействию различных по видам и масштабам антропогенных факторов. По значимости воздействия в порядке убывания приблизительно их можно расположить следующим образом: 1) сплошные концентрированные рубки (широко практиковавшиеся с 30-х по 60-х гг. XX века); 2) сплошные широко- и узколесосечные рубки (современный способ лесозаготовок); 3) несплошные, главным образом, выборочные рубки самой различной интенсивности (ведутся на протяжении 3–4 последних столетий); 4) подсечно-огневая обработка лесных земель (широко применялась на протяжении нескольких столетий вплоть до конца XIX века) и пожары антропогенного происхождения; 5) «отчуждение» лесных земель под постоянно действующие аграрные угодья; 6) гидrolесомелиорация (широкомасштабные работы были произведены в 60–80-х гг. и полностью прекращены к середине 90-х гг. XX века); 7) другие (подсочка леса, промышленное загрязнение, рекреационные нагрузки). Однако на подавляющей части таежных территорий трансформация разнообразия лесов с начала антропогенного воздействия определяется рубками леса.

Хозяйственная освоенность лесов европейской части таежной зоны России до второй четверти XX века была крайне неравномерной. Наряду с обширными девственными массивами значительные площади были пройдены сплошными рубками (в том числе при подсечном хозяйстве и углежжении), неоднократными выборочными рубками различной интенсивности. Рубки до начала XX века в основном были направлены на выборку лучших сосновых стволов. Еловые леса начинали вовлекаться в эксплуатацию лишь после исчерпания доступных запасов первоклассной сосновой древесины. Интенсивное освоение промышленных запасов древесины происходило вокруг металлургических заводов, в районах интенсивного аграрного освоения, дорог и вдоль гидрографической сети как средства транспорта древесины (вне зависимости от близости к потребителям).

С 30-х гг. XX века в течение всего лишь нескольких десятилетий лесной покров подвергся тотальному антропогенному преобразованию с применением сплошных, преимущественно концентрированных рубок. Так, за последние 50 лет только в наиболее крупных многолесных таежных регионах европейской части России (Республика Карелия, Архангельская область и Республика Коми) сплошные рубки леса были произведены на площади порядка 15 млн. га (для сравнения – лесная площадь Карелии 14,6 млн. га). К началу XXI века самые крупные массивы коренных лесов сохранились лишь в наименее доступных в транспортном отношении районах (Предуралье и предлесотундровая часть Архангельской области и Республики Коми).

Под разнообразием лесных сообществ нами понимается типологический спектр, количественное соотношение и территориальная компоновка лесных фитоценозов, диапазон вариаций их строения (возрастной структуры, горизонтальной и вертикальной расчлененности, в том числе на синузильном и парцеллярном уровне), продуктивности, напочвенного покрова и другое.

Спонтанная динамика разнообразия коренных лесов. В ландшафтах, не затронутых хозяйственной деятельностью, лесные сообщества изменяются при периодических естественных нарушениях – после пожаров и ветровалов. В целом установлено, что пожары являлись самым мощным естественным фактором, определяющим спонтанное развитие тайги и, соответственно, разнообразие лесных сообществ. В голоцене в различных типах ландшафта складывается определенный вариант пожарного режима. При этом частота пожаров варьи-

рвала от 1–2 в столетие до 1–2 в тысячелетие. Структура коренных лесов была адекватна тому или иному варианту пожарного режима. Она отражалась в ландшафтном комплексе пирогенных сукцессионных рядов.

Спонтанное развитие коренных лесов также происходило в режиме периодического образования ветровальных прогалин или «окоп» самых различных по размерам (от нескольких квадратных метров до нескольких тысяч га). Этот процесс является типичным в ландшафтах с еловыми массивами. Вне зависимости от характера рельефа, почвенного покрова и других условий происходит вывал отдельных елей, их групп или целых участков еловых древостоев. Причины такой закономерности вполне очевидны и просты. Ель с плотной, низкоопущенной кроной и поверхностной корневой системой весьма неустойчива к ветровому воздействию. Можно утверждать, что темнохвойная тайга это ветровал на разной стадии восстановления.

В ландшафтах с сосновыми массивами таких явлений обычно не происходит. Сосна со «сквозистой», высокоподнятой кроной и мощной стержневой корневой системой способна вполне успешно переживать даже шквальный воздушный поток. Таким образом, леса в различных типах ландшафта обладают разной степенью ветроустойчивости и, соответственно, здесь формируются разные «ветровальные» комплексы сукцессионных рядов.

Итак, к настоящему времени доказано и показано, что первобытная (коренная) тайга представляла собой мозаику лесных сообществ на самых разных стадиях вторичных сукцессий – от одновозрастных растительных группировок на обширных гарях до абсолютно разновозрастных климаксовых сообществ с приблизительно полутысячелетним циклом формирования. Это опровергает некоторые современные представления о коренных лесах как «малонарушенных», находящихся только на финальных стадиях сукцессий (с большим количеством старых деревьев, сухостоя, валежа и т. п.).

Антропогенная динамика разнообразия лесного покрова. К настоящему времени подавляющая часть европейских таежных лесов России находится на самых различных стадиях антропогенных сукцессий – от молодняков на вырубках коренных лесов до древостоев в возрасте 100 и более лет, сформировавшихся на местах неоднократных рубок в прошлом. Некоторые из них представляют собой уже 3–4 генерацию производных сообществ, то есть уже несколько раз подвергались сплошным рубкам. Установлено, что разнообразие производного лесного покрова значительно выше, чем исходного.

Однако последствия антропогенной трансформации разнообразия лесных сообществ имеют ярко выраженную ландшафтную специфику. Так, в ледниковых холмисто-грядовых ландшафтах и на озерно-ледниковых равнинах, очень широко распространенных в средне- и южнотаежной подзонах европейской части России, складывается следующая ситуация. Даже в одном типе местообитания здесь формируются лесные сообщества самые разнообразные по всему спектру фитоценологических параметров. Количество типов леса после сплошных рубок (с учетом фрагментов сохранившихся коренных лесов) возрастает в 2–3 раза.

Впрочем, это высокое производное разнообразие имеет и оборотную сторону. Здесь происходит почти тотальная смена коренных хвойных лесов лиственными. На месте однородной разновозрастной еловой тайги, формируются массивы лиственных и елово-лиственных фитоценозов. При условии спонтанного развития они за пределами столетнего возраста постепенно переходят в стадию одновозрастных ельников. Далее развитие этих сообществ пойдет по хорошо известному циклу и они превратятся в разновозрастные ельники. Можно прогнозировать восстановление первичного разнообразия лесных сообществ лишь за пределами нескольких столетий после рубки. Кроме того, установлено, что в таких ландшафтах за последние приблизительно 150 лет сменилось лиственными и елово-лиственными древостоями не менее 50% коренных сосняков. Более того, в некоторых районах сформировались абсолютно монодоминантные лиственные массивы на десятках и даже сотнях тысяч га. В условиях столь глубокого преобразования лесного покрова исчезают экологические ниши не только для стенобионтных, но типично таежных видов (животных, насекомых, грибов, лишайников и др.). Естественная структура флористических и фаунистических комплексов на таких территориях полностью трансформирована за счет вымирания или «откочевывания» в другие районы многих видов. Аборигенные виды способны сохраниться только в «недурбах» (как правило в заболоченных местообитаниях), водно-охраняемых зонах и на особо охраняемых природных территориях (ООПТ).

В водно-ледниковых и денудационно-тектонических (с близким залеганием кристаллического фундамента) холмисто-грядовых сосновых ландшафтах, наиболее типичных в Восточной Фенноскандии (Мурманская и Ленинградская области, Карелия), лесной покров весьма успешно восстанавливается естественным путем до облика близкого к исходному. В них массивы коренных лесов отличаются ярко выраженным пирогенным генезисом, а производные леса большинстве своем сформировались на паловых вырубках. Анализ показывает лишь незначительные изменения разнообразия типологической структуры лесов. Массовое возобновление сосны на паловых вырубках и на сплошных гарях естественного происхождения существенно не отличаются. Такие территории очень сходны даже по присутствию фрагментов коренных разновозрастных лесов в заболоченных местообитаниях (сосняки кустарничково-, осоково-сфагновые), а также отдельных биогрупп деревьев на суходолах. Эти древостои до рубок сохранялись после естественных пожаров вследствие малой пирогенной уязвимости и частичной выживаемости деревьев после термического воздействия. После начала

эксплуатации они не были вырублены из-за низких запасов и товарной ценности. Весьма сходно строение различных типов фитоценоза – ярко выраженное доминирование сосны, одновозрастность, бедный видовой состав напочвенного покрова и др., определяющие разнообразие экологических ниш для различных групп организмов. Исключением является лишь несравненно больший объем обугленного валежа на начальных стадиях пирогенных сукцессий в коренных сосняках. Однако по мере его разложения пирогенные коренные и производные сосняки и в этом отношении все более сближаются. Очевидно, что спонтанная динамика таких сообществ также не имеет значимых различий и будет определяться лишь особенностями будущего пожарного режима (частотой и интенсивностью огневого воздействия).

Конечно, эти две крайние и наиболее контрастные категории ландшафтов в плане последствий антропогенной трансформации разнообразия лесных сообществ. Очевидно, что существует целый спектр других типов природно-территориальных комплексов данного ранга. В них разнообразие биоты определяется различной сложностью субландшафтной структуры. Целесообразно группировать типы ландшафта по степени устойчивости к антропогенным воздействиям и выделять наиболее уязвимые. Это особая группа ландшафтов, нуждающаяся в первоочередных мерах по сохранению биоразнообразия. В них лесной покров существует в очень неблагоприятных и даже экстремальных климатических и эдафических условиях.

Оценивая ситуацию в целом можно утверждать, что к настоящему времени в европейской части таежной зоны России не произошло каких-то катастрофических изменений ценозического разнообразия лесов. Другими словами, если оперировать всей этой территорией, то здесь не происходит безвозвратной утраты лесных сообществ различных типов и сукцессионных стадий. Это происходит благодаря успешному естественному восстановлению лесного покрова, а также сохранению или использованию в щадящем режиме его части (на ООПТ, неосвоенных лесозаготовителями участках и на территориях с лесами I группы). Однако в зависимости от ландшафтных особенностей территории, масштабов и глубины антропогенного воздействия повсеместно происходит более или менее выраженное изменение спектра, количественного соотношения, территориальной компоновки лесных сообществ и их внутренней структуры. Наиболее глубокие и необратимые изменения произошли в южных регионах таежной зоны – Ленинградской и Вологодской областях, где аграрные угодья уже к концу XIX века занимали соответственно 40 и 10% общей площади за счет «отчуждения» лесных земель, а леса повсеместно подвергались разным рубкам. К настоящему времени за крайне редким исключением покрытая лесом площадь здесь представлена производными сообществами различных генераций.

В европейской части таежной зоны России проявляется вполне очевидная закономерность. По мере продвижения на север снижаются до минимума масштабы смен лесообразующих видов. Фактически в меридиональном направлении увеличивается способность лесного покрова после рубок восстанавливаться естественным путем до состояния близкого к исходному и, соответственно, уменьшается вероятность утраты видовой и ценозического разнообразия. Конечно, обязательным условием стабильности ситуации является повсеместное использование и поддержание высокой «регенеративной» способности таежных экосистем. В первую очередь, это повсеместная ориентация на высокоэффективные традиционные меры содействия естественному возобновлению. Более того, сохраненные различные по площади участки с семенными деревьями в разных типах местообитаний в совокупности с различными категориями лесов I группы и неэксплуатируемыми низкопродуктивными древостоями практически создают территориальную систему «ключевых биотопов». К этому следует добавить действующую и планируемую по принципу их ландшафтной репрезентативности сеть ООПТ с коренными лесами.

На наш взгляд, в методологическом плане ландшафтный подход закладывает постоянную системную основу для исследований и мониторинга разнообразия таежной биоты, в том числе с использованием в качестве эталонов ООПТ. Аксиомой является то, что именно ландшафтные особенности территории определяют структуру биоты (рельеф и его генезис, состав горных пород, состав и мощность четвертичных отложений, степень и характер заболоченности, особенности гидрографической сети, состав почвенного покрова и многие другие факторы). Каждый в отдельности ландшафтообразующий фактор обычно оказывает ограниченное влияние на формирование разнообразия сообществ и видов, однако в совокупности они производят «системообразующий» эффект.

СООБЩЕСТВА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Дегтева С.В.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

В последние десятилетия наблюдается устойчивое возрастание интереса ученых и всего мирового сообщества к изучению, сохранению и восстановлению биологического разнообразия. Республика Коми пред-

ставляет собой уникальный регион для реализации научных программ, направленных на решение этого комплекса проблем. Несмотря на постоянно возрастающие темпы промышленного освоения, площади не затронутых деятельностью человека ландшафтов, облик которых определяют таежные леса и торфяные болота, здесь наибольшие не только для Европейской России, но и для Европы в целом. Сохранению экологического равновесия и поддержанию биологического разнообразия на уровне экосистем, сообществ, видов и популяций способствует разветвленная сеть особо охраняемых природных территорий (Таскаев, Дегтева, 1999). На сегодняшний день природно-заповедный фонд включает 253 объекта. Два из них – Печоро-Илычский государственный природный заповедник и национальный парк «Югыд ва» в 1995 г. внесены в Список Всемирного наследия природы ЮНЕСКО.

Печоро-Илычский государственный природный заповедник – старейшее научно-исследовательское учреждение Республики Коми. Свыше 75-ти лет его сотрудники и специалисты различных научных учреждений ведут исследования хода природных процессов в таежных экосистемах Северного Урала и Приуралья, не затронутых деятельностью человека. Значимая роль традиционно отводилась изучению биологического разнообразия природных комплексов резервата. Заметный вклад в изучения флоры и растительности в рамках договора о творческом содружестве с дирекцией заповедника внесли сотрудники Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Лавренко, Улле, Сердитов, 1995; Флора и растительность, 1997; Железнова, Шубина, 1998). В качестве основных приоритетов при организации исследований были определены составление реестров видов сосудистых и споровых растений, лишайников, грибов, а также изучение структуры растительного покрова различных ландшафтных зон территории.

Заповедник занимает положение на стыке Русской равнины и Уральской горной страны. Это обуславливает разнообразие природных условий. Отдельные участки рассматриваемой территории имеют разное геологическое происхождение и сложены различными горными породами, что, в свою очередь, нашло свое отражение в характере рельефа (Варсановьева, 1940). Наряду с изменением геологических пород и рельефа при продвижении с запада на восток (от равнины к горам) меняются климатические параметры: количество осадков и температура воздуха. Горные хребты задерживают преобладающие здесь западные воздушные массы. Все вышеперечисленные факторы оказывают огромное влияние на формирование растительности и почвенного покрова данной территории, которые в разных ее частях характеризуются своеобразными чертами. В связи с этим заповедник естественным образом распадается на три природных (ландшафтных) района: равнинный, предгорный и горный. Физиономически это проявляется, прежде всего, в характере рельефа и растительного покрова – интегральных показателях структуры ландшафтов. Согласно принятому сегодня ботанико-географическому районированию (Исаченко, Лавренко, 1980) большая часть рассматриваемой территории относится к Урало-Западносибирской провинции Евразийской хвойнолесной области. Растительный покров несет черты широтной зональности (территория лежит в подзонах средней и северной тайги), а в предгорьях и горах Северного Урала также высотной поясности. Основные типы растительности – леса, болота, горные тундры. В долинах рек, подгольцовом поясе гор выражены сообщества травянистых многолетников. По площади они занимают в структуре растительного покрова заповедника подчиненное положение, однако представляют интерес для изучения, поскольку имеют первичную природу и характеризуются высоким уровнем видового разнообразия растений. Кроме того, имеющиеся в литературе сведения об этих фитоценозах немногочисленны (Корчагин, 1941; Флора и растительность..., 1997).

В 1989, 1990, 2003, 2004, 2006 и 2007 гг. в процессе инвентаризации растительного покрова ключевых участков, располагающихся в горной и предгорной ландшафтных зонах заповедника (бассейны верхнего течения р. Печора и среднего течения р. Илыч), были получены сведения о ценотическом и видовом разнообразии травяного типа растительности. Фитоценозы описывали с использованием стандартных геоботанических методов (Ипатов, 1998) на пробных площадях размером 100 м². Для анализа использованы материалы 130 геоботанических описаний.

Долины рек и ручьев, пересекающих предгорную и горную ландшафтные зоны, разработаны слабо. На мелководьях и вдоль уреза воды на галечниковых берегах водотоков (бечевниках) обычны монодоминантные заросли *Petasites radiatus*³, реже *Carex aquatilis* и *C. acuta*. Сообщества *Petasites radiatus* отличаются наименьшим видовым разнообразием (насыщенность 3–5 видов на 100 м²). Осочники более разнообразны по видовому составу, в них зарегистрировано от 11 до 40 видов на 100 м². Помимо доминантов высокой константностью характеризуются влаголюбивые виды – *Caltha palustris* и *Equisetum palustre*. Травостой густые, их общее проективное покрытие (ОПП) обычно достигает 80–95%. Высота основной массы растений составляет 40–70 см.

Экотопы, приуроченные к аллювиальным террасам Илыча и Печоры, отличаются наибольшим уровнем γ-разнообразия сосудистых растений. В сформировавшихся здесь сообществах нами зарегистрировано 214 видов сосудистых растений. Видовая насыщенность колеблется от 14 до 73 видов на 100 м². В центральной

³ Латинские названия растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995).

части бечевников преобладают разнотравные группировки и сообщества травянистых растений. Ярко выраженные доминанты в них обычно отсутствуют. Наибольшим постоянством и обилием отличаются *Alchemilla* sp., *Allium schoenoprasum*, *Alopecurus pratensis*, *Galium boreale*, *Carex aquatilis*, *Caltha palustris*, *Equisetum arvense*, *Hieracium laevigatum*, *Sanguisorba officinalis*, *Trollius europaeus*. Зарегистрированы редкие виды, охраняемые в Республике Коми: *Anemonastrum biarmense*, *Rhodiola rosea*, *Hedysarum alpinum*. Мхи, среди которых преобладает *Hypnum lindbergii*, представители родов *Mnium* и *Calliergon* покрывают от 15 до 40 (60)% субстрата. Отмечено поселение кустарников, преимущественно ивы (*Salix hastata*, *S. phylicifolia*, *S. dasyclados*), реже – *Alnus incana*. Высота кустов колеблется от 0,3 до 1,5 м, их сомкнутость в отдельных случаях может достигать 0,3. Всего на бечевниках зарегистрировано 12 видов кустарников и подрост 4 видов деревьев.

На первой и отчасти второй террасах пойм Илыча и Печоры, на островах развиты луговые сообщества, которые отражают следующий этап сукцессии растительности на аллювиальных наносах. Для них также характерен высокий уровень видового богатства. В составе луговых сообществ зарегистрировано 184 вида трав. Видовая насыщенность варьирует от 15 до 64 видов на 100 м². Облик сообществ определяют крупные злаки (*Alopecurus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis purpurea*, *Phalaroides arundinacea*) и высокотравье (*Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Thalictrum minus*), в меньшей степени осоки (*Carex aquatilis*, *C. acuta*). Среди высоко константных, но мало обильных видов, встречающихся в разных ярусах лугов, заслуживают упоминания *Angelica archangelica*, *Alchemilla* sp., *Cirsium heterophyllum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum pratense*, *Galium boreale*, *Geum rivale*, *Hypericum maculatum*, *Trollius europaeus*, *Veronica longifolia*, *Vicia sepium*. Высота основной массы растений составляет 70–130 см, ОПП обычно достигает 95–98%. По доминированию в травостое той или иной ботанической группы растений луга могут быть подразделены на злаковые, разнотравно-злаковые и разнотравные. При классификации геоботанических описаний с использованием эколого-фитоценотического подхода предварительно выделено 9 ассоциаций: *Phalaroidetum arundinaceae*, *Phalaroido arundinaceae–Calamagrostietum purpureae*, *Calamagrostietum purpureae*, *Stellario bungeani–Deschampsietum caespitosae*, *Magno herboso–Phalaroidetum arundinaceae*, *Calamagrostio purpureae–Filipenduletum ulmariae*, *Phalaroido arundinaceae–Filipenduletum ulmariae*, *Filipendulo ulmariae–Magnoherbetum*, *Filipenduletum ulmariae*.

На большей части пойменных лугов заповедной территории сенокосение проводится нерегулярно, поэтому они начинают сменяться во времени кустарниковой и древесной растительностью. На обследованных нами луговых массивах обычно наблюдалось формирование зарослей кустарников (чаще всего *Salix dasyclados* с примесью *Padus avium*, *Alnus incana*) и поселение отдельных экземпляров *Betula pubescens*. Всего на лугах зафиксировано 21 вид кустарников и 5 видов деревьев.

На ряде хребтов Северного Урала в подгольцовом поясе выражены горные луга, перемежающиеся с горными редколесьями из *Betula pubescens* и зарослями кустарников (*Juniperus sibirica*, *Salix lanata*, *S. glauca*, *S. lapponum*). Мы располагаем материалами о горных лугах хребтов Яны-Пупу-Нер и Макара-из. Видовое богатство горных лугов оказалось несколько ниже, чем долинных. На них зарегистрировано 122 вида. Это, вероятно, в значительной степени связано с их меньшей изученностью. При дальнейшем исследовании растительности горной ландшафтной зоны список видов, обитающих на лугах, с большой долей вероятности будет пополнен. Видовая насыщенность сообществ составляет от 12 до 53 видов на 100 м². С высоким постоянством (IV–V классы) на горных лугах Печоро-Илычского заповедника встречаются *Anemonastrum biarmense*, *Anthoxanthum alpinum*, *Bistorta major*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex brunnescens*, *Festuca ovina*, *Geranium albiflorum*, *Pachypleurum alpinum*, *Ranunculus propinquus*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum bipinnatum*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Veratrum lobelianum*, *Viola biflora*.

Пестрота экологических условий в горах Северного Урала обуславливает значительное ценоценозное разнообразие луговых сообществ. По краям нагорных террас и на горных склонах с небогатými почвами и нормальным увлажнением развиты мелкотравные злаково-разнотравные или низкотравные злаково-разнотравные реже разнотравные и разнотравно-злаковые луга. Общее проективное покрытие травянистых растений в рассматриваемых сообществах относительно небольшое – от 60 до 80%, высота растений, как правило, не превышает 40–60 см. Из злаков основным компонентом фитоценозов является *Avenella flexuosa*. Из мелких трав здесь в заметном обилии встречаются *Bistorta major*, *Geranium albiflorum*, *Sanguisorba officinalis*, из низкотравья – *Anemonastrum biarmense*, *Campanula rotundifolia*, *Dianthus suherbus*, *Galium boreale*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum bipinnatum*. При предварительной классификации эти сообщества могут быть отнесены к ассоциациям *Bistortatetum majoris*, *Parvo herbosae–Sanguisorbatetum officinalis* и *Solidago virgaureae–Avenelletum flexuosae*. Отличительная особенность мелкотравных и низкотравных лугов – наличие в отдельных случаях достаточно хорошо выраженного мохового покрова из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Это сближает их с сообществами луговинных тундр.

К ложбинам стока, плоским участкам и пологим склонам нагорных террас с богатыми, хорошо увлажненными почвами приурочены крупнотравяные или высокотравные луга. Для них характерны густые (ОПП до 95–98%) травостои, в которых высота основной массы растений составляет от 80 до 130 см. Наиболее постоянный и обильный компонент высокотравных горных лугов – *Calamagrostis purpurea*. Другие константные виды злаков – *Alopecurus alpinus* и *Phleum alpinum* играют в формировании сообществ подчиненную роль. Из высокотравья обычны *Aconitum septentrionale*, *Angelica archangelica*, *Crepis sibirica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Thalictrum minus*, *Veratrum lobelianum*. В нижних ярусах сообществ часто встречаются *Alchemilla* sp., *Bistorta major*, *Geranium albiflorum*, *Solidago virgaurea*, *Trollius europaeus*. Обследованные крупнотравные луга горной ландшафтной зоны могут быть классифицированы как ассоциации ***Geranio albiflori–Calamagrostietum purpureae***, ***Violo biflorae–Veratretum lobeliani***. По берегам горных ручьев монодоминантные сообщества образует папоротник *Athyrium distentifolium*. При классификации они могут рассматриваться как ассоциация ***Athyrietum distentifolii***.

На горных лугах выявлены эндемичные для Урала сосудистые растения: *Anemonastrum biarmense*, *Lagotis uralensis*, зарегистрированы редкие виды, охраняемые на региональном и локальном уровнях: *Rhodiola rosea*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Coeloglossum viride*.

Анализ сходства видового состава сообществ травянистых многолетников, формирующихся на бечевниках, пойменных и горных лугах, с использованием коэффициента Жаккара свидетельствует о более значительном флористическом своеобразии горных лугов (значения коэффициентов около 0,3).

Необходимо продолжение исследований, направленных на инвентаризацию растительного покрова Печоро-Илычского заповедника, особенно в наименее изученной горной ландшафтной зоне.

Автор выражает благодарность м.н.с. Института биологии А.Б. Новаковскому за помощь в статистической обработке материала и аспиранту Ю.А. Дубровскому, выполнявшему совместно с автором полевые исследования в 2004–2007 гг.

Литература

- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность Европейской части СССР. Л., 1980. С. 10–20.
- Железнова Г.В., Шубина Т.П. Мохообразные Печоро-Илычского заповедника. Флора и фауна заповедников. Вып. 65. М., 1998. 34 с.
- Ипатов В.С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.
- Корчагин А.А. Растительность Северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычск. гос. заповедника. 1940. Вып. 2. 416 с.
- Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 255 с.
- Таскаев А.И., Дегтева С.В. Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми: история формирования и перспективы развития // Урал: наука, экология. Екатеринбург, 1999. С. 78–98.
- Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника / С.В. Дегтева, Г.В. Железнова, Д.И. Кудрявцева, Н.И. Непомилуева, Я. Херманссон, Т.П. Шубина. Екатеринбург, 1997. 385 с.

СТЕПИ БАССЕЙНА ДОНА В ПРЕДЕЛАХ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Демина О.Н.

Ростов-на-Дону, Южный федеральный университет

Начало систематическому изучению степей Нижнего Дона было положено работами основоположников донского степеведения К.М. Залесского (1918) и И.В. Новопокровского (1921, 1940). Первая по времени «Карта растительности Донского края» была издана И.В. Новопокровским в 1921 г.

Б.Н. Горбачевым выполнена классификация растительности, проведено картографирование и разработано подробное геоботаническое районирование (Горбачев 1967, 1974; Карта..., 1973). Система классификации была основана на идеях Л.Г. Раменского с учетом предложений И.А. Цаценкина (1956). В работе использован метод растений-индикаторов, т. е. растений, характерных для данного сообщества, но устойчивых к хозяйственным воздействиям. В пределах Ростовской области Б.Н. Горбачев различал три подзоны степи и «дерновиннозлаковую полынную полупустыню».

В связи с окончанием второго тура геоботанического обследования территории области, выполненного сотрудниками института «Южгипрозем» с 1979 по 1987 гг., и продолжением этих работ лабораторией «Биоразнообразие» НИИ Биологии РГУ в рамках выполнения Госконтрактов по инвентаризации особо охраняемых природных территорий и сохранившихся фрагментов степной растительности с 2001 по 2005 гг. была создана новая Карта восстановленной растительности в масштабе 1:200 000 на цифровой основе.

В степной части бассейна Дона, в границах Ростовской области, выделяются три подзональных типа степей: разнотравно-дерновиннозлаковые степи на черноземах; дерновиннозлаковые на темно-каштановых и каштановых почвах; полукустарничково-дерновиннозлаковые на светло-каштановых почвах (Горбачев, 1974; Лавренко и др., 1991).

В данной работе приводится краткая характеристика степей бассейна Дона в пределах Ростовской области на основе флористических отличий и фитоценологических особенностей подзональных типов степей и их вариантов.

Разнотравно-дерновиннозлаковые степи (засушливые)

Настоящие разнотравно-дерновиннозлаковые степи на территории Ростовской области разделяются на пелитофитные богаторазнотравно-типчаково-ковыльные и разнотравно-типчаково-ковыльные, представленные западнопричерноморскими и восточнопричерноморскими региональными типами; а также на гемипсаммофитные, псаммофитные и петрофитные причерноморские.

Богаторазнотравно-типчаково-ковыльные на чернозёмах южных, редко на черноземах обыкновенных: *Stipa pennata*, *S. dasyphylla*, *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia*, *Campanula altaica*, *Clematis integrifolia*, *Echium russicum*, *Polygala comosa*, *Cerasus fruticosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*. Эти степи представляют наиболее мезофильный вариант, распространены на севере и северо-западе области и относятся к восточнопричерноморскому региональному типу (Карта..., 1996). Общее проективное покрытие (ОПП) составляет 85–100%.

Богаторазнотравно-типчаково-ковыльные на чернозёмах обыкновенных: *Stipa lessingiana*, *S. ucrainica*, *S. pulcherrima*, *Festuca valesiaca*, *Paeonia tenuifolia*, *Caragana frutex*, *Amygdalus nana*. Распространены в южной половине области, являются западнопричерноморскими, среди которых выделяются 2 варианта: северо-приазовский (ОПП 80–85%) и предкавказский (ОПП 75–90%).

Разнотравно-типчаково-ковыльные на черноземах южных: *Stipa pennata*, *S. lessingiana*, *S. dasyphylla*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Astragalus asper*, *Centaurea adpressa*, *Pedicularis physocalyx*. Господствуют в центральной части области и являются восточнопричерноморскими. ОПП составляет 65–75%.

Разнотравно-типчаково-ковыльные в сочетании с петрофитными сообществами на чернозёмах обыкновенных, редко южных: *Stipa lessingiana*, *S. ucrainica*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron pectinatum*, *Medicago romanica*, *Salvia nutans*, *S. tesquicola*, *Verbascum ovalifolium*. Эти степи расположены в южной части области, относятся к западнопричерноморскому региональному типу и разделяются на северо-приазовские (ОПП 70–80%) и предкавказские (ОПП 60–75%).

Разнотравно-типчаково-ковыльные приурочены к слабо дифференцированным (супесчаным) разностям почв и сильно гумусированным пескам, гемипсаммофитные: *Stipa pennata*, *Stipa borysthena*, *Festuca beckeri*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia marschalliana*. Распространены на песчаных массивах в долинах рек, среди которых наиболее крупными являются Среднедонской, Цимлянский, Митякинский, Нижнекундрюченский и Обливский, иногда приурочены к древним возвышенным террасам. Причерноморские. ОПП 70%.

Разнотравно-типчаково-ковыльные на средне- и слабогумусированных песках, псаммофитные: *Stipa borysthena*, *Festuca beckeri*, *Agropyron lavrenkoanum*, *A. tanaiticum*, *Artemisia marschalliana*, *A. arenaria*, *Thymus pallasianus*, *Astragalus tanaiticus*, *Centaurea gerberi*, *Dianthus squarrosus*, *Linaria dulcis*. Распространены наряду с гемипсаммофитными, на песчаных массивах в долинах рек. Относятся к причерноморскому региональному типу. ОПП варьирует от 20–45% до 45–65%.

Разнотравно-типчаково-ковыльные, петрофитные степи развиты, главным образом, в районе Донецкого края и относятся к причерноморскому региональному типу. Встречаются тимьянниковые сообщества в сочетании с самими тимьянниками и группировками, переходными от тимьянниковых к степным, и таким образом, здесь получают широкое распространение серийные сообщества. Изредка отмечаются полидоминантные сообщества из *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *S. pulcherrima*, *S. dasyphylla*, *S. pennata*. К господствующим злакам в ряде сообществ также относятся *Festuca valesiaca*, *Agropyron pectinatum*, *Bothriochloa ischaemum*, *Melica transsilvanica*, редко на каменистых обнажениях отмечается *Cleistogenes bulgarica*, *Ventenata dubia*, *Melica chrysolepis*. В составе сообществ представлены *Teucrium polium*, *Thymus dimorphus*, *T. calcareus*, *Artemisia lerchiana*, *A. marschalliana*, *Achillea leptophylla*, *A. nobilis*, *Euphorbia seguierana*, *Alyssum tortuosum*, *A. desertorum*, *Dianthus pseudarmeria*, *Sedum stepposum*, *Ferulago campestris*, *Ephedra distachya* и др. На меловых обнажениях тимьянники образуют оригинальные сочетания с иссопниками. ОПП 50–70%.

Дерновиннозлаковые степи (сухие)

Сухие дерновинно-злаковые степи считаются наиболее типичным выражением настоящих степей, поскольку эдификаторные синузны крупно- и мелкоплотнотерновинных злаков в их составе подавляют развитие остальных синуз (Лавренко и др., 1991). В границах области представлены западнопричерноморским, восточнопричерноморским и заволжско-казахстанским региональными типами (Карта..., 1996).

Типчаково-ковыльковые, типчаково-ковыльные и житняково-типчаково-ковыльковые на южных солонцеватых черноземах, редко темнокаштановых солонцеватых почвах: *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron pectinatum*, *Koeleria cristata*, *Tanacetum achilleifolium*, *Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata* и *Crinitaria villosa*. Восточнопричерноморские. Редко образуют комплексы с типчаково-лерхопопынными, типчаково-ромашниковыми и типчаково-грудницевыми сообществами на солонцах каштановых. Распространены в центральной и северо-восточной части области. ОПП 65–75%.

Типчаково-ковыльковые и типчаково-ковыльные сообщества на темно-каштановых и каштановых солонцеватых почвах: *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *S. ucrainica*, *Festuca valesiaca*, *Limonium sareptanum*, *Caragana frutex*, *C. scythica*, *Calophaca wolgarica* (фон, ОПП 65–75%) в комплексе с типчаково-лерхопопынными и типчаково-ромашниковыми (*Tanacetum achilleifolium*, *Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata* и *Crinitaria villosa*) на солонцах глубоких и средних (ОПП 55–70%), камфоросмово-чернопопынными (*Artemisia pauciflora*, *Camphorosma monspeliaca*) на солонцах мелких (ОПП 30–35%), а также типчаково-ковыльными, житняково-типчаково-ковыльковыми и мятликово-пырейно-типчаковыми на лугово-каштановых почвах (ОПП 60–70%). Обильно представлены эфемеры, эфемероиды и гемизэфемероиды: *Geranium tuberosum*, *Tulipa gesneriana*, *T. biebersteiniana*, *Prangos odontalgica*, *Ferula caspica*, *Carduus uncinatus*, *C. hamulosus*, редко отмечается *Eriosynaphe longifolia*. К северу от долины Нижнего Дона комплексность проявляется незначительно; к югу – выражена сильнее. Северный вариант тяготеет к восточнопричерноморскому региональному типу, в то время как степи, расположенные к югу от долины являются западнопричерноморскими (со *Stipa ucrainica*). **Долинный вариант** этих степей (террасные степи) по долине Западного Маныча заходят далеко на запад вместе с остепненными лугами в подзону разнотравно-дерновиннозлаковых степей.

Типчаково-ковыльковые на каштановых солонцеватых почвах (фон) (*Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Crambe tatarica*) в комплексе с лерхопопынными, прутняково-лерхопопынными, ромашниковыми на солонцах средних (20–35%) и типчаково-ковыльными, мятликово-пырейно-типчаковыми на лугово-каштановых почвах (10–20%) занимают около 80% от общей площади; 20% общей площади – лерхопопынные, прутняково-лерхопопынные, ромашниковые на солонцах средних (фон) в комплексе с типчаково-ковыльковыми на каштановых солонцеватых почвах (35–50%) и типчаково-ковыльковыми, мятликово-пырейно-типчаковыми на лугово-каштановых почвах (10–15%). ОПП соответственно варьирует от 30–40% до 70–75%. Относятся к заволжско-казахстанскому региональному типу.

Опустыненные полукустарничково-дерновиннозлаковые степи (очень сухие)

Полынно-дерновиннозлаковые опустыненные степи причерноморско-западноприкаспийского регионального типа расположены в восточной части долины Западного Маныча. Здесь выражена комплексность растительного покрова, значительно участие полукустарничковых полыней, в т. ч. *Artemisia santonica* на солонцово-солончаковых комплексах, с близким к поверхности столбчатым горизонтом: *Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron desertorum*, *Poa bulbosa*, *Artemisia lerchiana*, *A. santonica*, *A. pauciflora*, *A. taurica*, *Kochia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Limonium sareptanum*, *Alhagi pseudalhagi*, *Prangos odontalgica*, *Ferula caspica*. ОПП варьирует в пределах от 30–35% до 45–60%. Около 65% общей площади занимают типчаково-ковыльковые, житняково-типчаково-ковыльковые сообщества на каштановых солонцеватых почвах в комплексе с солончаковопопынными, прутняково-лерхопопынными, чернопопынными, камфоросмово-чернопопынными, камфоросмовыми на солонцах столбчатых солончаковатых, средних и мелких (20–35%) и типчаково-ковыльковыми, типчаково-житняковыми, житняково-пырейными на лугово-каштановых почвах (10–20%); 35% общей площади – лерхопопынные, таврическопопынные, прутняково-попынные, чернопопынные, камфоросмово-чернопопынные, камфоросмовые на солонцах средних и мелких (фон) в комплексе с типчаково-ковыльковыми, житняково-типчаково-ковыльковыми, типчаково-житняковыми на каштановых солонцеватых почвах (20–35%) и типчаково-ковыльковыми, типчаково-житняковыми, житняково-пырейными на лугово-каштановых почвах (10–20%).

Полынно-дерновиннозлаковые опустыненные степи восточнопричерноморско-прикаспийского регионального типа в пределах Ростовской области связаны с возвышенностью Ергени. Это полынно-дерновиннозлаковые сообщества на светлокаштановых солонцеватых почвах в комплексах с галофитными кустарничковыми сообществами на солонцах: 60% общей площади занимают лерхопопынно-типчаково-ковыльковые, лерхопопынно-житняково-типчаково-ковыльковые на светло-каштановых солонцеватых почвах (фон) в комплексе с чернопопынными, камфоросмово-чернопопынными, камфоросмовыми на солонцах мелких и корковых; типчаково-таврическопопынные, типчаково-ромашниковые, таврическопопынные, прутняково-лерхопопынные, ромашниковые на солонцах средних (20–35%, реже 35–50%) и на лугово-каштановых почвах (5–10%, реже 20%); 40% – чернопопынные, камфоросмово-чернопопынные, камфоросмовые на солонцах мелких и корковых; таврическопопынные, прутняково-попынные, ромашниковые на солонцах средних (фон); полынно-типчаково-ковыльные, типчаково-ковыльные, ковыльные на светло-каштановых солонцеватых почвах (20–35%, реже 35–50%); типчаково-ковыльные, пырейно-типчаковые, типчаково-житняковые, разнотравно-злаковые на лугово-каштановых почвах (5–10%, редко 10–15%).

В составе сообществ обычны *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia lerchiana*, *A. taurica*, *A. pauciflora*, *Camphorosma monspeliaca*, *Kochia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*, а также встречаются виды на западной границе ареала – *Tulipa biflora*, *Iris scariosa*, *Astragalus rupifragus*, *A. physodes*, *Colchicum laetum*, *Euphorbia undulata*, *Geranium linearilobum*.

Таким образом, как видно из приведенных характеристик, естественный растительный покров Ростовской области отличается значительным разнообразием. Распределение растительных сообществ коррелирует с почвенным покровом (Карта., 2005). Состав и структура степных сообществ изменяются в широтном и долготном направлениях по мере увеличения континентальности климата, что связано как с климатическими, так и с эдафическими (литолого-геоморфологическими) особенностями территории. Их меридиональная ориентация, в отличие от субширотного простираения в других районах степной области Евразии, определяется преобладающим влиянием Атлантики на территории западной половины области, нарастающей в восточном направлении аридизацией климата, и соответствующей сменой засушливых степей сухими, и далее – очень сухими. Климатические факторы, а также наличие на востоке области засоленных почвообразующих и подстилающих пород, связанных с палеогеографическими этапами развития территории области, способствовали широкому распространению засоленных почв и галофитной растительности.

Литература

- Горбачев Б.Н. Естественные сенокосы и пастбища Ростовской области. Ростов-на-Дону, 1967. 42 с.
 Горбачев Б.Н. Растительность и естественные кормовые угодья Ростовской области. Ростов-на-Дону, 1974. 149 с.
 Залесский К.М. Залежная и пастбищная растительность Донской области. Ростов-на-Дону, 1918. 84 с.
 Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.
 Карта растительности Ростовской области. М. 1: 600 000. Ростов-на-Дону, 1973.
 Карта восстановленной растительности Ростовской области. М. 1: 800 000. Ростов-на-Дону, 2005.
 Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы. М. 1: 2 500 000. С.-Пб., 1996.
 Новопокровский И.В. Растительность Донского края (ботанико-географический очерк) // Журн. Новочеркасск. отд. Русск. ботан. об-ва. Новочеркасск, 1921. С. 1–49.
 Новопокровский И.В. Растительность // Природа Ростовской области. Ростов-на-Дону, 1940. С. 111–140.
 Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

ВЛИЯНИЕ ПОЛНОТЫ ДРЕВОСТОЯ НА ОТПАД ДЕРЕВЬЕВ В ФИТОЦЕНОЗАХ ШИРОКОЛИСТВЕННОЙ ГРУППЫ ФОРМАЦИЙ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ИХ АРЕАЛА

Добровольский А.А., Нешатаев В.Ю.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С.М. Кирова

Отпад деревьев, являясь результатом влияния комплекса внешних и внутренних факторов, может по-разному меняться в древостоях различных пород. Данные по влиянию полноты на величину отпада в древостоях с участием широколиственных пород для Северо-Запада России до недавнего времени отсутствовали. Ранее нами были проанализированы закономерности отпада широколиственных пород в Государственном музее-заповеднике «Ораниенбаум» (ГМЗ) в зависимости от жизненного состояния и ступени толщины деревьев (Добровольский, Нешатаев, 2005, 2007; Нешатаев, Добровольский, 2006) и построены математические модели, описывающие динамику насаждений липы и дуба в зависимости от возраста и исходного жизненного состояния деревьев (Dobrovolsky, 2006; Добровольский, Нешатаев, 2007).

Целью настоящей работы является анализ зависимости отпада от сомкнутости древостоя по данным многолетних наблюдений, проведенных в древостоях с преобладанием широколиственных пород в парке ГМЗ.

В основу работы положены данные подеревной инвентаризации древесных насаждений парка ГМЗ, проведенные в 1981 г. Северо-Западным лесоустроительным предприятием и в 2003 г. ООО «НПО РАНД» с участием авторов и сотрудников СПбГЛТА и БИН РАН. ГМЗ расположен в г. Ломоносов в 40 км от центра г. Санкт-Петербург на побережье Финского залива. Площадь, занятая древесными насаждениями, составляет в парке ГМЗ около 140 га. В анализ включены данные по 11678 деревьям, местоположение которых было точно установлено с привязкой к топографическому плану масштаба 1:500. В ходе инвентаризаций для каждого дерева был определен диаметр на высоте 1,3 м, высота, категория санитарного состояния, наличие болезней и вредителей, характеристики олиственности и равномерности крон деревьев и их положения по отношению к другим деревьям. Возраст деревьев установлен либо по архивным данным, либо по косвенным признакам (высота, диаметр, габитус), а также по годичным кольцам отпавших деревьев.

Было вычислено отношение количества отпавших к 2003 г. деревьев к общему количеству живых деревьев, учтенных в 1981 г. и процент среднегодового отпада деревьев за этот период по породам и возрастным группам. Выделено три возрастные группы: 1 – младшая, возраст до 40 лет, 2 – средняя, от 41 до 100 лет, 3 – старшая, возраст более 100 лет.

Среднегодовая доля отпада деревьев (M) рассчитана по формуле:

$$M = 1 - (C/N_0)^{1/y},$$

где N_0 – количество живых деревьев при первой инвентаризации, C – количество выживших деревьев ко второй инвентаризации, y – количество лет между инвентаризациями.

Влияние полноты древостоев на отпад было оценено через коэффициент корреляции между классом сомкнутости полога и показателем размера среднегодового отпада. Для оценки достоверности различий использовали критерий Стьюдента (t_{St}). Выделено 3 класса сомкнутости:

1 – высокая сомкнутость (сомкнутость крон более 60%);

2 – средняя сомкнутость (сомкнутость крон 41–60%);

3 – низкая сомкнутость (сомкнутость крон менее 40%).

В таблицах 1–3 представлены распределения деревьев липы (*Tilia cordata*), дуба (*Quercus robur*) и клена (*Acer platanoides*) по классам сомкнутости в парке ГМЗ. Анализ данных показал, что в древостоях липы в младших возрастных группах наблюдается тенденция к уменьшению величины отпада с увеличением сомкнутости насаждения. В то же время была выявлена слабая зависимость между сомкнутостью и величиной отпада в средневозрастных и старовозрастных древостоях (табл. 1).

Таблица 1

Связь отпада деревьев липы с классами сомкнутости древесного полога и возрастом в парке ГМЗ «Орениенбаум»

Возраст	Класс сомкнутости	Количество живых деревьев в 1981 г.	Количество деревьев, отпавших к 2003 г.	Величина отпада $\pm$ SE, %/год	$t_{St\ 1,3}$	$t_{St\ 1,2}$	$t_{St\ 2,3}$
≤ 40	1	195	24	$0,50 \pm 0,002$	57,3**		
	2	862	152	$0,68 \pm 0,001$		77,3**	
	3	198	37	$0,72 \pm 0,003$			11,0**
R			-0,95*				
41–100	1	250	39	$0,61 \pm 0,002$	47,9**		
	2	590	145	$0,90 \pm 0,001$		116,1**	
	3	249	51	$0,77 \pm 0,003$			43,7**
R			-0,60				
>100	1	248	51	$0,78 \pm 0,003$	2,6*		
	2	787	158	$0,76 \pm 0,001$		5,6**	
	3	138	29	$0,79 \pm 0,005$			6,1**
R			-0,44				

Примечание: R – коэффициент корреляции между классом сомкнутости и величиной отпада; SE – стандартная ошибка; уровень значимости: * – 10%, ** – 5%.

Максимальная величина отпада деревьев дуба младших возрастных групп наблюдается в наиболее сомкнутых древостоях (табл. 2). Очень высокая корреляция между величиной отпада и сомкнутостью древостоя была обнаружена для дуба младших классов возраста. Здесь, в отличие от липы, величина отпада увеличивается с увеличением сомкнутости крон (табл. 2).

Таблица 2

Связь отпада деревьев дуба с классами сомкнутости древесного полога и возрастом в парке ГМЗ «Орениенбаум»

Возраст	Класс сомкнутости	Количество живых деревьев в 1981 г.	Количество деревьев, отпавших к 2003 г.	Величина отпада $\pm$ SE, %/год	$t_{St\ 1,3}$	$t_{St\ 1,2}$	$t_{St\ 2,3}$
≤ 40	1	78	66	$2,08 \pm 0,014$	58,6**		
	2	250	115	$1,43 \pm 0,004$		44,1**	
	3	171	61	$1,20 \pm 0,005$			36,9**
R			0,98*				
>40≤100	1	97	14	$0,57 \pm 0,005$	6,9**		
	2	179	16	$0,37 \pm 0,002$		36,2**	
	3	151	20	$0,53 \pm 0,003$			43,4**
R			0,24				
>100	1	34	4	$0,48 \pm 0,013$	15,5**		
	2	163	11	$0,29 \pm 0,002$		14,7**	
	3	105	19	$0,70 \pm 0,006$			69,8**
R			-0,49				

Примечание: условные обозначения см. табл. 1.

Изменения величины отпада деревьев клена в зависимости от сомкнутости крон аналогичны тенденциям, выявленным для дуба (табл. 3).

Таблица 3

Связь отпада деревьев клена с классами сомкнутости древесного полога и возрастом в парке ГМЗ «Ораниенбаум»

Возраст	Класс сомкнутости	Количество живых деревьев в 1981 г.	Количество деревьев, отпавших к 2003 г.	Величина отпада $\pm$ SE, %/год	$t_{St\ 1,3}$	$t_{St\ 1,2}$	$t_{St\ 2,3}$
≤ 40	1	194	123	$1,76 \pm 0,005$	28,2**		
	2	297	190	$1,77 \pm 0,004$		1,5	
	3	104	49	$1,46 \pm 0,009$			31,5**
R		0,83					
$>40 \leq 100$	1	220	79	$1,20 \pm 0,004$	65,1**		
	2	405	192	$1,46 \pm 0,002$		56,0**	
	3	214	117	$1,61 \pm 0,005$			27,0**
R		-0,99**					
>100	1	15	9	$1,70 \pm 0,073$	1,7		
	2	23	13	$1,64 \pm 0,046$		0,7	
	3	4	4	$2,27 \pm 0,317$			2,0*
R		-0,79					

Примечание: условные обозначения см. табл. 1.

Зависимость величины отпада от сомкнутости древостоя не однозначна и зависит от породы и возраста. Для старовозрастных и средневозрастных деревьев всех обследованных видов зависимость величины отпада от сомкнутости очень слабая. Анализ достоверности различий с помощью критерия Стьюдента и корреляционный анализ показали, что величина отпада старовозрастных и средневозрастных деревьев обычно выше на открытых пространствах. Это может быть связано с тем, что разреженные древостои больше подвержены ветровалу и ветролому по сравнению с сомкнутыми древостоями.

Довольно интересны результаты, полученные для деревьев младших классов возраста. Мы предполагали, что величина отпада молодых деревьев будет тем выше, чем выше сомкнутость древостоя. Наше предположение базировалось на том, что согласно многим литературным источникам максимальная величина отпада приходится на наиболее загущенные древостои молодых одновозрастных древесных групп (Сеннов, 2004). Однако наше предположение подтвердилось только для дуба и частично для клена и не подтвердилось для липы. Это может быть частично объяснено высокой теневыносливостью липы (Булыгин, 1991). Также можно предположить, что молодые деревья липы повреждаются весенними заморозками на открытых участках значительно чаще, чем в густых насаждениях (Булыгин, Ярмишко, 2000; Сеннов, 2004).

Публикация подготовлена в рамках программы Министерства образования и науки РФ «Научно-методическое обеспечение профилактики чрезвычайных и кризисных ситуаций при проведении учебных практик на объектах вузов лесного профиля» РНП.2.2.3.2.8296.

Литература

- Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. СПб.: Наука, 2000. 528 с.
- Добровольский А.А., Неиштаев В.Ю. Динамика естественного отпада древесных пород в парке ГМЗ Ораниенбаум // Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка: Сб. тез. международной научно-практ. конф. молодых ученых, 16–18 ноября 2004 г. СПбГЛТА, Санкт-Петербург. СПб.: СПбГЛТА, 2005. С. 11–12.
- Добровольский А.А., Неиштаев В.Ю. Марковская модель динамики прироста и отпада дуба в парке «Ораниенбаум» // Проблемы деградации дубрав и современные системы ведения лесного хозяйства в них: материалы научно-практического семинара, 28–30 марта 2007 г., ВГЛТА. Воронеж, 2007. С. 86–90.
- Добровольский А.А., Неиштаев В.Ю. Динамика насаждений широколиственных пород в условиях Северо-Запада и ее математическое моделирование // Мат. III всероссийской школы-конф. «Актуальные проблемы геоботаники». II часть. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. С. 326–330.
- Неиштаев В.Ю., Добровольский А.А. Динамика отпада деревьев в парке ГМЗ «Ораниенбаум» // Современные проблемы устойчивого управления лесами, инвентаризации и мониторинга лесов: материалы международной научно-технич. конф. СПб.: Севзаплеспроект, 2006. С. 254–259.
- Сеннов С.Н. Лесоводство: Учебное пособие. СПб.: СПбГЛТА, 2004. 168 с.
- Dobrovolsky A. Dynamics of natural mortality and tree structure in «Oranienbaum» park. M. Sc. Final thesis № 92. Southern Swedish Forest Research Centre. Alnarp, 2006. 41 p.

ОНТОГЕНЕЗ ФИТОЦЕНОЗОВ

Дымина Г.Д.¹, Ершова Э.А.²¹ Новосибирск, Новосибирский государственный педагогический университет² Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Вопрос филогенеза, а тем более, онтогенеза фитоценозов разработан очень слабо. Даже Б.М. Миркин (2007) в 80-х годах «впал в панику» от предложения С.В. Мейена написать статью о сравнении эволюции организмов и сообществ. Он отказался писать статью на эту тему. Исповедуемое им представление (Миркин, Наумова, 1998) о фитоценозе, как условно однородной части растительности, как результат прагматической редукции пространственного континуума не позволяет не только рассуждать о эволюции фитоценозов, но и ставит под сомнение правомочность самого существования фитоценологии как науки. Получается, что у неё нет реально существующих природных объектов. С этим трудно согласиться. Биогеоценологический уровень организации живой материи выделяется наряду с организменным, популяционно-видовым и биосферным. Основная единица его биогеоценоз является объективной реальностью и существует в определенном пространстве и времени. Видимые части биогеоценозов – фитоценозы образованы устойчивыми сочетаниями видов растений. Многие их типы хорошо узнаваемы (ельник черничник, лишайниковый бор, ковыльная степь и т. д.) и известны любому геоботанику. Границы между типами сообществ не всегда четки, но переходные полосы между ними обычно уже, чем протяженность самих ценозов. Возможно находясь среди фитоценозов, мы не всегда видим эти границы. Они редко прямолинейны, чаще образуют сложную извилистую конфигурацию. Есть наблюдения, что границы между ценозами становятся четче и заметнее при обзоре растительного покрова с определённой высоты. К тому же, вопрос о границах хотя и важный, но производный от самих квантов растительного покрова (Ипатов, Кирикова, 1999).

Признание объективного существования фитоценозов позволяет ставить вопрос о их развитии. В динамике фитоценозов (Александрова, 1964; Василевич, 1983) выделяют: флуктуации, сукцессии, различные виды смен, филогенез, развитие и просто движение. Нас интересует общее свойство всех биологических систем – способность к самовоспроизведению. Оно давно изучено на уровне особей и заключается в преобразовании их с момента зарождения до конца жизни (индивидуальное развитие или онтогенез), и в течение всего времени существования вида на Земле (историческое развитие или филогенез). Согласно биогенетическому закону Мюллера-Геккеля, филогенез невозможен без генетического ряда онтогенезов. Закон сформулирован в XIX веке для организмов, но без генетической трактовки невозможно понять также эволюцию популяций, видов и их комплексов (Яблоков, 1980). По современным понятиям (Короткова, 1979; Биологический ..., 1986), организмами считаются не только особи (индивиды), но и колонии, популяции, биогеоценозы и т. д. Живым организмом, в широком смысле, является любая биологическая или биосферная целостная система, состоящая из взаимозависимых и соподчиненных элементов, взаимоотношения которых, и особенности строения детерминированы их функционированием как целого. Жизненный цикл части организмов, в выше приведенной трактовке, проходит при функциональной связи, но разобщении отдельных элементов в пространстве или (и) во времени. Таков жизненный цикл (онтогенез) многих насекомых. Среди растений (многие водоросли, мхи, папоротникообразные) онтогенез проходит через смену отдельно живущих спорофитов и гаметофитов. Относительно недавно был изучен и полный онтогенез многих ценопопуляций. Он описан в широко известных работах Т.А. Работного, А.А. Уранова и его учеников (Жукова, 1995; Восточноевропейские ..., 1994). У них за биологический квант или пространственно временную дискретность принята одна волна развития ценопопуляции. По соотношению возрастных групп особей ценопопуляции (вергинильные, генеративные, синильные) можно судить о возрасте самой ценопопуляции.

Понятие онтогенеза сообществ в отечественной литературе практически не обсуждается. По крайней мере, термин этот почти не употребляется. Возрастные циклические изменения, происходящие в лесах в связи с изменением возраста эдификаторов (Работнов, 1983), с понятием онтогенез не связывается. Что же является биологическим квантом-организмом, проходящим полный онтогенез (или жизненный цикл) на биогеоценологическом уровне организации жизни? Описываемые геоботаниками фитоценозы не могут рассматриваться как таковые. При естественном ходе процесса развития они не самовозобновляются, сменяясь другими ценозами. Они являются лишь одной из стадий сукцессионного ряда (СР). Число СР каждого географического ландшафта ограничено. Из-за перераспределения воды рельефом, в умеренных широтах, обычно выделяют ксерархный, мезархный и гидрархный ряды (Clements, 1928; Разумовский, 1981). В пределах их могут быть выделены лито-, псаммо- и геосерии. Возможно число СР конкретного ландшафта определяется числом энтопиев или местоположений (Раменский, 1938, 1971) в нем. Л.Г. Раменский отличал местоположения от местобитаний и характеризовал первые в основном тремя первичными главными показателями: рельеф, материнская порода и гидрологические условия. В СР, при непрерывном их развитии, последовательно сменяют друг друга различные типы фитоценозов, носящие название серий или стадий. Число их в СР может быть разным в

зависимости от способа выделения типов сообществ. Так как стадии постепенно сменяют друг друга, и в них идет эстафета видов по Эглеру, то между фитоценозами стадий наблюдается временной, а при классификации таксономический континуум. Два последних континуума не нарушают целостности и относительной пространственной дискретности самих СР.

Все сообщества определенного района входят в какой-то из СР, не являются исключением даже агрегации. Это начальные стадии СР. Они могут быть очень разноликими. В них ещё слаб фитоценотический отбор и действует правило (или закон) первого поселенца, но число пионерных видов каждого ландшафта, особенно способных доминировать, также определено и ограничено. В агрегациях каждого из рядов наряду с видами убиквистами можно выделить и виды индикаторы конкретного СР. Закономерности развития СР описаны во многих работах. Каждый ряд при непрерывном развитии заканчивается климаксовым или субклимаксовым сообществом. Оценка климаксового фитоценоза неоднозначна. Традиционно это конечное устойчивое состояние растительного сообщества, находящегося в равновесии с окружающей средой, состав его более или менее постоянен в течение длительного времени. Какое то время это действительно так, но длительно такое состояние продолжаться не может. Накапливается все больше фактов, обзор которых частично дан Г.Д. Дыминой (1987), нестабильности старых климаксовых сообществ. Они распадаются естественным путем, в виду достижения образующими их видами, особенно доминирующими и эдификаторными, предельного возраста. В этом состоянии они ослаблены и более подвержены влиянию внешних факторов (пожары, ветровалы, фито – и зоофаги и т.д.). Эти факторы сопровождали всю эволюцию СР и с этой точки зрения не являются случайными. Разрушением климаксового сообщества и заканчивается онтогенез конкретного сукцессионного ряда. Наглядный пример такого явления, циклическое возобновление лесов из *Abies balsamea* (по Sprugel, 1976), описанное с приведением рисунка В.И. Василевичем (1983). В травяных сообществах наблюдается тоже самое. Ещё И. Пачоский (1917) писал, что после 15 лет заповедывания степей в Аскании-Нова, на месте отмирающих старых дерновин ковыля тырсы, появляются малолетние виды бурьянистых залежей. Их сменяют многолетние корневищные злаки. Молодые дерновины ковыля сразу на месте старых не растут. Позже это подтверждено и другими исследователями (Семенова-Тянь-шанская, 1981).

В зависимости от степени и характера разрушения климаксового или субклимаксового сообщества, новый СР начинает развиваться (самовоспроизводиться) с самых первых или более поздних стадий. В зависимости от площади нарушения это происходит на большой территории или на небольших участках равных парцеллам Дылиса, микрофитоценозам Ярошенко или серулям Клементса. Сочетания разновозрастных участков (стадий) СР создает мозаику растительного покрова. Представление об онтогенезе фитоценозов было развито Ф. Клементсом (Clements, 1928). К сожалению, ни одна из его работ до сих пор не переведена на русский язык. Многочисленные критики упрекали Клементса за то, что он считал климатический климакс неизменным, но это относится к климаксу как к типу. Также относительно неизменен и вид в пределах своего исторического существования. Как индивид климакс-формация, по Клементсу, растет, созревает и умирает как организм. Далее она вновь самозарождается, повторяя точно, в более важных чертах, ступени своего развития. Настало время более спокойно отнестись к сравнению сукцессионной серии с завершающим её климаксовым сообществом с индивидуальным развитием организма. При этом организм следует понимать, как методологический принцип, требующий целостного подхода к изучению объектов органической природы; один из компонентов системного подхода (Большой..., 1994).

Трудность в понимании и изучении онтоценогенезов связана с их значительной длительностью, сопоставимой с продолжительностью работы исследователя. Прохождение одного сукцессионного цикла в травяных сообществах обычно равняется нескольким десяткам, а в лесных – сотням лет. Легче и наиболее наглядно смена сукцессионных циклов воспринимается палеоботаниками, которые могут наблюдать за сменой сообществ за длительный период исторического времени. В геологических разрезах ими описываются палеосукцессионные ряды, в которых наблюдаются рекуррентные, т.е. возвращающиеся или повторно появляющиеся сообщества (Красилов, 1972). Не нужно путать эволюцию сообществ (филоценогенез) и онтоценогенез. В данной работе речь идет только о последнем. Эволюция сообществ это смена типов СР и завершающих их климаксовых сообществ.

Циклические повторения СР определяются постоянно идущими биогеохимическими циклами В.И. Вернадского (1967). Круговорот веществ и энергии в них осуществляется жизнедеятельностью организмов. Благодаря фотосинтезу и непрерывно действующим циклическим круговоротам биогенных элементов, создается устойчивая организованность биосферы Земли. Биогеохимические циклы, идущие в онтогенезе биогеоценозов, практически не изучены. Элементы такого круговорота описаны Р. Теркингоном, Дж.Л. Харпером (по Миркину, 1982) на перманентном пятидесятилетнем пастбище в Англии, где под влиянием различных видов растений циклически изменяется содержание азота в почве. По наблюдениям Теркингона и Харпера клевер и райграс растут вместе, дифференцируя экологические ниши за счет различия жизненных форм и ритмов сезонного развития. Накопив значительное количество азота, клевер угасает, так как в новых условиях возрас-

тает конкуренция нитрофильных злаков, вначале райграса, а затем лисохвоста и ежи. Два последних вытесняют и райграс, но при уменьшении количества азота сами вытесняются олиготрофами (душистый колосок и полевица тонкая). Далее происходит новое внедрение клевера в медленно растущие дерновинки олиготрофных злаков. Вновь появляется райграс, цикл замыкается. Единственный способ установить конечным элементам (минеральным веществам) свойства бесконечных, это придать им циклическое движение, заставить их вращаться в круговоротах (Титов, 1952). Это и происходит в СР. В онтогенезе биогеоценозов играют роль и циклические биофизические процессы (криогенные, эрозийные и т.д.).

Сукцессионный ряд это исторически сложившаяся, самовозобновляющаяся морфо-функциональная система, биологический квант (или организм) биогеоценологического уровня организации материи. Сукцессионный ряд следует рассматривать как его жизненный цикл (или полный онтогенез), а сам ряд правильнее называть сукцессионным циклом. Без признания существования онтоценогенеза развитие фитоценологии не сможет продвигаться вперед, потому что эволюция всего живого идет через онтогенезы.

Литература

- Александрова В.Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.-Л., 1964. Т. 3. С. 300–432.
 Биологический энциклопедический словарь. М., 1986. 831 с.
 Большой энциклопедический словарь. М., 1994. 1628 с.
 Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.
 Вернадский В.И. Биосфера. М., 1967. 376 с.
 Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. М., 1994. 364 с.
 Дымина Г.Д. Онто- и филогенез. Объем основной эволюирующей единицы фитоценозов. Препринт. Новосибирск, 1987. 53 с.
 Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
 Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб., 1999. 316 с.
 Короткова Г.П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л., 1979. 294 с.
 Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972. 207 с.
 Миркин Б.М. Рецензия на работу R. Turkington, J.L. Harper The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. Journal of Ecology, 1979, 67, p. 201–218. // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 395–398.
 Миркин Б.М. Острова архипелага «память». Уфа, 2007. 248 с.
 Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.
 Пачоский И. Описание растительности Херсонской губернии. 2. Степи. Херсон, 1917. 366 с.
 Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.
 Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.
 Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.
 Раменский Л.Г. Избранные работы. Л., 1971. 333 с.
 Семенова-Тяньшанская А.М. Режим охраны растительного покрова заповедных территорий // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 7. С. 1060–1067.
 Титов И.А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М., 1952. 469 с.
 Яблоков А.В. Фонетика. М., 1980. 132 с.
 Clements F. Plant succession and indicators. New York, 1928. 453 p.

СТРУКТУРНО-ДИНАМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАРЕЛИИ НА МНОГОВЕКОВОМ УРОВНЕ (С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГИС-ТЕХНОЛОГИЙ)

Елина Г.А.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследование растительности голоцена и позднеледниковья в динамическом аспекте опирается на очень большой фактический материал, обобщенный в ряде публикаций (Елина, 1981; Елина и др., 1984; 2000, 2005 и многие др.). И только на заключительном этапе составлены мелкомасштабные рисованные карты палеорастительности, привязанные к шести временным срезам: 10300, 9500, 8500, 6000, 3500, 1200 л.н. (с допуском ± 100 лет). В 2002 г. эти карты были переложены на среднемасштабную цифровую карту Карелии, но по насыщенности информацией они оказались более близки к мелкомасштабным картам. И все же на них удалось показать не только зонально-подзональные полосы, но и формационный состав растительности.

В настоящей статье впервые делается анализ структуры палеорастительности цифровых карт Карелии, которые сопровождаются обновленной легендой. В ней представлен 31 синтаксон двух иерархически соподчиненных рангов. Структура синтаксонов легенды, разработанная ранее (Елина и др., 2000), сохранена и в электронных картах. Самым крупным, в ранге, примерно, типов растительности, подчиняются более мелкие –

в ранге формаций или их сочетаний. Выделяются аazonальные (перигляциальные) и зональные (тундровые и таежные) палеосообщества.

Легенда к картам палеорастительности

ПЕРИГЛЯЦИАЛЬНЫЕ (тундростепные) палеосообщества (ПС): **1)** Полынно-маревые и разнотравные; **2)** Перигляциальные в сочетании с тундрами.

ТУНДРОВЫЕ ПС: **3)** Кустарничковые нерасчлененные, **4)** Кустарничковые с березой.

ЛЕСОТУНДРОВЫЕ ПС: **5)** Березовые редколесья, **6)** Березовые редколесья в сочетании с тундрами.

СЕВЕРОТАЕЖНЫЕ ПС: **7)** Березовые осветленные в сочетании с тундрами, **8)** Березовые, **9)** Березовые с сосной или сочетания березовых с сосновыми, **10)** Сосновые в сочетании с березовым криволесьем или тундрами, **11)** Сосновые, **12)** Сосновые с березой или сочетания сосновых с березовыми, **13)** Сосновые с елью или сочетания сосновых с еловыми, **14)** Сосновые в сочетании с болотами, **15)** Еловые в сочетании с горным березовым криволесьем.

СРЕДНЕТАЕЖНЫЕ ПС: **16)** Сосновые с березой или сочетания сосновых с березовыми, **17)** Сосновые зеленомошные, **18)** Сосновые с елью в сочетании с березовым криволесьем и тундрами, **19)** Сосновые с елью или сочетания сосновых с еловыми, **20)** Еловые, **21)** Еловые с сосной или сочетания еловых с сосновыми, **22)** Еловые в сочетании с болотами.

ЮЖНОТАЕЖНЫЕ ПС: **23)** Сосновые, **24)** Сосновые с елью или сочетания сосновых с еловыми, **25)** Сосновые с березой или сочетания сосновых с березовыми, **26)** Сосновые в сочетании с болотами, **27)** Сосновые с участием широколиственных пород, **28)** Сосновые с елью и с участием широколиственных пород, **29)** Еловые, **30)** Еловые с сосной или сочетания еловых с сосновыми, **31)** Еловые с участием широколиственных пород.

В соответствии с форматом и содержанием легенды разработана ее цветовая гамма. Знакам легенды с доминированием одной формации придан один сплошной цвет: ельникам – от сиреневого до малинового, соснякам – оттенки оранжевого, березнякам – зеленого. В сочетаниях формаций использованы те же краски, но показаны они косой штриховкой из двух цветов, где полоса преобладающей формации шире второстепенной.

При визуальной оценке карт того или иного временного среза выделяются прежде всего преобладающие по площади формации. Поэтому только детальный структурный анализ позволит объективно оценить особенности растительности в ее динамике. Полученные цифровые карты по указанным временным срезам дают основание для решения двух задач: 1) структурно-динамического анализа палеорастительности, 2) анализа динамики зонально-подзональных ботанико-географических полос. Обе задачи основаны на использовании единой легенды, которая приведена выше. Показательными получились такие цифры: синтаксоны, в которых преобладает одна формация, составляют 29%, сочетания двух формаций – 23%; остальные, менее определенные по статусу, как, например, ПС «сосновые с березой или сочетания сосновых с березовыми» – 48%. Большое количество последних определяется особенностями фактического материала и мелкоконтурностью геолого-геоморфологических выделов Карелии. Такие синтаксоны будут выражаться в природе по-разному: в форме выделов сосновых лесов с примесью березы, или перемежающихся друг с другом отдельных выделов сосновых и березовых лесов.

Можно ли устанавливать степень достоверности карт прошлой растительности, сравнивая ее с современной? Вероятно, в определенной степени можно, если привлекать карты растительности соответствующих ботанико-географических зон. Например, в карте современной растительности Карелии масштаба 1:500000 Т.К. Юрковской приведены 10 знаков, из них 8 – лесные и 2 – болотные (Елина и др., 2000). А в близкой к ней по времени и состоянию природной среды карте временного среза 1200 л.н. выделено всего 8 лесных знаков. Видно, что какое-то сходство имеется.

Структурно-динамический анализ палеорастительности основан на количественном и качественном анализе синтаксонов легенды карты каждого временного среза. ГИС-технологии дают возможность определить площадь каждого выдела, а отсюда и их процентное соотношение. Казалось бы, чем далее по времени отстоит закартированная палеорастительность от современности, тем сложнее добиваться ее достоверности и тем упрощенней будет ее структура. Но это не всегда подтверждается и аргументы существуют и в положительном, и отрицательном случаях.

Все количественные данные синтаксонов (знаков легенды) в настоящей публикации представлены в цифрах, хотя наилучший вариант – одновременный показ карт и графиков структуры в цветовом варианте. Но здесь приведены только площади в % (табл.), далее предельно кратко описанные.

При отступлении Валдайского ледника, уже в аллереде (~ 12000 л.н.), началось формирование растительности. Автору же удалось составить карту только для молодого дриаса (11000–10500 л.н.). Тогда доминировали как кустарничковые тундры (№ знака легенды – 4; а далее только номер), так и березовые осветлен-

ные лесотундры, которые сочетались с тундрами (6). Большие площади занимали палеоводоемы и ледники: 29 и 17% соответственно.

Примерно через 1000 лет (9500 л.н.) ситуация изменилась очень существенно: доминирующую роль стали играть северотаежные почти чисто березовые (8) и березовые леса с сосной или сочетания березовых лесов с сосновыми (9). Но имели место еще и перигляциальные азональные ПС (1).

Еще через 1000 лет (8500 л.н.) основная роль переходит к среднетаежным сосновым лесам с березой или сочетаниям сосновых лесов с березовыми (12), с небольшим присутствием и чисто сосновых лесов (11).

Следующая карта отражает ситуацию уже через 1500 лет (6000 л.н.), когда почти безраздельно стала господствовать южнотаежная растительность, с заметным преобладанием сосновых с елью лесов или сочетаний сосновых лесов с еловыми (24). И все же довольно высока была роль лесов с доминированием сосны с примесью березы или это были сочетания сосновых лесов с березовыми (25), а также сосновых лесов с елью и с участием широколиственных пород (28) или еловых лесов с сосной или сочетаний еловых с сосновыми (30).

Количественные значения синтаксонов на картах временных срезов (площади в %); их набор (№ от 1 до 31) соответствует нумерации приведенной выше легенде

зона	№	Временные срезы, лет назад					
		1200	3500	6000	8500	9500	10500
ПГ	1					8	2
	2						3
Т	3						4
	4						34
ЛТ	5					2	
	6					3	11
СТ	7					12	
	8				2	26	
	9					31	
	10				2		
	11	23	1		11		
	12				58		
	13	23	24				
	14	6	3				
СрТ	15	2	1				
	16			12	8		
	17	4	4		19		
	18			2			
	19	11	10				
	20		2				
	21	23	24				
	22		4				
ЮТ	23			4			
	24			27			
	25			13			
	26			4			
	27			6			
	28			10			
	29		10	6			
	30	8	17	11			
	31			5			
ЭС	ПВ					18	29
	Л						17
п		8	11	11	6	6+1	5+2

Зональные синтаксоны: Т – тундровые, ЛТ – лесотундровые, СТ – северо-таежные, СрТ – среднетаежные, ЮТ – южнотаежные. Азональные экосистемы (ЭС) – перигляциальные (ПГ), палеоводоемы (ПВ) и ледник (Л).

Ближе к современности, 3500 л.н., стали преобладать среднетаежные леса: еловые с сосной или сочетания еловых с сосновыми (21), но довольно много было и северотаежных сосновых лесов с елью или сочетаний сосновых лесов с еловыми (13), а на юге территории сохранились южнотаежные леса (29 и 30).

Ситуация 1200 л.н. отличалась увеличившейся ролью северотаежных сосновых лесов (11 и 13), значительным присутствием среднетаежных еловых (21) и небольшим участием южнотаежных еловых лесов с сосной или сочетаний еловых лесов с сосновыми (30).

Темпы изменения растительности были более быстрыми в первой половине голоцена (10500–6000 л.н.), что определялось тогда большими амплитудами климатических параметров в крайних по времени положениях. Так, среднегодовая t^0 10500 л.н. составляла -10^0C ; 5500–6000 л.н. $+3^0\text{C}$. Далее, в последующие 4800 лет t^0 постепенно приблизилась к современной (Elina et al., 1995).

Анализ динамики зонально-подзональных ботанико-географических полос выполнен при обобщении данных по структуре растительности в пределах перечисленных выше временных срезов.

Первые признаки зональности проявились 10500 л.н.: ЛТ занимала 11, Т – 38%. Далее формирование зональности продолжалось более интенсивно. И главной причиной были существенные изменения климата (Климанов, 1994). Поэтому уже 9500 л.н. наряду с северной тайгой (69%), обозначилась лесотундра (5%). Еще большие территории северная тайга занимала 8500 л.н. (за счет исчезновения палеоводоемов) – 73%, и только южнее $63^0 30^1$ распространились среднетаежные леса (27%). Максимальное движение зонально-подзональных границ произошло во время климатического оптимума (5500–6000 л.н.). Преобладала южная тайга (86%). После глобального похолодания (около 4800 л.н.) началось движение вспять.

В заключение следует подчеркнуть, что структурно-динамический анализ палеорастительности, выполненный по электронным картам с интервалом 1000–1500 лет, позволил получить четкую картину ее изменений как на качественном, так и на количественном уровнях. Для растительного покрова была характерна постоянная динамичность с чередованием длительно существующих климаксных формаций с коротко живущими лабильными. Первые были присущи более-менее стабильному состоянию природно-климатической обстановки, вторые – переменам ее на стыке периодов голоцена.

Литература

- Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 159 с.
 Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.
 Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 241 с.
 Елина Г.А., Лукашов А.Д., Токарев П.Н. Картографирование растительности и ландшафтов на временных срезах голоцена таежной зоны восточной Фенноскандии. СПб.: Наука, 2005. 160 с.
 Климанов В.А. Особенности изменения климата Северной Европы в позднеледниковье и голоцене // Бюлл. МОИП. Отд. геолог. 1994. Т. 69. Вып. 1. С. 58–62.
 Elina G., Filimonova L., Klimanov V. Late glacial and Holocene paleogeography of east Fennoscandia // Climate and Environment changes of east Europe during Holocene and Late-Middle Pleistocene. Moscow, 1995. P. 20–27.

ВЛИЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА БУРОЗЁМОВ БАЙКАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Ермакова О.Д.

пос. Танхой, Байкальский государственный природный биосферный заповедник

Коротко формулу биогеоценоза можно выразить так: биогеоценоз = биоценоз (фитоценоз + зооценоз + микробиоценоз) + экотоп (эдафотоп + климатоп). При этом зооценоз понимается как всё животное население, включая и простейших, обитающих в данном фитоценозе (Сукачёв, 1972). Биогеоценоз является элементарной первичной системой, в которой осуществляется геохимическая работа организмов и где все его компоненты взаимозависимы. Особенно это заметно в системе почва – растения. Почва является материальным выражением и ярким отражением основных свойств биогеоценоза, поскольку представляет продукт, результат взаимодействия других его компонентов.

М.П. Смирнов (1970) для бурозёмообразования роль растительного компонента в биогеоценозе считает ведущей, он подчёркивает, что максимального развития данный процесс достигает под горными неморальными хвойными и хвойно-широколиственными лесами. Длительность почвообразования под лесной растительностью определяет его многофункциональную зависимость от структуры растительных сообществ, в частности от наличия мелколиственных пород в древостое и подлеске, а также от присутствия в травостое широколиственных и реликтовых видов.

Одна из основных генетических характеристик бурых почв, а именно высокая оглинённость верхней части профиля, связывается не только с физико-химическим выветриванием, но и биогенным минералообразованием; считается, что «значительная часть минеральных веществ отмерших растений служит источником для образования вторичных минералов» (Лес и почва, 1968: 574). Глинистые минералы в почвенной толще

накапливаются благодаря их слабому разрушению, поскольку агрессивность гумусовых кислот снижается основаниями и полуторными окислами, поступающими из растительного опада и подстилки. Этому способствует высокий темп разложения органических остатков, обеспечивающий интенсивный биологический круговорот элементов. Во влажных кедрово-пихтовых и пихтовых лесах Восточной Сибири в почве образуются кислые гумусовые вещества, формирующие кислую среду, но она обусловлена неагрессивными фракциями гумусовых кислот. Природа обменной кислотности связана не с водородом, а с алюминием, при насыщении которым глинистые минералы очень устойчивы к разрушению, при этом в почве при наличии кислой среды оподзоливание не выражено.

Локально представленные на хребте Хамар-Дабан бурые лесные почвы развиваются в среднегорьях северного (600 – 800 м над ур.м.) макросклона: под кедрово-пихтовыми и пихтовыми крупнотравными и папоротниковыми лесами; под кедровыми зеленомошными лесами; также они доминируют в тополёвниках и во вторичных березняках. Формирование бурых почв в несвойственной для данного типа почвообразования географической зоне определяется не только особенностями самобытных природных условий региона (гумидный климат, рано устанавливающийся мощный снеговой покров, достаточная теплообеспеченность), но и составом фитоценоза, напрямую влияющего на их экологические свойства (гидро- и терморегим, аэрация, актуальная реакция среды почвенного раствора – pH, биологическая активность).

Влияние на гидротермический режим и аэрацию.

Расходная часть водного баланса конкретной территории определяется составом лесонасаждений, поскольку интенсивность транспирации у различных пород деревьев неодинакова, и, кроме того, зависит и от местоположения произрастания. И.И. Панарин (1979) для Хамар-Дабана указывает, что интенсивность транспирации у вечнозелёных пород колеблется от 60 до 336 (мг на 1 г сырого вещества за час), у летнезелёных – от 240 до 740 мг / час. Среди вечнозелёных пород наименьшей транспирацией характеризуется ель; величина транспирации у неё, в зависимости от экологических условий, составляет 60 – 160 мг / час. У пихты сибирской транспирация укладывается в пределы от 80 до 204 мг / час. Наиболее активно из темнохвойных пород теряет воду кедр (сосна сибирская), у него величина транспирации составляет 100 – 468 мг / час. У берёзы плосколистной, как и у других рассмотренных пород, интенсивность транспирации зависит от экологических условий и варьирует в широком диапазоне, от 240 до 740 мг / час; транспирация у осины изменяется в пределах 320–500 мг / час. Такие темнохвойные породы, как ель и пихта испаряют влаги меньше в условиях большей увлажнённости. У кедра, также как и у берёзы, наоборот, в местах с более высоким увлажнением отмечается повышенная транспирация. Различная реакция на характер увлажнения в экосистеме такого важного средообразующего фактора, как древесные породы, а также способность некоторым образом его регулировать, не может не служить, в частности, причиной мозаичности физических и биологических свойств почвы. Это доказывают проведённые нами исследования гидрорежима различных разновидностей бурых лесных почв (табл.).

Среднемесячные запасы влаги, м³ / га, в бурозёмах по слоям

Месяц	Почва: бурая типичная (разрез 11) Пихтово-зеленомошный лес			Почва: бурая глеевая (разрез 14) Берёзово-злаково-осоковое редколесье		
	Глубина слоя, см					
	0–30	30–60	60–90	0–30	30–60	60–90
Февраль	1775	1195	1306	1770	1050	1000
Март	2200	1259	1525	2000	1000	1020
Апрель	1630	1690	1760	2110	1035	977
Май	1650	1730	1955	1750	1220	1210
Июнь	1665	1930	2086	1550	1150	950
Июль	1797	1758	1985	1900	1360	1020
Август	1528	1690	1895	1630	1120	940
Сентябрь	1510	1668	1870	1710	1260	964
Октябрь	1670	1786	1806	1890	1190	1000
Декабрь	1601	1553	1610	1780	1060	942

Хотя количество воды в почве под берёзовым редколесьем меньше, тем не менее здесь активно идут процессы оглеения, так как этому способствует качественное состояние почвенной влаги, находящейся на уровне, близком к полной полевой влагоёмкости – ПВ, то есть в данной ассоциации наблюдается постоянное избыточное увлажнение, в связи с чем в почве ошутим недостаток воздуха, что и определяет соответствующий окислительно-восстановительный режим почвы.

В бурых горно-лесных, лёгкого гранулометрического состава, почвах сложился интенсивно-промывной водный режим. Они обеспечиваются влагой от ВРК (влажности разрыва капиллярных связей) до ПВ (полной влагоёмкости). Тип влагонасыщения минеральных слоёв данных почв от количества выпа-

дающих осадков или притока солнечной радиации на территорию практически не зависит. Этим глубинам свойственна влажность в пределах НВ (наименьшая влагоёмкость), ПВ – НВ, ПВ. Влажность бурозёмов динамична главным образом в верхних, корнеобитаемых, слоях профиля. В различные сезоны года их влажность находится на уровне, соответствующем следующим категориям почвенной влажности: ПВ, ПВ – НВ, НВ, НВ – ВРК, ВРК. В летний период формирование качественного состояния влаги диктуется здесь как режимом выпадения атмосферных осадков, так и теплообеспеченностью региона, определяющей физическое испарение с поверхности почвы, испарение с наземных органов растений и десукцию влаги из почвы растительностью, то есть эвапотранспирацию в целом. В данных условиях процессы анаэробного разложения отсутствуют.

С лесорастительной точки зрения необходимо, чтобы при высоком содержании в почве воды в ней присутствовало и достаточное количество воздуха, не менее 20–25% от общей порозности (Вадюнина и др., 1986). Воздухосодержание в верхних гумусовых горизонтах бурых почв находится на оптимальном для произрастания растений уровне и составляет: на глубине 3–8 см в максимуме 79%, в минимуме 57%; на глубине 8–14 см в максимуме 65%, в минимуме 41%. В слое 14–24 см аэрация в основном соответствует нормальным условиям (20–27%).

Теплообеспеченность бурозёмов также определяется особенностями растительности, в частности сомкнутостью крон. Под вторичным кедрово-березовым лесом снег сходит раньше и почва весной прогревается быстрее, а летом здесь температура в гумусовых горизонтах на 2–3 °C выше, чем под затенённым кедрово-пихтовым лесом.

Влияние на актуальную реакцию среды почвенного раствора – pH и биологическую активность.

По мнению С.В. Зонна (1983), образование растительностью разнотипных лесных подстилок, продуцирующих неоднородные специфические органические вещества, действует преобразующе на почвообразующую породу и улучшает водоснабжение растений, определяя направление развития лесных почв. Минеральное питание лесных фитоценозов зависит от интенсивности и характера обмена веществ. Наиболее активными звеньями этого обмена являются опад древесного яруса и растений напочвенного покрова, а также лесная подстилка (Кулагина, 1983; Богатырёв, 1996). Есть сведения (Карманова и др., 1987), что состав пород-эдификаторов и их пространственное размещение связаны с обменом веществ между почвой и растениями; в конкретном биогеоценозе этот обмен имеет специфику, определяемую составом пород древостоя. Возвращение в биогеоценоз с ежегодным опадом вовлечённых в биологический круговорот элементов и перевод их в подвижные формы в процессе минерализации подстилки имеет для почвообразования большое значение. Накапливаемый в опаде биогенный кальций, нейтрализуя кислые продукты распада органических остатков и уменьшая подвижность комплексных соединений фульвокислот с гидратами полутвердых окислов, способствует бурозёмообразованию (Быковская, 1983).

Нашими исследованиями установлено, что в общей массе опада в хвойных фитоценозах северного макросклона Хамар-Дабана масса опада листопадных пород весьма значительна. В общей массе опада за год опад берёзы в различных растительных ассоциациях составляет от 22 до 53%. Максимальное превышение опада листьев берёзы относительно хвои кедра характерно для середины сентября; в различных фитоценозах оно изменяется от двух до семи раз. Опад берёзы превышает накопление опада пихты в 2–29 раз. Доля опада рябины от суммы массы всего опада за год в различных фитоценозах колеблется от 5 до 36%. В пихтовом лесу во второй декаде сентября зарегистрировано максимальное превышение массы опада рябины относительно массы опада хвойных пород: относительно опада кедра в 7–8 раз; относительно опада пихты в 7–30 раз. Высокозольный опад листопадных пород древесного яруса и подлеска нейтрализует кислотность, продуцируемую кедром. Это способствует формированию специфического, с преобладанием бактериальной флоры (разлагающей в основном легкогидролизуемый мягкий опад), почвенного микробиоценоза, определяющего преобладание процессов бурозёмообразования.

По нашим данным, протееолитическая и целлюлозолитическая активность бурых почв существенно выше в фитоценозах с маломощной, 1–2 см, подстилкой и наличием крупнотравных видов в составе их травянистого яруса. В зеленомошных фитоценозах с мощной, 5–7 см, гигроскопичной моховой подстилкой, под которой создаются условия анаэробного разложения в результате переувлажнения, влекущего за собой недостаток воздуха в почвенных порах, активность целлюлаз гораздо ниже.

Зависимость ряда экологических свойств бурых лесных почв северного макросклона хр. Хамар-Дабан от состава фитоценозов очевидна. Растительность:

- обуславливает физико-химические свойства подстилки и особенности перераспределения химических элементов в почвенном профиле;
- регулирует количество влаги в почве, влияя таким образом на её аэрацию и тепловое состояние;
- определяет гумусированность почвы и актуальную реакцию среды почвенного раствора;
- обуславливает формирование специфического микробиоценоза почвы.

Литература

- Богатырёв Л.Г. Образование подстилок – один из важнейших процессов в лесных экосистемах // Почвоведение. 1996. № 4. С. 501–511.
- Быковская Т.К. Влияние лесной подстилки различных типов леса на направление почвообразовательного процесса // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М., 1983. С. 33–35.
- Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. М., 1986. С. 146–257.
- Зонн С.В. Биогеоценологические и генетические основы классификации лесных подстилок // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М., 1983. С. 80–81.
- Карманова И.В., Судницына Т.Н. Взаимосвязь между пространственной структурой лесного сообщества и условиями его питания // Почвоведение. 1987. № 9. С. 79–88.
- Кулагина М.А. Роль опада и подстилки в обмене веществ лесных биогеоценозов Среднего Приангарья // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М., 1983. С. 106–107.
- Лес и почва / Под ред. Н.В. Орловского. Красноярск, 1968. 612 с.
- Панарин И.И. Леса Прибайкалья (типы леса, микроклимат, характеристика лесообразующих пород). М., 1979. 264 с.
- Смирнов М.П. Почвы Западного Саяна. М., 1970. 236 с.
- Сукачёв В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избранные труды. / Под ред. Е.М. Лавренко. Л., 1972. Т. 1. 420 с.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ БИОРАЗНООБРАЗИЯ СОСНОВЫХ И ЛИСТВЕННОЧНО-СОСНОВЫХ ЛЕСОВ РАЗНОТРАВНО-ВЕЙНИКОВЫХ ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА

Ерохина О.В.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Сосновые и лиственнично-сосновые леса разнотравно-вейниковые являются одним из широко распространенных типов лесов на восточном макросклоне Южного Урала. Исследования проводились в Ильменских горах (Ильменский заповедник, Челябинская область) и на хребте Нурали (Республика Башкортостан). И Ильменские горы, и хребет Нурали являются крайними восточными горными цепями для своих широт.

Ильменские горы протянулись с севера на юг на 50 км, а с запада на восток в наиболее широком месте на 12 км. Ильменские горы имеют максимальную высоту равную 747 м.

Ильменские горы сложены сиенитами, миаскитами и связанными с ними магматическими и метаморфическими горными породами Вишневогорско-Ильменогорского комплекса. Восточные предгорья сложены метаморфическими породами, гранито-гнейсами и гранитами.

Климат может быть охарактеризован как континентальный с уклоном к резко континентальному.

Растительность Ильменских гор относится к подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов бореально-лесной зоны (Горчаковский, 1975)

Нурали – невысокий, небольшой по протяженности хребет. Его максимальная абсолютная высота – 752 м, а относительные высоты – до 300 м. Длина его по подножию составляет около 15 км, а по вершинам – 8 км. Ширина составляет 1–5 км.

Хребет Нурали характеризуется сильной изрезанностью, наличием каров, а также довольно крутыми склонами (иногда крутизна склонов составляет 23–38°).

Хребет Нурали приурочен к глубинному разлому, отделяющему палеозойские эффузивно-осадочные породы Магнитогорского синклиниория от древних метаморфических толщ Урал-Тау. С запада на восток здесь выходят на поверхность: плагиоклазовые гнейсы, гарцбургиты и дуниты.

Породы, слагающие хребет Нурали характеризуются специфической (золото-платиновой и платиново-палладиевой) благороднометалльной специализацией (www.usmga.ru/russian/metallogenia/doctext19.htm).

Климат данного района можно охарактеризовать как переходный от умеренно-теплого к теплему, среднеувлажненный.

Растительный покров хребта Нурали включает в себя лесную и степную растительность с ее петрофитными вариантами.

Целью данной работы явилась оценка фиторазнообразия сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых восточного макросклона Южного Урала.

Существует несколько классификаций биологического разнообразия и соответственно различные методы и подходы к его количественной оценке.

Нами оценено биологическое разнообразие названных типов лесов через показатели альфа- и бета-разнообразия. **Альфа-разнообразие**, согласно Уиттекеру (1980), представляет собой разнообразие внутри

местообитания или внутри одного сообщества. Это собственно разнообразие в узком смысле. Оно характеризует сложность сообщества.

Бета-разнообразие обычно определяется как степень дифференцированности распределения видов или как скорость изменения видового состава, видовой структуры вдоль градиента среды. Иными словами, бета-разнообразие характеризует разнообразие между местообитаниями.

Основными показателями альфа-разнообразия растительности являются: видовое богатство (общее число видов в сообществе) и видовая насыщенность (среднее число видов на единицу площади). Для расчета видовой насыщенности сообщества определяется число видов на каждой геоботанической площадке, относящейся к определенной группе растительных сообществ; затем рассчитывается насыщенность как среднее арифметическое числа видов на этих площадках и считается стандартная ошибка среднего. Видовое богатство сообщества определяется как общее число видов в группе растительных сообществ по данным маршрутных учетов и описаний пробных площадок.

Помимо этого важным показателем является выравненность обилий видов (равномерность распределения видов по их обилию в сообществе). Высокую выравненность принято считать эквивалентной высокому разнообразию. Она максимальна, когда все виды в сообществе имеют равные значения обилий, и минимальна, когда один вид имеет обилие, значительно превышающее обилие остальных видов.

Учесть одновременно оба компонента разнообразия позволяют индексы разнообразия. Чаще всего используются индекс Шеннона и индекс Симпсона. Индекс Шеннона: $H = -\sum p_i \ln p_i$, где p_i – доля особей i -того вида, которая рассчитывается следующим образом: $p_i = n_i/N$, где n_i – число особей i -того вида, N – общее число особей. Обычно он варьирует от 1,5 до 3,5, редко превышает 4,5. Если индекс Шеннона рассчитать для нескольких выборок, то полученное распределение величин подчиняется нормальному закону.

Оценка бета-разнообразия проводилась с использованием меры Уиттекера и коэффициента Серенсена-Чекановского. Мера Уиттекера рассчитывалась следующим образом: $b_w = S/\alpha - 1$, где S – видовое богатство, а α – видовая насыщенность. Коэффициент Серенсена-Чекановского представляет собой отношение числа общих видов в двух списках к среднему числу видов: $K = 2c/(a+b)$, где c – число общих видов, a – число видов в первом описании, b – число видов во втором описании.

Статистическая обработка данных проводилась в программе Statistica 6,0. При проверке всех статистических гипотез использовался 5% уровень значимости.

Приводим некоторые результаты оценки биологического разнообразия разнотравно-вейниковых сосновых и сосново-лиственничных лесов Южного Урала.

В результате исследования выявлено, что в сосновых и лиственнично-сосновых лесах разнотравно-вейниковых хребта Нурали произрастает 129 видов сосудистых растений, относящихся к 33 семействам, 100 родам, а также 28 видов мхов и 6 видов лишайников.

В сосновых и лиственнично-сосновых лесах разнотравно-вейниковых Ильменских горах произрастает 145 видов сосудистых растений, относящихся к 40 семействам и 106 родам, а также 32 вида мхов и 13 видов лишайников.

Были выделены наиболее многовидовые семейства. Они представлены в табл. 1.

Таблица 1

Ведущие семейства сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурали и Ильменских гор

ранг семейства	хребет Нурали			Ильменские горы		
	название семейства	число видов	% от общего числа видов	название семейства	число видов	% от общего числа видов
1	<i>Asteraceae</i>	17	13,18	<i>Asteraceae</i>	18	12,41
2	<i>Poaceae</i>	15	11,68	<i>Poaceae</i>	16	11,03
3	<i>Rosaceae</i>	13	10,08	<i>Rosaceae</i>	15	10,34
4	<i>Caryophyllaceae</i>	12	9,30	<i>Fabaceae</i>	13	8,96
5	<i>Fabaceae</i>	9	6,98	<i>Apiaceae</i>	7	4,83
6	<i>Ranunculaceae</i>	6	4,65	<i>Caryophyllaceae</i>	6	4,14
7	<i>Violaceae</i>	5	3,88	<i>Ranunculaceae</i>	6	4,14
8	<i>Apiaceae</i>	4	3,10	<i>Scrophulariaceae</i>	6	4,14
9	<i>Campanulaceae</i>	4	3,10	<i>Violaceae</i>	6	4,14
10	<i>Lamiaceae</i>	4	3,10	<i>Lamiaceae</i>	5	3,45

Сравнение этих спектров проводилось с помощью коэффициента корреляции Кэндела (Шмидт, 1980). Корреляция между ними статистически высоко значима ($\tau=0,73$; $p=0,002$). Большое сходство данных спектров обусловлено тем, что изучаемые сосновые и лиственнично-сосновые леса разнотравно-вейниковые относятся к одному типу растительности (лесному) и расположены на восточном макросклоне Южного Урала.

Видовая насыщенность определялась как среднее число видов, приходящееся на одну площадку. Значения видовой насыщенности и стандартное отклонение приведены в табл. 2.

Таблица 2

Видовая насыщенность сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурали и Ильменских гор

местоположение	Видовая насыщенность	Стандартное отклонение для видовой насыщенности
Ильменские горы	43	8
Хребет Нурали	39	6

Сравнение сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурали и Ильменских гор по данному показателю проводилось с помощью t-критерия Стьюдента. Статистически значимых отличий выявлено не было ($t = -1,55$; $p = 0,13$). Это позволяет объединить 2 выборки и рассчитать видовую насыщенность для сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых в целом. В среднем на одну площадку приходится $41 \text{ вид} \pm 7$.

Помимо числа видов важным компонентом биологического разнообразия является также выравнивание обилий видов. Для того чтобы одновременно учесть оба компонента разнообразия проводились расчеты индекса Шеннона для каждого описания. Средние значения индекса Шеннона и стандартное отклонение приведены в табл. 3.

Таблица 3

Индекс Шеннона для сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурали и Ильменских гор

Местоположение	Среднее значение индекса Шеннона	Стандартное отклонение для индекса Шеннона
Ильменские горы	3,69	0,21
Хребет Нурали	3,56	0,15

Совокупность значений индекса Шеннона, рассчитанных для ряда описаний, соответствует нормальному распределению (Мэгарран, 1992). Это позволяет использовать t-критерий Стьюдента для сравнения сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурали и Ильменских гор по этому показателю. Выявлены статистически значимые различия в значениях индекса Шеннона (выравниваемости обилий) изученных сообществ ($t=2,62$; $df=54$; $p=0,01$).

Это свидетельствует о том, что обилия видов в Ильменских горах более выровнены, чем на хребте Нурали. Следовательно, альфа разнообразие выше.

Значения меры Уиттекера, рассчитанные для сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых Ильменского заповедника и хребта Нурали представлены в табл. 4.

Таблица 4

Значения меры Уиттекера для сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурали и Ильменских гор

Показатель	Ильменский заповедник	Хребет Нурали
Мера Уиттекера	3,4	3,2

Такие значения меры Уиттекера свидетельствуют о довольно высоком бета-разнообразии сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых восточного макросклона Южного Урала.

Об этом же свидетельствуют **значения коэффициентов сходства Серенсена-Чекановского**. Значения коэффициентов сходства, рассчитанные для сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых Ильменского заповедника, колеблются от 0,19 до 0,75. Значения коэффициентов сходства, рассчитанные для сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурали, колеблются от 0,12 до 0,36.

Наиболее наглядно отобразить сходство между описаниями позволяет **дендрограмма по методу Варда**. Основным принципом этого метода является минимизация увеличения внутригрупповой дисперсии расстояний между объектами на каждом этапе их объединения в группы. При этом в качестве меры расстояния обычно берется евклидово расстояние.

Построение дендрограммы проводилось также в программе Statistica 6.0. При кластеризации описания объединились в 5 групп. Различия между группами достоверны.

Исходя из полученных данных, сделаны выводы.

Изученные сосновые и лиственнично-сосновые леса разнотравно-вейниковые характеризуются довольно высоким альфа-разнообразием (видовая насыщенность равна $41 \text{ вид} \pm 7$). При этом альфа-разнообразие сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых Ильменских гор выше, чем сосновых и лиственнично-сосновых лесов разнотравно-вейниковых хребта Нурала (больше видовое богатство и выше выравниваемость обилий видов).

Сосновые и лиственнично-сосновые леса разнотравно-вейниковые восточного макросклона Южного Урала характеризуется высоким бета-разнообразием.

Полученные данные могут быть использованы для сравнительной оценки фиторазнообразия на локальном и региональном уровнях. Данная работа является этапом в мониторинговых исследованиях фиторазнообразия лесной растительности восточного макросклона Южного Урала.

Работа выполнена при поддержке гранта НШ 1025.2008.4.

Литература

- Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
 Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
 Уиттекер. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
 Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.
www.usmga.ru/russian/metallogenia/doctext19.htm

АНТРОПОГЕННЫЕ НАРУШЕНИЯ СУКЦЕССИОННОГО РЯДА ЛЕСНОЙ И КУСТАРНИКОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДОЛИНЫ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ

Ефимова А.П., Шурдук И.Ф.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Три века хозяйственного освоения территории долины Средней Лены привели к масштабным изменениям долинной лесной и кустарниковой растительности (Шурдук, Попов, 1999; Тимофеев, Шурдук, 1992, 1996). В наиболее подвергнутых антропогенному воздействию ландшафтах наблюдаются отклонения сукцессионных процессов вплоть до формирования необратимых антропогенных вариантов сукцессий (Ефимова, Шурдук, 2005; Efimova et al., 2004; Ефимова и др., 2005; Ефимова, 2006).

Изучение сукцессионной динамики лесной и кустарниковой растительности проведены на поперечной и продольной трансектах в левобережной долине р. Лены в пределах Центральной якутской низменности между 61° и 63° с. ш. Материалом послужили около 200 лесоводственно-геоботанических описаний пробных площадей, свыше 400 выделов лесотаксационных описаний Якутского лесоустроительного отряда. Лесоводственно-геоботанические описания выполнены по В.Н. Сукачеву, С.В. Зонну (1961). Названия видов сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995). Сукцессионная динамика растительности изучена по методам В.Д. Александровой (1964), Б.М. Миркина (1974). В анализе описаний применены коэффициенты участия видов растений (Ипатов, 1998). Природные условия изученной территории описаны в работах В.Г. Зольникова (1954), С.С. Коржуева (1959), Д.И. Шашко (1961), М.К. Гавриловой (1962), Г.Е. Чистякова (1962), П.А. Соловьева (1959), Е.М. Катасонова, М.С. Иванова (1973), С.А. Замолотчиковой и др. (1991), А.К. Коноровского (1974), Л.Г. Еловской, А.К. Коноровского (1978), Л.Г. Еловской (1987).

На леса и кустарниковые заросли долины Средней Лены в настоящее время оказывают воздействие той или иной степени пастбищный, селитебно-промышленный, транспортный, хозяйственно-животноводческий и земледельческий виды антропогенных факторов. Наиболее выраженным и постоянным фактором является пастбищное использование пойменных и надпойменных земель с превышением допустимых нагрузок, нарушением правил пастбищеоборота.

Как показали исследования, чрезмерный выпас крупного рогатого скота в лесных и кустарниковых сообществах в целом приводит к изменению соотношения эколого-ценотических групп видов, к изменению обилия доминантов и субдоминантов, к снижению жизнестойкости растений, к кратковременному увеличению альфа-разнообразия за счет рудеральных, пасквальных видов, затем к его снижению. Так, слабые и средние нарушения ивовых, березовых сообществ при выпасе характеризуются появлением и увеличением в травяном покрове обилия рудеральных и пасквальных видов. Слабые нарушения характеризуются появлением и довольно обильным разрастанием вегетативно размножающихся растений со стелющимися побегами (*Amoria repens*, *Potentilla anserina*) или короткими корневищами (*Poa pratensis*, *Festuca*). Спутниками этих видов являются сорные и солеустойчивые виды, такие, как: *Armoracia sisymbrioides*, *Artemisia jacutica*, *Chenopodium album*, *Descurainia sophia*, *Erysimum cheiranthoides*, *Fallopia convolvulus*, *Glaux maritima*, *Saussurea amara*, *Sonchus arvensis*. При средних пастбищных нагрузках злаки (*Poa pratensis*, *Festuca*) чаще преобладают. На по-

следних стадиях дигрессии остаются особо устойчивые к вытаптыванию виды, такие как *Polygonum aviculare* и *Plantago major*. В сообществах с сильным нарушением наблюдается угнетение травянистых растений, частичная или полная деградация подлеска, снижается жизненность верхнего яруса. На некоторых участках ивняков, произрастающих в межгрядовых депрессиях, наблюдаются сильная деформация поверхности вплоть до образования скотобойных кочек.

В хвойных лесах долины – ельниках и лиственничниках антропогенные постпастбищные нарушения проявляются в изменении соотношения лесных и луговых, рудеральных видов. Обилие боровых кустарников (*Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi* и др.) и типичных лесных видов (*Arctostaphylos uva-ursi* ssp. *erythrocarpa*, *Linnaea borealis*, роды *Pyrola*, *Orthilia*, *Moehringia lateriflora*, *Lathyrus humilis*) снижается, в последующем при возрастании нагрузки сводится практически к нулю. Возрастает участие пасквальных, сорных видов, тех же, что и в лиственных лесах и кустарниковых зарослях долины, что приводит к повышению альфа-разнообразия. Последнее впоследствии закономерно снижается за счет элиминации лесных видов. Подлесок деградирует, резко снижается жизненность кустарников. В первую очередь элиминируются гигромезофильные, затем мезофильные виды – *Spiraea salicifolia*, *Salix pyrolifolia*, затем *Ribes glabellum*. Более устойчивы ксеромезофильные, мезоксерофильные кустарники – *Rosa acicularis*, *Spiraea media*, *Salix bebbiana*. Далее элиминируются лишайники и мхи, сильно угнетается подрост и жизненность древостоя начинает неуклонно снижаться.

Многолетний антропогенный прессинг привел к антропогенным трансформациям естественной сукцессионной серии лесной и кустарниковой растительности Средней Лены. На большей части антропогенно нарушенных территорий долины наблюдается синантропизация лесной и кустарниковой растительности, сукцессионные смены направлены в сторону преобладания лугово-болотных ценозов, засоленных пустошей и опустынивания. Полная сводка лесов на надпойменных террасах Якутского участка привела к приостановлению на высокой пойме сукцессионного процесса из-за отсутствия источников обсеменения и изменения почвенно-грунтовых условий вследствие антропогенного влияния. Ряд прервался на фазе ивняков из *Salix bebbiana* и *S. pyrolifolia* и частично березовой фазе. На I и II надпойменных террасах долины Туймаады, подвергающихся наиболее сильной антропогенной нагрузке, связанной с урбанизацией, промышленной и сельскохозяйственной деятельностью, лесистость снижена до 10–15% (Тимофеев, Шурдук, 1992, 1996). На Намском участке поймы развитие лесной растительности приостановлено на березовой стадии, завершающая стадия сукцессионного ряда – лиственничная – не достигнута, так как естественный ход динамики нарушен интенсивным использованием поймы с большим превышением пастбищных нагрузок и нарушением правил пастбищеоборота.

Одним из важных аспектов изучения воздействия человеческой деятельности на растительность является выделение антропогенных направлений сукцессий. Для этого, на наш взгляд, целесообразно использовать значение коэффициента участия (КУ) (Ипатов, 1998) в сообществе синантропных видов. По нашему опыту, антропогенное воздействие показывает значение КУ, равное 0,35 и выше: $KY \leq 0,35$ индицирует низкий, фоновый уровень воздействия, $0,5 \leq KY \leq 0,35$ показывает средний, значения выше 0,5 показывают высокий уровень влияния. С применением этих значений нами в бэббаировых сообществах высокой поймы долины Средней Лены выявлено антропогенное отклонение сукцессии, представленное вариантом *Salicetum bebbianae pyroloso-fruticosum* var. *amorisosa repentis*. Вариант характеризуется решительным доминированием в покрове клевера ползучего (*Amoria repens*) и индицирует пастбищное воздействие слабой степени. На второй надпойменной террасе Средней Лены, где наблюдается нерегулируемая рекреация и чрезмерный выпас, зарегистрирована антропогенная трансформация сукцессии, представленная вариантом: *Pinetum mixtoherboso-arctostaphylosum substepposum* var. *festucosa jacuticae*. Исходная ассоциация была выделена А.И. Уткиным (1965). Предлагаемый вариант ранее был выделен П.А. Тимофеевым и др. (1994) как тип леса «сосняк разнотравный со степными видами» и характеризуется почти полной элиминацией толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi*), разрастанием устойчивых к выпасу плотнoderновинных злаков (*Festuca jacutica*, виды *Poa* и др.), осок и является отклонением, вызванным средней степенью пастбищного и рекреационного воздействия.

Раскорчевка лесов, широко практиковавшаяся в долине Средней Лены с XVIII века, привела к активизации криогенных процессов на почвах с близко залегающими грунтовыми льдами и сильнольдистыми грунтами (Еловская, Петрова, 2001). На II надпойменной террасе, где леса почти полностью сведены, нередко наблюдаются зарастающие депрессии термокарстового происхождения, ранее занятые озерами или болотцами. Длительный процесс зарастания этих депрессий реализуется через формирование особых микросериальных фитоценокомплексов. Они, как правило, имеют округлые, овальные конфигурации и весьма ограничены по площади. На первой и второй надпойменных террасах долины Туймаады эти сообщества вместе с окружающими их остепненными лугами, полынно-ковыльными степями и залежами формируют лесостепной комплекс антропогенного происхождения. Микросерии имеют преимущественно следующую схему: *Equisetosum fluviatile*–*Caricetum acutae* → *Spiraeetum salicifoliae*–*Caricetum appendiculatae* → *Salicetum brachypodae*–*pyrolifoliae*–*Caricetum vesicariae* → *Salicetum bebbianae mixtoherbosum* →

Betuletum mixtoherbosum. Фитоценокомплексы в целом отличаются большим флористическим богатством. Терминальной стадией этих фитоценокомплексов-микросерий большей частью являются березовые или березово-лиственничные насаждения, при чрезмерном выпасе ожидается трансформация в остепненные и далее в выбитые луга вплоть до опустынивания.

Таким образом, антропогенная трансформация лесной и кустарниковой растительности долины Лены характеризуется изменениями флористического состава, альфа-разнообразия, экоценоморфной структуры, снижением жизненности растений, упрощением вертикальной структуры сообществ и отклоняющимися вариантами сукцессий. Последние могут быть выявлены с применением показателей коэффициента участия синантропных видов.

Литература

- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.-Л., 1964. Т. 3. С. 300–447.
- Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии. Якутск, 1962. 51 с.
- Еловская Л.Г. Классификация и диагностика мерзлотных почв Якутии. Якутск, 1987. 172 с.
- Еловская Л.Г., Коноровский А.К. Районирование и мелиорация мерзлотных почв Якутии / Отв. ред. И.П. Щербаков. Новосибирск, 1978. 178 с.
- Еловская, Л.Г., Петрова Е.И. Современное состояние почвенного покрова долины «Туймаада» (Экологическая оценка, рациональное использование и охрана почв) // Экологическая безопасность реки Лены: Мониторинг, природные и техногенные катаклизмы. Якутск, 2001. С. 41–44.
- Ефимова А.П. Состав, структура и динамика лесной и кустарниковой растительности современной долины Средней Лены (в пределах Центральноякутской низменности): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2006. 20 с.
- Ефимова А.П., Шурдук И.Ф., Исаев А.П. Динамика лесной и кустарниковой растительности долины Средней Лены // Наука и образование. 2005. № 2 (38). С. 9–15.
- Ефимова А.П., Шурдук И.Ф. Основные черты динамики лесов долины Средней Лены // Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты. Томск, 2005. С. 77–79.
- Замолотчикова С.А., Гордеева Г.И., Зонтов М.Н., Павлов И.Д. Геокриологические условия участка поймы р. Лены (Зеленый луг) // Геокриологические исследования. М., 1991. С. 131–137.
- Зольников В.Г. Рельеф и почвообразующие породы восточной половины Центральной Якутии // Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве Центральной Якутии. М., 1954. С. 7–54.
- Ипатов В.С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.
- Катасонов Е.М., Иванов М.С. Криолитология Центральной Якутии. Якутск, 1973. 37 с.
- Коноровский А.К. Режимы мерзлотных пойменных почв долины Лены. Новосибирск, 1974. 168 с.
- Коржув С.С. Геоморфология долины Средней Лены и прилегающих районов. М., 1959. 150 с.
- Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М., 1974. 176 с.
- Соловьев П.А. Криолитозона Северной части Лено-Амгинского междуречья. М., 1959. 144 с.
- Сукачев В. Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. 144 с.
- Тимофеев П.А., Исаев А.П., Щербаков И.П. и др. Леса среднетаёжной подзоны Якутии. Якутск, 1994. 140 с.
- Тимофеев П.А., Шурдук И.Ф. Состояние зеленых насаждений окрестностей города Якутска // Человек и Север: Исторический опыт, современное состояние, перспективы развития. Якутск, 1992. С. 98–102.
- Тимофеев П.А., Шурдук И.Ф. Состояние о вопросы охраны лесов долины Туймаады // Проблемы экологии Якутии. Биогеографические исследования. Якутск, 1996. С. 101–105.
- Уткин А.И. Леса Центральной Якутии. М., 1965. 208 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Чистяков Г.Е. Русловые процессы на р. Лене в районе г. Якутска // Исследование вечной мерзлоты в Якутской республике. М., 1952. Вып. 3. С. 8–19.
- Шашко Д.И. Климатические условия земледелия Центральной Якутии. М., 1961. 264 с.
- Шурдук И.Ф., Попов В.Ф. Долина Туймаада // Приоритетные территории Российского Дальнего Востока для сохранения биоразнообразия: экологические горячие точки (обзор). Владивосток, 1999. С. 181–182.
- Efimova A.P., Shurduk I.F., Isaev A.P. Dynamics of forest ecosystems in the Middle Lena valley (Eastern Siberia) and the global climate change // Proceeding of the 5th International Workshop on Global Change: Connection to the Arctic. Tsukuba, 2004. P. 183–186.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГАЛОФИТНЫХ ЛУГОВ ХАКАСИИ

Жукова В.М., Зоркина Т.М.

Абакан, Хакассский государственный университет им. Н.Ф. Катанова

В Хакасии насчитывается около 500 озер, из них 110 озер являются засоленными, поэтому солончаковые группировки растительности приозерных котловин и речных долин занимают общую площадь 13,5 км² (Куминова, 1976). Луговые фитоценозы, как и степные, являются основным источником кормов. В силу воз-

действия антропогенного фактора и изменения гидрологического режима луга недостаточно используются под сенокосы, все чаще на них выпасают скот, что способствует обеднению флористического состава, изменению структуры и в конечном итоге приводит к дальнейшему засолению почв.

Большинство растений не способны расти при высокой концентрации солей, кроме галофитов, выдерживающих концентрации NaCl 400 мМ и более. Устойчивость растений к засолению является сложным физиологическим признаком, так как обусловлена необходимостью адаптации к трем независимым факторам: увеличению осмотического давления, к токсическому действию ионов и к оксидативному стрессу (Баранова, 2006). Для решения проблемы повышения солеустойчивости полевых культур необходимо учитывать, что многие черты структурно-функциональной организации растительных фитоценозов теснейшим образом связаны между собой и с особенностями динамики их водного баланса. Поэтому при анализе природных экосистем необходимо учитывать условия водного режима фитоценозов, который является одним из критериев оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям.

Особенностью галофитных лугов Хакасии является то, что основная площадь их находится в понижениях соленых озер, где грунтовые засоленные от озер воды зачастую находятся на небольшой глубине или выходят на поверхность. В связи с этим происходит выход чистых солей на поверхность почвы, губительно действуя на корневую систему растений.

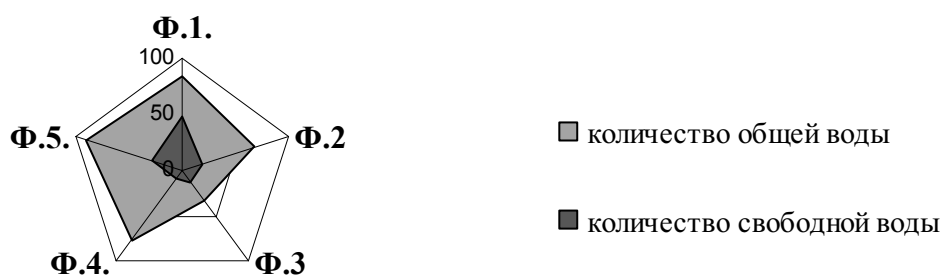
В связи с этим целью нашего исследования было изучение водного режима растительности засоленных лугов в окрестностях соленых озер Хакасии, расположенных в Минусинской котловине с 2000 г. по 2006 г.

В западной части Минусинской котловины расположено озеро Соленое (местное название Ханкуль). Вода в озере слабощелочная, сульфатно-хлоридная, натриевая, содержание солей колеблется от 35 до 41 г/л. В восточной части приозерного понижения в окрестностях озера было выделено три фитоценоза, расположенных на луговых почвах с различной степенью засоления. Наименьшей степенью засоления обладал пырейный фитоценоз (Ф1). Разнотравно – солянково – бескильницевый фитоценоз (Ф2) располагался на почвах со средней степенью засоления, а на сильно засоленных почвах выявили фитоценоз (Ф3) солянково-бескильничей. Семейственный спектр насчитывал 12 семейств, доминирующими были *Asteraceae* (25%), *Poaceae* (16%) и *Chenopodiaceae* (16%). По жизненным формам, в основном, преобладали многолетние (53%) и стержнекорневищные (78%) травы. Видовая насыщенность колебалась от 10 до 6 видов на 1 м². Общее проективное покрытие и высота растений уменьшалась с увеличением степени засоления от 100 до 80%. Изучение водного режима растений выявило, что интенсивность транспирации в фитоценозах невысокая (8,417 г/дм² за час), наиболее низкая в третьем фитоценозе (7,990 г/дм² за час). Хотя, наблюдали высокую скорость транспирации у таких видов как *Chenopodium album* L. (13,700 г/дм² за час) и *Suaeda linifolia* Pall. (17,143 г/дм² за час). Степень засоления оказывала влияние на испарение воды у отдельных видов растений. Так, в Ф1 у *Atriplex patula* L. транспирация составляла 14,285 г/дм² за час, а в Ф3 – 5,853 г/дм² за час. У растений (Ф2 и Ф3) наблюдался высокий водный дефицит (24%). В Ф3 преобладали растения с ксероморфной структурой.

Таким образом, растительность галофитных лугов с сульфатно-хлоридным типом засоления характеризовалась высокой интенсивностью транспирации с большими колебаниями испарения воды как в фитоценозах, так и между отдельными видами и высоким водным дефицитом тканей растений.

Водный режим галофитной растительности в окрестностях озера Куринка, расположенного в южной части Минусинской котловины выявил незначительные отклонения. Озеро Куринка (площадь 120 га) является бессточным, вода по составу слабощелочная, содово-хлоридно-сульфатная, общая минерализация составляет от 72 до 108 г/л. На северо-западной части озера в зависимости от степени засоления было выделено 5 луговых фитоценозов: овсяницево-пырейный (Ф1), полынно-бескильницевый (Ф2), сведовый (Ф3), осоково-разнотравный (Ф4), разнотравно-тростниковый (Ф5). В зависимости от степени засоления почвы наблюдали изменение видового состава и структуры фитоценозов. Так, у овсяницево-пырейного фитоценоза (Ф1), расположенного на луговых среднесуглинистых слабозасоленных почвах со степенью засоления (С3) 0,103%, наблюдали ярко выраженную трехъярусную структуру. Сведовый фитоценоз, произрастающий на луговом солончаке (минерализация почвы до 3,58%), имел упрощенную двухъярусную структуру. Семейственный спектр исследуемых фитоценозов насчитывал 19 семейств. Доминирующими среди них были *Asteraceae* (17,9%), *Poaceae* (17,9%) и *Chenopodiaceae* (9,7%).

Водный режим изучали у доминирующих растений фитоценозов: *Salicornia europaea* L., *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V. Krecz., *Halerpestes salsuginosa* Pall. ex Georgi. Так, в Ф1 для *Salicornia europaea* интенсивность транспирации составила 2,400 г/дм² за час, по мере увеличения засоленности почвы к Ф3 наблюдали повышение транспирации (4,000 г/дм² за час). Такую же закономерность отмечали у *Puccinellia tenuissima* от 0,450 г/дм² за час (Ф1) до 1,114 г/дм² за час (Ф3) и у *Halerpestes salsuginosa*. По общему содержанию воды в клетках у галофитов доминировали *Puccinellia tenuissima* (90%) и *Salicornia europaea* (91%). Вода находилась, в основном, в связанном состоянии в растительных клетках (рис.).



Содержание общей и свободной воды в растениях, произрастающих на засоленных почвах

В частности, во втором фитоценозе (Ф2) в растениях 48,3% воды находилось в связанном состоянии из 68% общей воды в клетках, что сопровождалось повышением у них водного дефицита. У *Puccinellia tenuissima* составил 24%, у *Halerpestes salsuginosa* – 20%. Анализ осмотического давления, определяющее пассивное передвижение воды в растении, в листьях растений засоленных почв показал, что его величина зависит от степени засоления фитоценоза. Так, растения в Ф₁, который характеризуется слабым засолением, имели осмотическое давление 53 кПа. По мере увеличения засоления почвы происходило его увеличение в растениях до 107 кПа в Ф₄. К июлю наблюдали увеличение осмотического давления в растениях до 242 кПа в Ф₃ и до 133 кПа в тканях растений в Ф₄.

В окрестностях озера Красное, расположенное ближе к центральной части Минусинской котловины, было выделено 4 фитоценоза: разнотравно-болотничево-тростниковый (Ф1), разнотравно-злаково-болотничево-полевицево-бескильничево-тростниковый (Ф2), полевицево-бескильничево-тростниковый (Ф3) и сведовый (Ф4), расположенных на почвах с разной степенью засоления от 0,3% в Ф1, 0,6% (Ф2), 1,3% (Ф3) до 1,8% в Ф4. Наиболее интегральным показателем водообмена у растений является водный дефицит тканей, анализ которого показал следующие особенности. Так, в Ф1 у растений он колебался от 13–24%, в Ф2 составил 14–30%, а в Ф3 и в Ф4, где степень засоления увеличилась в 4,5 раза водный дефицит повысился до 16–35%. В результате исследования отмечали у данных растений ухудшение водного баланса в течение всего вегетационного периода.

Таким образом, растительные сообщества, произрастающие на засоленных почвах, имеют механизмы молекулярного контроля устойчивости к абиотическим факторам. Так, они способны к комплексному ответу на солевой стресс, обусловленного реакциями специфического характера, в которых задействовано множество молекулярно-биохимических механизмов, которые на сегодняшний день интенсивно изучаются. В связи с этим галофитные растительные сообщества являются удобными природными модельными экосистемами, помогающими изучить механизмы толерантности растений к солевому стрессу, а также повысить устойчивость и продуктивность кормовых трав на засоленных почвах.

Литература

- Баранова Е.Н., Гулевич А.А. Проблемы и перспективы генно-инженерного подхода в решении вопросов устойчивости растений к засолению // Сельскохозяйственная биология. 2006. № 1. С. 39–53.
Растительный покров Хакасии / Под ред. А.В. Куминовой. Новосибирск, 1976. 423 с.

«ЦЕНОФОНД ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ» КАК ОТРАЖЕНИЕ ЕЕ ТИПОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА ЗОНАЛЬНОМ И ЛАНДШАФТНОМ УРОВНЯХ

Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю.

Москва, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов

Целью проведенной работы было создать унифицированную типологию лесной растительности, позволяющую отразить ее разнообразие на крупных территориях, таких как Европейская Россия, и адекватно сравнивать по типологическому разнообразию различные регионы меньшего масштаба. При разработке этой типологии было специально обращено внимание на то, чтобы отобразить ее соотношение с единицами других классификаций, разработанных ранее для территорий разного пространственного масштаба, а также обеспечить ее доступность для работы широкого круга исследователей и открытость для дополнений (в том числе при дальнейшем расширении ее географического охвата).

Для успешной систематизации разнообразия лесов крупной территории необходима развитая иерархическая структура классификационной системы. В классификации растительности EUNIS (Davies et al., 2004), леса выделяются как *тип растительности* по доминированию деревьев с высотой не менее 10 м во взрос-

лом состоянии. Вслед за В.Б. Сочавой (1964) и Н.Б. Ермаковым (2003), мы выделяем следующие **подтипы** лесной растительности: *бореальные леса* (хвойные сообщества таежного типа), *неморальные леса* (соответствуют листопадным сообществам умеренного климата в классификации EUNIS), *гемибореальные леса* (где в равных пропорциях присутствуют виды как бореальных, так и неморальных лесов).

Следующий уровень классификационной иерархии соответствует **классу** (в доминантной классификации единицы такого ранга не используются). В предлагаемой системе классы растительности выделяются на географической основе с учетом особенностей флорогенеза в разных климатических ситуациях четвертичного периода. Аналогичный подход был использован В.Б. Сочавой (1964) при выделении единиц высокого ранга. Основные классы лесов выделены нами на основе используемых в картографии крупных единиц лесной растительности (Растительный покров СССР, 1956) с учетом трактовки единиц высокого ранга в эколого-флористической классификации. Соотношение высших единиц предлагаемой классификационной системы и эколого-флористической классификации см. в: Ценофонд ..., 2007.

Внутри каждого класса предлагается выделять **секции** и **подсекции** (табл.) на основе состава и структуры нижних ярусов сообществ – травяного (травяно-кустарничкового) и мохового (мохово-лишайникового, лишайникового). Для разграничения секций и подсекций используется соотношение в нижних ярусах эколого-ценотических групп, состоящих из видов сходной экологии и (или) жизненной формы, которые выступают как «коллективные доминанты» (например, кустарнички, бриевые или сфагновые мхи, лишайники и т.д.). В названиях секций и подсекций использованы термины, соответствующие наиболее характерным для них коллективным доминантам (по названию эколого-ценотических групп – см. табл.).

Секции отражают – как в рамках класса, так и в пределах каждой ботанико-географической зоны – изменения видового состава лесов, связанные с наиболее существенными изменениями экологических режимов (увлажнения, кислотности, трофности почв) по всему диапазону условий, где возможно существование лесного покрова. Дополнительное разделение на подсекции отражает те же связи, но в более узком диапазоне условий. Каждая подсекция включает 1–3 эколого-флористические ассоциации.

Единицы следующего уровня соответствуют **группам типов леса** и выделяются в каждой подсекции по доминантам древесного полога. В предлагаемой классификационной системе группа типов леса является базовой единицей. Она обычно соответствует одному эколого-флористическому синтаксону самого низкого уровня (форме, фации), то есть части какой-либо эколого-флористической ассоциации, и вместе с тем включает несколько ассоциаций доминантной классификации.

Распределение по подсекциям и секциям групп типов леса может быть представлено в виде таблицы-матрицы (Ценофонд ..., 2007), в которой каждая подсекция соответствует строке, каждая группа типов – одной ячейке таблицы. Столбец матрицы объединяет группы типов из разных секций и подсекций с одинаковыми доминантами древостоя. Фактически столбец соответствует формации лесов в традиционном понимании отечественной геоботанической и лесоводственной литературы (Александрова, 1969). Таким образом, выделение формаций идет вразрез с выделением секций и подсекций, из-за чего мы не сочли возможным вводить формацию в качестве самостоятельной единицы среднего уровня, поскольку доминирование видов в древостое выступает как подчиненный признак по отношению к флористическому составу и эколого-ценотической структуре сообщества.

Матричная форма представления разнообразия лесов впервые была использована, видимо, С.Я. Соколовым (1931). Она позволяет отобразить потенциально возможное разнообразие, обусловленное как изменением экологических режимов, так и ходом сукцессий. Вместе с тем, из-за экологических ограничений не все группы типов леса, предполагаемые матрицей, могут быть реализованы в растительности. Кроме того, имеющихся геоботанических материалов может быть не достаточно для подробной характеристики еще некоторых групп типов.

При формировании типологических схем учитывалась зональная дифференциация растительного покрова, и таблицы-матрицы составлялись отдельно для следующих ботанико-географических подразделений европейской России: 1) северная тайга, 2) средняя тайга, 3) южная тайга и подтайга, 4) зона широколиственных лесов и лесостепь. Сходство и отличие зональных таблиц по набору секций и подсекций представлено в таблице.

Широкий обзор опубликованных и оригинальных материалов дает возможность на основе зональных матриц оценить разнообразие лесной растительности с помощью перечня групп типов леса. Так, для северной тайги выделено 43 группы (детально описанных – 31), для средней тайги – 40 (26); коэффициент типологического сходства этих зон по детально описанным группам (он рассчитан по аналогии с коэффициентом Жаккара) составляет 39%. Уникальными для северной тайги являются несколько лишайниковых и лишайниково-зеленомошных групп: ельники, кедровники, лиственничники, пихтарники, березняки. В средней тайге практически нет групп типов, которые были бы свойственны только этой зоне. Для южной тайги и подтайги выделено 42 (33) групп типов леса. Типологическое сходство лесов этой территории с лесами средней тайги составляет 40%. В южной тайге и подтайге уникальны группы типов сложных ельников

и производных от них осинников. Для зон широколиственных лесов и лесостепи выделено 41 (34) групп типов леса. Уникальными для этой территории можно считать ксерофильно-зеленомошные и травяные ксерофильные леса (всего 6 групп типов: сосняки, широколиственно-сосновые и мелколиственные). Типологическое сходство лесов этих зон с лесами южной тайги и подтайги составляет 43%.

Приведенные расчеты надо считать предварительными, поскольку целый ряд групп типов леса еще нет возможности описать детально.

Сопоставление секций и подсекций лесной растительности в разных зонах
(в ячейках таблицы указаны названия подсекций)

Секции	Зоны			
	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга и подтайга	Широколиственные леса и лесостепь
Лишайниковая	собственно лишайниковая			
	лишайниково-зеленомошная			
Зеленомошная	кустарничково-зеленомошная			
	мелкотравно-зеленомошная			
	высокотравно-зеленомошная	–	–	–
	–	–	–	ксерофильно-зеленомошная
Травяная	–	–	–	ксерофильная
	–	мелкотравная (бореальная)		
	–	–	бореально-неморальная	
	–	–	неморальная	
	высокотравная			–
	–	–	–	нитрофильно-влажнолуговая
	–	–	нитрофильная	
Болотно-травяная	–	болотно-травяная	мезотрофно-болотная	–
	эвтрофно-болотная			
Сфагновая	долгомошно-сфагновая			
	травяно-сфагновая			
	кустарничково-сфагновая			

Разработанную по зональному принципу унифицированную типологию лесов можно использовать также для отображения пространственной смены лесных сообществ в фитокатенах. Ранее существовало убеждение (Корчагин, 1940), что можно получить некий сводный экологический профиль для каждой лесной зоны, располагая все описанные в ней типы лесных сообществ в соответствии с последовательностью их положения в рельефе речного бассейна. Однако в действительности для каждой зоны можно построить несколько экологических профилей, характерных для разных ландшафтных условий. Например, в подтаежной зоне можно выделить, по крайней мере, три существенно различных варианта фитокатен, соответствующих равнинным ландшафтам из нескольких родов (Колбовский, 2006): моренным и зандровым на близко залегающих карбонатных породах (1); моренным на некарбонатных дочетвертичных породах (2); зандровым на некарбонатных породах (3). Для краткости изложения рассмотрим только монолитные катены, т.е. такие, где литологическое сложение однотипно по всему профилю. Ниже приведены последовательности смены сообществ различных подсекций от водораздела до водотока (или слабопроточного водоема) в каждом варианте фитокатен; названия сообществ даны по названию подсекций.

В варианте 1: неморальные на плоских водоразделах и крутых склонах – нитрофильные в водораздельных депрессиях, в тальвегах и узких поймах водотоков (или травяно-болотные в слабопроточных депрессиях);

в варианте 2: неморальные на плоских повышенных водоразделах – неморально-бореальные на пологих склонах водоразделов – неморальные на крутых склонах водоразделов и террас – нитрофильные в водораздельных депрессиях, тальвегах и узких поймах водотоков (или травяно-болотные в слабопроточных депрессиях);

в варианте 3: комплекс из бореально-неморальных и мелкотравных на водоразделах – бореально-неморальные на пологих склонах водоразделов и терраса или неморальные на крутых склонах – кустарничково-зеленомошные по краям бессточных депрессий – травяно-сфагновые и кустарничково-сфагновые в бессточных депрессиях – травяно-болотные в истоках рек – нитрофильные в тальвегах и поймах водотоков.

Наибольшая неоднородность структуры и наиболее полный набор звеньев характерны для варианта 3; в этом же варианте фитокалены наибольшую роль играют бореальные виды растений. В квазиклиматическом лесном покрове в древостое сообществ каждого звена должны доминировать соответствующие ему по экологической амплитуде виды с конкурентной или стресс-толерантной стратегией (дуб, липа, клен, ель, пихта, черная ольха). В производных сообществах их содоминантами или абсолютными доминантами являются виды берез, осина, ольха серая (послерубочные производные) и сосна (послепожарные производные или посад-

ки), иногда ель (посадки). Если катена гетеролитна, то последовательность сообществ представляет собой комбинацию перечисленных вариантов в зависимости от литологического сложения каждого звена.

Описанные выше последовательности звеньев в трех вариантах фитокатен можно представить также с помощью ассоциаций флористической классификации. Но при этом придется для сообществ одних и тех же звеньев в разных географических регионах использовать разные названия (поскольку экологически гомологичные ассоциации, в зависимости от их регионального положения, могут различаться по общему флористическому составу и диагностическим видам). Поэтому при таком способе сопоставления труднее показать экологическое подобие фитокатен, описанных в разных частях одной и той же зоны.

Литература

- Александрова В.Д. Классификация растительности: обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Континентальные гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
- Колбовский Е. Ю. Ландшафтоведение. М.: Изд. Центр «Академия», 2006. 408 с.
- Корчагин А.А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. 1940. Вып. 2. С. 3–416.
- Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» масштаба 1:4 000 000 / Под ред. Е.М. Лавренко и др. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1956. Т. 1. 460 с.
- Соколов С.Я. Типы леса восточной части Баковско-Варнавинского учебного леспромхоза // Природа и хозяйство учебных леспромхозов Лесотехнической академии. М.; Л.: Гос. сельхоз. изд-во, 1931. Вып. 2. С. 115–251.
- Сочава В.Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964. С. 167–173.
- Ценофонд лесов Европейской России. Составители: Л.Б. Заугольнова, О.В. Морозова, Т.Ю. Браславская. 2007. Доступно по URL-адресу: <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>.
- Davies C.E., Moss D., Hill M.O. EUNIS Habitat Classification Revised 2004. Report to EEA and European Topic Centre for Nature Protection and Biodiversity. October 2004. Online Available: http://eunis.eea.europa.eu/upload/EUNIS_report_2004.pdf (accessed 01.08.2006).

К ИЗУЧЕННОСТИ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ЯНСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ)

Захарова В.И., Исакова В.Г.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

По геоботаническому районированию Якутии исследуемая территория относится к Верхоянскому округу Северо-Восточной подпровинции северотаежной подзоны (Андреев и др., 1987). Этот округ охватывает высокогорья с развитием горных тундр и каменистых пустынь, а также плоскогорья с горными лиственничными лесами. В поясе горных лесов часто встречаются криофильные степи. Они приурочены к крутым южным безлесным склонам высоких древних террас и гористым коренным берегам крупных речных долин. Старейшие исследователи флоры и растительности Якутии Караваев М.Н. и Шелудякова В.А. горы Яно-Инди-гирского междуречья считали самостоятельным флорогенетическим степным центром плейстоценовой эпохи (Караваев, 1945; Шелудякова, 1948), а Юрцев Б.А. – мощным очагом концентрации реликтовой степной растительности в пределах Мегаберингии (Юрцев, 1981). Они также утверждали, что степные сообщества Северо-Восточной Азии отличаются повышенной флористической бедностью. Во флоре Яно-Инди-гирского флористического района отмечается значительное преобладание высокогорных форм среди ледниковых реликтов степей, а также ряд древних эндемичных видов таких, как *Helictotrichon krylovii*, *Agropyron jacutorum*, *A. karawaewii*, *Stellaria jacutica*, *Artemisia pubescens*, *Potentilla tollii* и др. (Караваев, 1945).

В 2007 г. нами проводились исследования по изучению степных сообществ Янского плоскогорья в верхнем течении р. Яны и её правого притока р. Адыча. Изучались степные склоны на коренном берегу р. Яны в окрестностях гор. Верхоянска (правобережье) и пос. Боронук (левобережье), пос. Борулах (р. Борулах, левый приток р. Адыча) и в нижнем течении р. Туостях (правый приток р. Адыча). Всего было обследовано 9 участков, составлено 24 геоботанических описания. Впервые в напочвенном покрове степных сообществ бассейна р. Яны изучено участие бриофитов.

Пос. Борулах, в 8 км западнее поселка, г. Баахтаах (N 67.09.12; E 134.32.44), склон восточной экспозиции, 26.06.07. Общий фон горы беловатый от ветоши прошлогодних побегов злаков и *Artemisia commutata*. Зеленый аспект создают раннелетние растения: *Allium strictum*, *Androsace filifolia*, вегетативные побеги

Artemisia commutata, *Veronica incana*. Ранневесенние виды уже находятся в фазе плодоношения и созревания семян (*Alyssum obovatum*, *Pulsatilla flavescens*). Здесь описали следующие ассоциации: в нижней части склона – прострелово-злаковую: *Festuca lenensis* – cop2, *Helictotrichon krylovii* – cop1, *Pulsatilla flavescens* – cop1, *Veronica incana* – spcop1, *Artemisia commutata*, *Carex duriuscula*, *Pedicularis venusta* – sp, остальные виды встречаются рассеянно – *Eritrichium sericeum*, *Selaginella rupestris*, *Potentilla nivea*, *Carex pediformis*, *Lappula squarrosa*, *Plantago canescens*, *Dianthus versicolor*, *Dracocephalum palmatum*, *Galium ruthenicum*, *Orostachys spinosa*, *Thymus karavaevii* и 1 куст *Juniperus sibirica*. В средней части склона – злаково-разнотравная: обилие осталось без изменения у *Festuca lenensis* и *Veronica incana*, проективное покрытие увеличилось у *Artemisia commutata* (cop1), *Androsace filifolia* (sp), появился реликтовый степной эндемик бассейна р. Яны *Potentilla tollii* (spcop1). В верхней части склона – разнотравная: наблюдается увеличение проективного покрытия у *Androsace filifolia*, *Alyssum obovatum* (spcop1), *Saxifraga spinulosa* (sp), а уменьшение у *Veronica incana* (sp), *Pulsatilla flavescens* (sp), *Potentilla tollii* (sp). Вершина горы является местом отдыха местного населения. Здесь общее покрытие растительностью составляет 40%. Редкий травостой образуют *Poa botryoides*, *Festuca lenensis*, *Artemisia commutata*, *Veronica incana*, *Saxifraga spinulosa*, у опушки леса произрастают *Aster alpinus*, здесь покрытие *Potentilla tollii* вновь увеличилось до cop1. На склоне южной экспозиции описана разнотравная ассоциация, общее покрытие растительностью 50%: преобладает *Allium strictum* (cop1), *Artemisia commutata*, *Veronica incana* (sp). Всего 37 видов. У подножья склона моховой покров представлен большими пятнами *Rhytidium rugosum*, с увеличением высоты склона его участие сокращается, остальные виды в сложении мохового покрова большой роли не играют. Небольшими пятнами на открытых незадернованных местах встречаются *Pterygoneurum subsessile*, *Syntrichia ruralis*, *Weissia* sp. В примеси с другими видами растут *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* и *Bryum caespitium*. Свидетельством давних пожаров является наличие таких видов как *Funaria hygrometrica*, *Bryum argenteum* и *Ceratodon purpureus*.

Пос. Борулах, в 3 км к северо-востоку от поселка, г. Эриэн (N 67.10.89; E 134.43.00) склон южной экспозиции, 27.06.07. В нижней части склона – овсяницево-разнотравная ассоциация: *Festuca lenensis* (spcop1), *Saxifraga spinulosa* (cop1), *Pulsatilla flavescens* (spcop1), *Veronica incana*, *Dracocephalum palmatum* – sp. Кустарники представлены единичными кустами *Rosa acicularis*, *Juniperus sibirica*. В средней части склона – разнотравная: *Veronica incana*, *Selaginella rupestris* (cop1), *Festuca lenensis*, *Saxifraga bronchialis* (spcop1), *Artemisia commutata*, *Pulsatilla flavescens*, *Androsace filifolia* (sp). В верхней части – овсяницево-полынно-разнотравная: *Festuca lenensis* (spcop1), *Artemisia commutata* (cop1), *Potentilla tollii* (spcop1), *Veronica incana* (spcop1), *Carex duriuscula*, *Bromopsis pumpehiana*, *Orostachys spinosa*, *Seseli condensatum* – sp. На вершине горы – овсяницево-разнотравная: *Festuca lenensis* (spcop1), *Veronica incana*, *Androsace filifolia*, *Pulsatilla flavescens* (spcop1). Здесь появились ранее не встреченные виды *Linum perenne*, *Pedicularis villosa* – sp. На склоне юго-западной экспозиции описали зеленомошно-разнотравную ассоциацию. Преобладает *Pedicularis villosa* (cop1), остальные виды – sp sol. Всего 43 вида. У подножья склона мхи представлены *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Eurhynchiastrium pulchellum*. На открытых участках встречается *Ceratodon purpureus*. В средней части склона появляются небольшие дернины *Pterygoneurum subsessile* в примеси с *Bryum argenteum* и *B. caespitium*. Небольшое участие принимает *Encalypta rhaptocarpa* в примеси с *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*.

Гор. Верхоянск, в 3,5 км на ЮВ, г. Лысая (N 67.31.51; E 133.26.42), 02.07.07. Здесь описали следующие ассоциации: разнотравно-овсяницевая – *Festuca lenensis* (cop1), *Potentilla tollii* (spcop1), *Veronica incana* (spcop1). Остальные виды встречаются с обилием sp – *Bromopsis pumpehiana*, *Helictotrichon krylovii*, *Poa botryoides*, *Thymus karavaevii*, *Eritrichium sericeum*, *Lychnis sibirica*, *Pulsatilla flavescens*, *Saxifraga spinulosa*, *Potentilla nivea*, *Galium ruthenicum*, *Dracocephalum palmatum*, *Carex pediformis*, *Artemisia tanacetifolia*, *Androsace filifolia*, *Allium strictum*, *Pedicularis villosum* и др. Овсяницево-лапчатковая – *Festuca lenensis* (spcop1), *Potentilla tollii* (cop1), довольно много *Carex duriuscula*, *Lychnis sibirica*, *Ephedra monosperma* – sp. Всего 22 вида сосудистых растения. Мхи растут небольшими пятнами на открытых незадернованных местах и на выходах камней. На вершине склона часто встречаются дернины *Rhytidium rugosum* и *Aulacomnium palustre* с незначительной примесью *Campyliadelphus chrysophyllus*. Отмечены седоватые дернины *Pterygoneurum subsessile* в примеси с *P. kozlovii*, *Bryum argenteum* и *B. caespitium*. На выходах камней и на отдельных камнях с мелкоземом обильно произрастают *Syntrichia ruralis*, *Grimmia longirostris* и *Grimmia* sp. Между камнями на почве обнаружена небольшая дернина *Tortella fragilis*. *Encalypta rhaptocarpa* встречается в примеси с *Ceratodon purpureus* и *Weissia* sp. На открытых участках имеются мелкие дернинки *Encalypta rhaptocarpa* в примеси с *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Tetraplodon angustatus* и *Ditrichum cylindricum*.

Пос. Боронук, в 1 км на СЗ от поселка, г. Боронук (N 67.35.05; E 133.26.53), 07.07.07. Нижняя часть склона, осочково-полынная ассоциация – преобладают *Carex duriuscula* (cop1), *Artemisia commutata* (cop2), *Veronica incana* (spcop1), остальные виды встречаются с обилием sp: *Hordeum brevisubulatum*, *Agropyron cristatum*, *Festuca lenensis*, *Androsace septentrionalis*, *Galium ruthenicum*, *Plantago canescens*. В верхней части склона – полынно-проломниково-осочковая. Ближе к опушке леса произрастают *Arnica iljinii*, *Aster alpinus*,

Minuartia verna, в средней части склона – *Potentilla tollii*, *Campanula rotundifolia*, *Thalictrum foetidum*, *Gentianella plebeja*, *Cerastium arvense*, *Serratula marginata*, *Orobanchе coerulea*. В общем аспекте горы ниже второй половины склона идет полоса красноватого фона от плодоносящих побегов *Androsace filifolia*. Выявлено 32 вида.

Пос. Боронук, в 8 км на С, г. Хатыстах (N 67.36.09; E 133.36.19), 07.07.07. Овсяницево-лапчатковая – *Festuca lenensis* (spcop1), *Potentilla tollii* (cop1), *Artemisia commutata*, *Veronica incana*, *Orobanchе coerulea* – sp. В средней и нижней части склона довольно много *Agropyron cristatum*. Вдоль тропинки встречаются небольшие куртины *Ephedra monosperma*. Всего 18 видов.

В 4 км ниже г. Хатыстах в нижней части глинисто-песчаного склона описали житняково (*Agropyron cristatum*)-полынную (*Artemisia frigida*) ассоциацию. Общее покрытие растительностью 35%. Других видов очень мало: *Artemisia commutata*, *Linaria acutiloba*, *Potentilla viscosa*. Здесь произрастают всего 13 видов. Далее по пути отметили склон со *Stipa desipiens*. В нижней части склона – злаково-разнотравная: *Stipa decipiens* (spcop1), *Agropyron cristatum* (sp), *Festuca lenensis* (sp), *Artemisia commutata* (cop1), *Pulsatilla flavescens* (spcop1), *Veronica incana*, *Androsace filifolia*, *Galium ruthenicum*, *Plantago canescens*, *Serratula marginata*, *Euphorbia discolor*, *Orobanchе coerulea* – sp.

Пос. Боронук, в 4 км ниже поселка, г. Аппыт (N 67.31.58; E 133.19.40), 08.07.07. В нижней части склона: разнотравная – *Androsace filifolia* (cop1), *Thalictrum foetidum* (cop1), *Euphorbia discolor* (spcop1). На вершине горы: овсяницево-разнотравная – *Festuca lenensis* (cop1), *Potentilla tollii* (cop1), *Veronica incana* (cop1), *Androsace filifolia*, *Orostachys spinosa* – spcop1. На этом склоне произрастает эндемичный вид Северо-Востока Азии *Stellaria jacutica* (sp). В распадке двух склонов, где более сильное увлажнение, обильно произрастают *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, также *Ceratodon purpureus*. По открытым участкам небольшими седоватыми пятнами встречаются дернины *Pterygoneurum subsessile* в примеси с *P. kozlovii*, *Bryum argenteum* и *B. caespitium*. На выходах камней с мелкоземом обильна *Grimmia longirostris*, на камнях с мелкоземом часто встречается *Syntrichia ruralis*. На вершине склона обнаружили сильно угнетенные дернины *Polytrichum piliferum*.

Р. Туостах, правый коренной берег, г. Турук (N 67.53/51; E 135.31.33), 15.07.07. Склон южной экспозиции: разнотравно-овсяницевая – *Festuca lenensis* (cop2), *Helictotrichon krylovii* (spcop1), *Artemisia commutata* (cop1), *Saxifraga spinulosa* (spcop1), с обилием sp встречаются *Stellaria jacutica*, *Thymus karavaevii*, *Veronica incana*, *Selaginella rupestris*. Здесь у выходов камней найдено маленькое пятно *Potentilla tollii*. Близ опушки леса рассеянно произрастают *Dendranthema zawadskii*, *Sedum telephium*, *Castilleja rubra*. В нижней части склона редкий травостой образует *Artemisia santolinifolia* с небольшой примесью других видов. Всего 20 видов.

Р. Туостах, г. Туллин (N 67.54.06; E 135.35.15), 19.07.07. Злаково-разнотравная: *Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *Agropyron pectinatus* (spcop1), *Artemisia commutata*, *Pulsatilla flavescens* (Cop1), *Lychnis sibirica* (spcop1), *Euphorbia discolor*, *Carex enervis*, *Allium strictum*, *Galium ruthenicum*, *Eritrichium sericeum*, *Potentilla nivea* и др. (sp). Ближе к верхней части склона *Potentilla tollii* произрастает с обилием spcop1 на небольшой площади у выходов камней. На склоне восточной экспозиции отмечена житняково-лапчатковая ассоциация: *Agropyron cristatum* – spcop1, *Potentilla tollii* – cop1, *Artemisia commutata* – sp. Всего 27 видов.

В результате проведенных исследований беслесных степных сообществ Янского плоскогорья на 9 участках выявлено 80 видов высших сосудистых растений из 62 родов и 29 семейств. По богатству и разнообразию преобладают семейства *Poaceae* (16 видов), *Asteraceae* (13), *Caryophyllaceae* (6). На этих участках, находящихся в верхнем течении р. Яны и нижнем течении р. Адыча, часто встречаемой ассоциацией являются разнотравно-овсяницевая и злаково-разнотравная. Редко отмечали житняковую и один раз – холодно-полынно-ковыльную ассоциацию. Таким образом, на данной территории распространены однообразные степные сообщества. Постоянными видами степных сообществ были: *Festuca lenensis*, *Helictotrichon krylovii*, *Pulsatilla flavescens*, *Potentilla tollii*, *Euphorbia discolor*, *Androsace filifolia*, *Veronica incana*, *Galium ruthenicum*, *Artemisia commutata*. От 5 до 7 раз встречались *Carex duriuscula*, *Lychnis sibirica*, *Silene repens*, *Thalictrum foetidum*, *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Saxifraga spinulosa*, *Potentilla nivea*, *Eritrichium sericeum*, *Thymus karavaevii*. По разнообразию богаты степные сообщества пос. Борулах (37 и 43 вида). Наименьший состав флоры выявлен в степных сообществах г. Хатыстах (18) и г. Турук (20). На остальных участках отмечено от 22 до 32 видов сосудистых растений. Эти данные показывают, что степные сообщества Янского плоскогорья обладают флористическим богатством и разнообразием. Мхи играют подчиненную роль, как и в других степных сообществах. Они растут небольшими пятнами на открытых незадернованных местах, их видовое разнообразие ограничивается 6–9 видами. Характерными и постоянными видами степных сообществ являются как относительно широко распространенные виды, предпочитающие ксероморфные условия обитания (*Abietinella abietina*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Bryum caespitium*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*), так и специфичные, выявленные только в степных сообществах

(*Pterygoneurum kozlovii*, *P. subsessile*). Из них наиболее интересным и редким является *Pterygoneurum kozlovii*, ранее известный в России всего из нескольких точек (Писаренко, 2006). На участках, нарушенных под влиянием интенсивного выпаса скота или, пожара, обильно разрастаются *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *B. caespitium*, *Funaria hygrometrica*.

Литература

- Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Перфильева В.И., Щербаков И.П. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1987. 156 с.
- Караваев М.Н. Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии // Бот. журн. 1945. Т. 30. № 2. С. 62–76.
- Писаренко О.Ю. Об изменчивости и экологии *Pterygoneurum subsessile* и *P. kozlovii* (Pottiaceae, Bryophyta) // Arctoa, 2006. Т.15. PP.169–182
- Шелудякова В.А. Растительность Северо-Востока Якутии // Докл. на I научной сессии Як. Базы АН СССР. Якутск: Гос.изд-во, 1948. С. 164–176.
- Шелудякова В.А. Степная растительность Якутского Заполярья // Тр. Ин. биол. Материалы по изучению растительности Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. III. С. 68–82.
- Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Изд-во Наука СО, 1981. 168 с.

ВЫСОТНАЯ ПОЯСНОСТЬ ВЫСОКОГОРНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНА КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

Зибзеев Е.Г.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

В статье представлены результаты сравнительного анализа высотной дифференциации высокогорной растительности восточного макросклона Кузнецкого Алатау. Исследования проводились в 1998 и 2007 гг. на двух ключевых участках – верховье р. Сарала и р. Тюхтерек.

Кузнецкий Алатау система горных массивов, расположенная между 53–56° с. ш. и 86–91° в. д., является частью Кузнецкого нагорья в составе Алтае-Саянской горной области. На юге Кузнецкий Алатау примыкает к Абаканскому хребту, на севере, постепенно снижаясь, переходит в Западно-Сибирскую равнину, с запада и востока граничит с Кузнецкой и Минусинской котловинами. Протяженность горного сооружения составляет около 300 км, наибольшая ширина – 150 км. Склоны ассиметричны: восточный относительно пологий, западный представлен системой крупных уступов. Причиной асимметрии является не только неравномерное неотектоническое поднятие, но и неодинаковое по скорости и времени опускание котловин: окраина Кузнецкой котловины лежит гипсометрически значительно ниже окраины Минусинской котловины. Данные особенности играют важную роль в формировании высотной поясности восточного и западного макросклонов.

На Кузнецком Алатау преобладает рельеф гольцового типа, характеризующийся выровненными водораздельными пространствами, представляющих собой древние поверхности выравнивания и гольцовые террасы различных уровней. Альпийские формы рельефа встречаются на хр. Тигер-Тыш. Характерной чертой рельефа центральной и южной части Кузнецкого Алатау является наличие многочисленных каров с находящимися в них озерами. Гидрологическая сеть хорошо развита. С Кузнецкого Алатау берут свое начало многочисленные притоки Томи и Чулыма. По характеру источников питания и режиму все реки относятся к рекам альпийского типа с преобладанием снегового питания.

Климатические условия Кузнецкого Алатау определяются его положением в центре Азии, а также меридиональной протяженностью. В течение всего года на данной территории господствуют континентальные воздушные массы умеренных широт. Зимой значительное влияние оказывает западный отрог Азиатского антициклона. Для высокогорной части Кузнецкого Алатау характерно преобладание отрицательных температур. По средним многолетним данным метеостанции Ненастная (1186 м над ур. м.) выпадает 1092 мм осадков в год. Большая их часть приходится на июнь–сентябрь (510 мм). Продолжительность залегания устойчивого снегового покрова в зависимости от высоты местности достигает от шести до восьми месяцев. Высота снежного покрова в подгольцовом поясе составляет 100–200 см, у верхней границы леса его мощность может достигать 300–450 см. Средний срок установления устойчивого снежного покрова – 10 октября, средний срок разрушения – 17 мая (Справочник..., 1969). Среднегодовая температура составляет –3,0 °С. Наиболее теплый месяц – июль (+12,9 °С), наиболее холодный – январь (–15,7 °С). Продолжительность периода с среднесуточными температурами выше 10 °С составляет 60–70 дней.

Согласно схеме геоботанического районирования растительного покрова Хакасии (Куминова, Маскаев, 1976) Кузнецкий Алатау принадлежит к геоботанической провинции Кузнецкого нагорья; высокогорная часть

относится к двум округам: Восточно-Кузнецко Алатаускому среднегорному темнохвойно-светлохвойному и Балыксинскому горному черневому. В.П. Седельниковым (1979) в пределах данных округов выделено три геоботанических высокогорных района: северный субальпийско-луговой, центральный лугово-болотный и южный горно-тундровый. В данной статье представлены результаты исследования первых двух районов.

Для Кузнецкого Алатау характерен гумидный горнотундрово-субальпинотипно-темнохвойный тип поясности (Седельников, 1988). В структуре поясности выражены два пояса: субальпийский и горно-тундровый.

В северном субальпийско-луговом районе верхняя граница леса проходит на высоте 1100–1150 м. над ур. м. С продвижением на юг она постепенно поднимается, и уже в центральном лугово-болотном районе проходит на высоте 1200–1300 м. Основными лимитирующими факторами, определяющими данный высотный уровень являются: количество осадков, а также химизм и структура почвы. В центральном лугово-болотном районе, одним из определяющих факторов уровня верхней границы леса, является наличие большого количества курумов. Россыпи крупнообломочного материала мощными языками спускаются до 1000 м, тем самым нарушая естественную границу распространения лесной растительности.

В структуре растительного покрова субальпийского пояса в обоих исследованных районах четко выделяются две полосы растительности: высокотравно-лесо-луговая и кустарниково-луговая.

По пологим склонам нижней части субальпийского пояса основу растительного покрова составляет субальпийское высокотравье с доминированием *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich, *Saussurea latifolia* Ledeb., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Calamagrostis langsдорффи* (Link) Trin., кедрово-пихтовые редколесья (*Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr, *Abies sibirica* Ledeb.) и криволесья (*Betula tortuosa* Ledeb.). Редколесья обычно приурочены к местам скопления мелкозема – водотокам, лощинам, террасовидным ступеням на крутопадающих крыльях антиклиналей и синклиналей. Сообщества с доминированием *Betula tortuosa* в центральном лугово-болотном районе занимают наибольшие площади, представлены в высотном диапазоне 1200–1350 м, в северном районе граница их распространения несколько снижена и проходит на высоте 1000–1250 м (Зибзеев, 2006). По довольно крутым (15–25°) каменистым склонам в амплитуде высот 1000–1400 м (особенно в центральном лугово-болотном районе) распространены сообщества с доминированием *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz. На границы лесного и субальпийского пояса папоротниковые поляны приурочены к нижним частям небольших зарастающих курумов восточной и юго-восточной экспозиции. В субальпийском поясе данные сообщества встречаются на древних маренных валах, по зарастающим курумам и крутым каменистым склонам (Лящинский, 2001). В средней и верхней частях субальпийского пояса (1250–1350 м). по хорошо дренированным пологим склонам, а также небольшим террасам встречаются луга с доминированием азиатского высокогорного вида – *Saussurea frolovii* Ledeb.

Отличительной особенностью центрального лугово-болотного района является широкое распространение осоковых и осоково-моховых болот, наибольшую ценотическую роль имеют такие осоки как *Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. limosa* L., *C. maggelanica* auct., *C. canescens* auct., *C. rostrata* Stokes in With., *C. altaica* (Gorodkov) V.I. Krecz., *C. pauciflora* Lightf. Заболачиванию данной части Кузнецкого Алатау способствует характер рельефа, а именно обширные пологие часто вогнутые склоны, пронизанные речными долинами, сглаженные водораздельные пространства со слабым дренажом, а также постоянный подток снеговой воды.

Кустарниково-луговой подпояс не образует сплошной полосы. Основу растительного покрова формируют ерники и ивняки в сочетании с субальпийскими гигромезофильными и психромезофильными лугами с доминированием *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Bistorta major* Gray, *Carex aterrima* Hoppe, *Euphorbia pilosa* L. Данный комплекс растительности широко представлен по долинам рек, ручьев, по вогнутым элементам рельефа и межгорным седловинам. В центральном лугово-болотном районе ерники формируют основной фон растительного покрова заболоченных террас нижней части субальпийского пояса. Горцовые (*Bistorta major*) и осоковые (*Carex aterrima*) луга тяготеют к пологим относительно выровненным террасам верхней части субальпийского пояса, их местообитания характеризуются избыточным увлажнением в первой половине вегетации. Щучковые луга наиболее широко распространены в северном лугово-болотном районе. Встречаются по пологим склонам и вогнутым днищам межгорных понижений нижней части субальпийского пояса, высотный диапазон распространения от 1000 до 1200 м.

Среди кустарниковой растительности субальпийского пояса необходимо отметить сообщества с доминированием *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar. Наибольшее распространение ольховники имеют в центральном лугово-болотном районе, где небольшими участками встречаются в комплексе с ерниками, но в отличие от них занимают более возвышенные дренированные местообитания. Описанные нами сообщества формируются на высотах 1230–1300 м.

На границе субальпийского и горно-тундрового пояса (1300–1400 м), по вогнутым частям склонов, седловинам, а также верхним наветренным террасам, в условиях мощного снегонакопления формируются сообщества *Abies sibirica* «юбочной» формы.

Ширина горно-тундрового пояса на исследованных участках различна. В северном субальпийско-луговом районе пояс представлен фрагментарно. Высокогорные тундры и альпийские луга формируются

в местах перегиба рельефа на куполообразных вершинах и склонах западной и юго-западной экспозиции с 1350–1400 м. В центральном районе, благодаря большей приподнятости горных хребтов и отдельных вершин горно-тундровый пояс выражен более четко. Нижняя его граница в зависимости от экспозиции и крутизны склона проходит в интервале высот 1450–1500 м. Горно-тундровый пояс испытывает наибольшее влияние господствующих западных и юго-западных ветров. В зимнее время формируется снеговой покров менее одного метра, что приводит к глубокому промерзанию почвы. Широко развиты солифлюкционные процессы, приводящие к сползанию мелкозема с верхних частей склонов и образованию солифлюкционных террас.

Господствующим типом растительности являются лишайниковые тундры. Их площади увеличиваются с севера на юг по мере увеличения абсолютных высот. На каменистых россыпях и курумах формируются тундры образованные накипными лишайниками (*Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *R. grande* (Flörke ex Flot.), *Biatora aenea* (Duf.), *Fuscidea mollis* (Wahlenb.) и др.). По мере разрушения крупнообломочного материала и накоплению мелкозема доминирующая роль от накипных лишайников переходит к кустистым. По плоским вершинам, по северным и западным склонам гор широко распространены кладониевые сообщества (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg.). В северном и центральном районах по пологим верхним частям склонов, по межгорным седловинам в условиях нормального увлажнения формируются цетрариевые тундры (*Cetraria islandica* (L.) Ach., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et Thell in Kärnefelt, *Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt et Thell in Kärnefelt, Thell, T. Randlane & A. Saag).

В северном и центрально районах кустарничковые тундры представлены сообщества *Dryas oxyodonta* Juz. и *Vaccinium myrtillus* L. В зависимости от каменистости субстрата и экспозиции склона формируются лишайниково- или травянисто-дриадовые ценозы. Лишайниково-дриадовые тундры приурочены к выровненным каменистым вершинам и крутым наветренным склонам, травянисто-дриадовые сообщества занимают вогнутые элементы рельефа, небольшие западины и подветренные склоны. В зимнее время в данных условиях формируется наиболее мощный снеговой покров. Во всех районах Кузнецкого Алатау по вогнутым участкам межгорных седловин встречаются черниковые тундры, в качестве содоминанта выступает *Cetraria islandica*.

Травянистые тундры представлены сообществами овсяницы сфагновой (*Festuca sphagnicola* B. Keller) и ситника трехраздельного (*Juncus trifidus* L.). Овсяницева тундры распространены на протяжении всего высокогорного района Кузнецкого Алатау. Сообщества формируются по пологим склонам южной и юго-западной экспозиции, с оформленными горно-тундровыми дерново-перегнойными почвами. Тундровые сообщества с доминированием ситника трехраздельного зарегистрированы только в центральном лугово-болотном районе (Ляшинский, 2000). Ситниковые тундры встречаются по плоским и слабо выпуклым хорошо дренированным участкам склонов западной и юго-западной экспозиции.

Альпийские луга Кузнецкого Алатау приурочены исключительно к горно-тундровому поясу, высотный диапазон – 1300–1400 м. Формируются в условиях избыточного холодного увлажнения в первый период вегетации или весь вегетационный сезон. Подточное холодное увлажнение обеспечивается за счет таяния расположенных выше снежников. Наибольшее распространение во всех исследованных районах имеют водосборные и дорониновые луга (*Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link, *Doronicum altaicum* Pall.), ценотический оптимум первых лежит в условиях слабого подточного, а вторых постоянного проточного увлажнения (Седельников, 1979). Шульцевые (*Schulzia crinita* (Pall.) Spreng.), сиббальдиевые (*Sibbaldia procumbens* L.) и лютиковые (*Ranunculus altaicus* Laxm.) луга формируются в непосредственной близости от летующих снежников, больших площадей не занимают. Сиббальдиевые и шульцевые луга характерны для всех высокогорных районов Кузнецкого Алатау, лютиковые широко распространены в центральном лугово-болотном, в северном.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 07-04-00364.

Литература

- Алтае-Саянская горная область. М.: Изд-во Наука, 1969. 416 с.
- Кумина А.В., Маскаев Ю.М. Геоботаническое районирование // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 309–367.
- Ляшинский Н.Н. Ситниковые тундры высокогорий Кузнецкого Алатау // Биоценотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Кемерово, 2000. С. 55–59.
- Ляшинский Н.Н. Папоротниковые поляны высокогорий Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 83–90.
- Зибзеев Е.Г. Березовые криволеся высокогорий Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 6. С. 892–903.
- Маскаев Ю.М. Леса // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 153–216.
- Седельников В.П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Изд-во Наука, 1979. 168 с.
- Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Изд-во Наука, 1988. 223 с.
- Справочник по климату СССР. Л., 1969. Вып. 21. Ч. 4. 284 с.

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ ОСТРОВА КИЖИ (КАРЕЛИЯ)
ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МОНИТОРИНГА ЗА ДЕСЯТЬ ЛЕТ

Знаменский С.Р.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Данное исследование выполнено на основе полного геоботанического сканирования территории острова Киж, выполненного трижды: в 1997, 2002 и 2007 гг. Остров Киж, известный своим ансамблем Спасо-Преображенского Кижского погоста имеет площадь около 230 га, из которых примерно 140 га (т. е. более 60% территории) заняты суходольными лугами на месте бывших полей. Растительность этих полей принадлежит к трём ассоциациям крупнотравяной формации *Phleeta pratense* (Раменская, 1958; Знаменский, 2005). В ходе сканирования вся территория лугов острова была разбита на квадраты площадью в 1 га, и в каждом квадрате было выполнено геоботаническое описание на 1 м². Всего было выполнено 168 таких описаний в 1997 году, 145 в 2002 и 150 в 2007. Некоторое расхождение в числе площадок вызвано, в основном, наличием/отсутствием описаний в неполных квадратах, и на общий результат практически не влияет.

На стадии камеральной обработки описания были сведены в общие таблицы, которые были проанализированы по видовой структуре, а также подвергнуты обработке по экошкалам Д.Н. Цыганова (1983), кластеризации (гибкая бета с метрикой Сьёренсена) и ординации методом БАС (DCA) (Hill, Gauch, при помощи программного пакета PC-ORD 4.17 (McCune&Mefford, 1999). Сравнение структуры травостоя лугов через каждые пять лет позволило получить достоверную картину трендов динамики лугов острова Киж.

Всего на 150 площадях в 2007 году было отмечено 99 видов сосудистых растений (против 93 в 1997 году и 90 в 2002 году), то есть общий видовой список мало изменился. Однако, поскольку значительное число видов встречаются всего в 1–2 описаниях из полутора сотен, и их наличие в значительной мере обусловлено случайными факторами, рассмотрим отдельно только виды, составляющие ядро ассоциации. Для этого возьмём виды, встречающиеся более чем в 25% описаний. В 1997 году таких видов было 20, в 2002 – 24, наконец, в 2007 – 32. Всего было отмечено 44 вида, встретившихся чаще, чем в каждом четвёртом описании хотя бы один раз за периоды обследования. По динамике эти виды можно поделить на три категории.

1. Виды, остающиеся на стабильном уровне встречаемости. К этой группе относятся следующие виды: *Galium album* Mill., *Rumex thyrsiflorus* Fingerh., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Lathyrus pratensis* L., *Tanacetum vulgare* L., *Centaurea jacea* L., *Hypericum maculatum* Crantz, *Hieracium umbellatum* L., *Galium boreale* L., *Fragaria vesca* L.

В основном это виды, образующие локальные куртины и сгущения, а также некоторые виды грубо-травья.

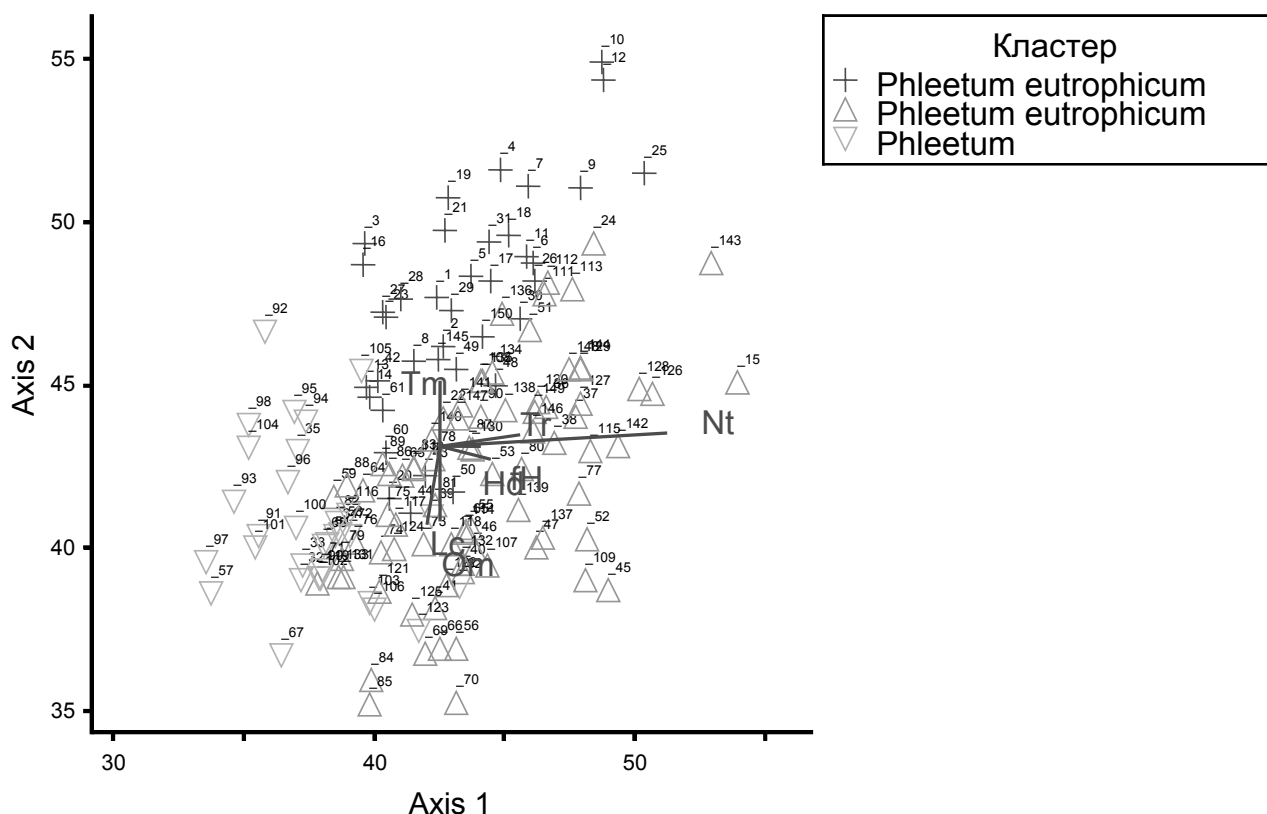
2. Виды, увеличившие свою встречаемость. В эту группу вошли *Achillea millefolium* L., *Dactylis glomerata* L., *Vicia cracca* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Elymus repens* (L.) Gould, *Veronica chamaedrys* L., *Taraxacum officinale* Wigg. s.l., *Ranunculus acris* L., *Stellaria graminea* L., *Vicia sepium* L., *Poa pratensis* L., *Festuca rubra* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Poa trivialis* L., *Alchemilla vulgaris* L. s. l. Практически все эти виды нитрофилы, имевшие стабильно высокую численность во все три года исследований. Так еже сборная (*Dactylis glomerata*) увеличила свою встречаемость с 74% до 80% описаний, купырь (*Anthriscus sylvestris*) – с 52% до 75%, пырей ползучий (*Elymus repens*) – с 17% до 46%. Такие изменения, несомненно, говорят о сдвиге сообществ в сторону большей нитрофилизации. Менее понятно наличие в этом списке двух видов горошка (*Vicia cracca* и *Vicia sepium*), которые как бобовые должны тяготеть к более олиготрофным условиям. Также любопытен резкий взрыв численности овсяницы красной (*Festuca rubra* L.) с 3% до 61%, а также вероники дубравной с 41% до 70%. Вероятно, играет свою роль снятие выпасного пресса, которое может впоследствии привести затем к общему падению численности данных видов, как это наблюдалось с ещё двумя видами (см. виды, сократившие встречаемость).

3. Наконец, в третью группу вошли виды, сократившие свою численность. Условно эту группу можно поделить на две подгруппы:

а) Виды, сперва увеличившие свою численность, а затем её сократившие по сравнению с начальной. К этой подгруппе относится всего два вида, тем не менее, весьма важных: *Phleum pratense* L. и *Festuca pratensis* Huds. Оба эти вида злаков были среди наиболее распространённых на острове, а тимopheевка даже дала название формации *Phleeta pratense*, к которой относятся луга Кижей.

б) Виды, стабильно уменьшавшие свою численность: *Agrostis capillaris* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Centaurea scabiosa* L., *Trifolium pratense* L., *T. medium* L., *T. repens* L., *Leucanthemum vulgare* Lam. В основном это виды суходольных лугов, богатых в видовом разнообразии. Любопытно постепенное уменьшение в травостое количества всех видов клевера, которые практически являются эталоном здорового состояния луговой растительности.

Любопытные изменения можно наблюдать в ординационном пространстве (рис.) описываемых сообществ. В целом главные факторы среды не меняются: около 25% общей нагрузки берёт на себя первая ось, коррелирующая в частности, со шкалой почвенного азота, и около 18% – вторая ось, описывающая функцию рельефа и четвертичных отложений. Интересней, что на сей раз, в отличие от 1997 и 2002 годов, когда на острове выделялись две отличные друг от друга ассоциации луговой растительности, их наблюдается уже три. Произошло это из-за того, что в экологическом пространстве начали расходиться описания косимой (территории музея) и некосимой (вся остальная территория) части острова, ранее относившиеся к ассоциации *Phleetum eutrophicum* (Знаменский, 2005).



Ординационная диаграмма БАС описаний суходольных лугов о-ва Кижь в 2007 году.
Наименования векторов соответствуют экошкалам Д.Н. Цыганова (1983), названия ассоциаций по С.Р. Знаменскому (2005)

Впрочем, если сравнивать между собой по шкале почвенного азота описания 1997, 2002 и 2007 года, значимой разницы тут не будет, хотя тренд на увеличение последнего, несомненно, есть: средний балл по острову составлял 5,69 в 1997 году, 5,88 в 2002 г. и 5,90 – в 2007 г.

Итог десятилетнего мониторинга позволяет сделать вывод о том, что в результате сокращения хозяйственной деятельности, луговое сообщество начало двигаться в сторону большей евтрофикации. Это подтверждается а) нарастанием в видовом составе доли нитрофилов при постепенном снижении доли прочих видов, б) результаты обработки по экошкалам, в) постепенное расхождение сообществ косимых и некосимых урочищ, которые к настоящему времени начали соотноситься, как разные ассоциации. Сходные изменения, описанные в степях Украины (Лисенко, 1992а, б; Ткаченко, Маяцкий, 1992), ведут к появлению монодоминантных бурьянников, зарослям бодяков и крапивы на месте ковыльно-разнотравных степей. В условиях Карелии данные процессы, по-видимому, протекают несколько медленнее, но в целом, имеют тот же самый вектор.

Тем не менее, на данном этапе возможности по восстановлению биоразнообразия островных лугов пока не исчерпаны. Несмотря на несомненную деградацию большинства луговых сообществ, практически все редкие и ценные виды, наблюдавшиеся в течение предыдущих лет, хоть и сократили свою численность, но, по-прежнему, наблюдается во флоре острова. Так в 2007 году на Кижях были найдены осока мягкокогльчатая *Carex muricata* L., кокушник комарниковый *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., пахучка лесная *Saturea vulgaris* (L.) Fritsch, колокольчик рапунцелевидный *Campanula rapunculoides* L., будра плющевидная *Glechoma hederacea* L., смолка *Lychnis viscaria* L., пазник пятнистый

Hypochoeris maculata L., ярутка альпийская *Thlaspi caerulescens* J. Presl et C. Presl, зачья капуста *Sedum telephium* L. и ряд других видов. Более того, на лугах в 2007 году были обнаружены два новых вида во флоре острова: змееголовник Рюйша *Dracocephalum ruyschiana* L. и чина гороховидная *Lathyrus pisiformis* L. Первый вид до недавнего времени был внесён в Красную Книгу Карелии, второй же в Карелии отмечен впервые с 30-х годов прошлого века, из соседних регионов он отмечен в Ленинградской области, где находится под охраной.

Таким образом, дальнейший уход за лугами, прежде всего органичный выпас, ещё может восстановить биоразнообразие лугов Кижей сейчас, а также, в ближайшие годы. Дальнейшие изменения без принятия специальных мер, по-видимому, будут носить необратимый характер.

Литература

- Знаменский С.Р. Растительность суходольных лугов Заонежья (Карелия) // Труды КНЦ РАН. Выпуск 8. «Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Финноскандии.» Петрозаводск, 2005, С. 169–177.
- Лисенко Г.М. Вплив режимів користування на гідротермічний та едафічний фактори степових екосистем «Михайлівської цілини» (Сумська область) // Укр. бот. журн. 1992а. Т. 49. № 1. С. 22–27.
- Лисенко Г.М. Фітоіндикаційна оцінка провідних екологічних факторів «Хомутовського степу» (Донецька область) // Укр. бот. журн. 1992б. Т. 49. № 5. С. 50–54.
- Раменская М.Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.
- Ткаченко В.С., Маяцкий Г.Б. Сінокошіня як захід по збереженню степів Чорноморського біосферного заповідника (Херсонська область) // Укр. бот. журн. 1992. Т. 49. № 5. С. 111–115.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 242 с.
- Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetatio. 1980. V. 42. P. 47–58.
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4. Glenden Beach, Oregon, 1999. 237 p.

ДИГРЕССИОННЫЕ РЯДЫ И ГРУППЫ РАСТЕНИЙ КОРМОВЫХ УГОДИЙ ЮГА МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Зоркина Т.М.

Абакан, Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова

В условиях юга Минусинской котловины более 60% площади составляют степные и луговые пастбища и сенокосы, используемые в настоящее время бессистемно и испытывающие значительные антропогенные нагрузки. Растительный покров отражает условия среды и является своеобразным индикатором уровня изменения ее состояния под влиянием выпаса. Под воздействием выпаса четко проявляются эффективные смены отдельных видов растений на пастбищах. С одной стороны в сообществах происходят сукцессии, когда травянистые растения вытесняют кустарники, а с другой стороны, вследствие перевыпаса происходит увеличение роли дигрессивно-активных многолетних и однолетних видов.

Данная работа посвящена изучению и построению дигрессионных рядов и выявлению групп растений по отношению к выпасу. В основу выявления изменений растительности под влиянием выпаса положен метод экологических шкал и рядов, разработанный во ВНИИК (Раменский, Цаценкин, 1956; Цаценкин, 1974) широко применяемый в настоящее время многими исследователями. Стационарные и полустационарные исследования растительности юга Минусинской котловины проводились с 1995 по 2006 год с использованием различных методов. Во всех районах территории исследования были заложены стационарные профильные ряды по выпасу от стойбищ к периферии. При составлении списка растений за основу были взяты «Флора СССР» (1934–1964) и «Флора Сибири» (1987–1997).

При построении дигрессионных рядов по отношению к выпасу, кроме проективного покрытия учитывали биолого-экологические признаки, жизненное состояние, высоту растений, фенофазу, жизненность, урожайность и др.

Были выделены следующие ступени пастбищной дигрессии (ПД):

1–2 – влияние выпаса отсутствует или очень слабое. Такие участки в исследуемом районе встречаются довольно редко.

3–4 – слабое влияние выпаса. Травостой не претерпевает заметных изменений. Проективное покрытие (ПП) и жизненность растений высокая, сорняки почти полностью отсутствуют.

5 – умеренное (среднее влияние) выпаса. Изменяется видовой состав травостоя в сторону усиления полукустарничков, кустарничков и слабо поедаемых травянистых многолетних.

6–7 – сильное влияние выпаса. Значительно уменьшается роль злаков. За счет возрастания доли низкорослых колючих и других приспособленных к выпасу растений. Отмечается обилие однолетников.

8–9 – полусбой и сбой. Обилие многолетников резко снижается вплоть до единично разбросанных растений с низкой жизненностью.

10 – абсолютный сбой. Коренная растительность уничтожена, почва оголена.

На основе шкалы пастбищной дигрессии изучено и охарактеризовано 512 степных, луговых и болотных видов растений. Все многообразие растений свели к хозяйственно-ботаническим группам, широко применяемые в практике сельского хозяйства: злаки, осоки, бобовые, травянистые многолетники из разнотравья, полукустарнички и кустарнички, одно- и двулетние растения. В отдельную группу выделены растения, связанные с унавоженными стойбищами. В представленных ниже фрагментах таблиц расположены растения по мере уменьшения выносливости к выпасу (табл. 1). Группа злаков и осок включает самые распространенные растения пастбищ и сенокосов.

Таблица 1

Ограничительные ступени по шкале пастбищной дигрессии для многолетних растений

Вид растения	Массово более 8% m	Обильно 2,5–8% с	Умеренно 0,3–2,5% n	Мало 0,1–0,2% р	Единично менее 0,1% s
Злаки					
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng.	4–7	3–8	3–8	2–9	2–10
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	4–6	3–7	2–8	2–9	–
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin.	3–6	3–7	2–8	2–9	2–10
<i>Stipa capillata</i> L.	3–6	2–7	2–8	2–8	2–8
<i>Poa pratensis</i> L.	3–6	3–6	3–7	3–7	3–7
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	3–6	2–8	2–8	1–9	1–9
<i>Leymus ramosus</i> (Trin.) Tzvel.	3–6	2–7	2–8	2–8	–
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	3–5	3–6	3–6	2–8	2–8
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	3–5	3–5	3–6	3–6	3–6
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.	2–6	2–7	2–7	–	–
<i>Stipa pennata</i> L.	2–5	2–5	2–6	2–6	2–6
Осоки					
<i>Carex duriuscula</i> (C.A. Mey.)	4–8	4–8	4–8	3–9	3–9
<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.	3–5	3–6	2–7	2–8	–
<i>Kobresia filifolia</i> (Turcz.) Clarke	3–5	3–5	2–7	–	–
Бобовые					
<i>Trifolium repens</i> L.	5–6	4–7	3–7	3–8	2–9
<i>Termopsis lanceolata</i> subsp. <i>sibirica</i> Czefr.	3–6	3–7	2–8	2–8	2–9
<i>Medicago falcata</i> L.	–	3–5	2–8	2–8	2–9
<i>Astragalus palibini</i> Polozh.	–	3–5	3–5	2–6	–
<i>Oxytropis reverdattoi</i> Jurtz.	–	–	4–5	3–8	3–9
Разнотравье					
<i>Euphorbia virgata</i> Walldst. et Kit.	6–8	5–8	4–9	3–9	3–10
<i>Potentilla anserina</i> L.	5–7	4–7	4–8	–	3–10
<i>Veronica incana</i> L.	4–7	4–8	3–8	2–9	2–9
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	4–7	3–7	3–8	3–8	3–9
<i>Iris biglumis</i> Vahl.	4–5	4–6	3–7	3–8	2–8
<i>Phlomis tuberosa</i> L.	–	3–5	3–8	2–8	2–8

Они составляют основу растительного покрова степей, лугов и дают до 80% пастбищного корма. В отношении выпаса злаки и осоки проявляют большую пластичность. Для них характерна невысокая форма роста с низовым облиствением, погруженность дерновин нижней части в почву. Такое строение обеспечивает сохранность при пастьбе частей ассимилирующих органов и точек роста, которые защищены остатками листьев. Их же хорошая поедаемость, в сочетании со способностью к восстановлению утраченных органов, приводит к тому, что многие из злаков (ковыли, мятлики и другие) при пастьбе выпадают быстрее, чем другие многолетники. Массово и обильно они могут произрастать от слабого влияния выпаса до сильного, умеренно – до полусбоя; мало и единично – до сбоя и абсолютного сбоя.

Во флоре исследуемой территории большое видовое разнообразие бобовых, но участие их в сложении травостоя пастбищ менее значительно. По отношению к выпасу это довольно устойчивая группа, чему способствует стержневой корень (люцерна, эспарцет и др.), приземистость листьев (клевер ползучий), ядовитость (термопсис ланцетный и др.). Однако из-за хорошей и отличной поедаемости многие из них выпадают из травостоя на ранних стадиях.

Многолетние виды разнотравья широко распространены на лугах и степях, исследуемой территории. В отличие от злаков, осок и бобовых они имеют невысокую хозяйственную ценность, хорошо переносят выпас животных благодаря приземному расположению листьев и точек роста, плохой поедаемости, ядовитости. В основном эта группа растений помимо интенсивного размножения семенами чрезвычайно приспособлена к вегетативному размножению. Массово и обильно они произрастают от слабого влияния выпаса до сильного, умеренно и мало – до полусоя, единично – до абсолютного соя.

Вторая группа растений представлена полукустарничками и кустарничками (табл. 2).

Таблица 2

Ограничительные ступени по шкале пастбищной дигрессии для полукустарничков и кустарничков

Вид растения	Массово более 8% m	Обильно 2,5–8% с	Умеренно 0,3–2,5% n	Мало 0,1–0,2% p	Единично менее 0,1% s
<i>Potentilla acaulis</i> L.	4–8	3–8	2–8	2–9	1–9
<i>Potentilla bifurca</i> L.	4–7	3–8	3–8	3–8	3–9
<i>Thymus minussinensis</i> Serg.	4–7	3–8	2–8	1–9	1–9
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	3–5	3–5	3–6	2–7	2–7

Данная группа широко распространена на пастбищах и начинает доминировать при неумеренном выпасе. Это более ксерофильные растения, характеризующиеся мощной корневой системой, хорошо развитыми одревесневшими побегами, обилием почек возобновления, высокой жизненностью семян. Многие из них размножаются и вегетативным путем. Все это делает возможность полукустарничкам и кустарничкам быть устойчивыми к выпасу. Следующие две группы растений по отношению к выпасу представлены малолетниками и растениями, приуроченными к унавоженным стойбищам (табл. 3). Участие их в кормовой массе незначительное. Приуроченность малолетников к постоянно выпасаемым территориям обусловлена в первую очередь слабой их поедаемостью, ничтожной величиной надземной массы, а также несовпадением времени выпаса и массового развития однолетников. Массово и обильно они встречаются при сильном выпасе. Группа однолетников, приуроченная к местам постоянного выпаса и, в основном, к унавоженным стойбищам, немногочисленна. Это типичные рудеральные растения, следующие за жилищами человека и скотом. На давно брошенных стойбищах они исчезают. Кормового значения эти однолетники почти не имеют. Иногда эти растения ядовиты (дескурайния Софии).

Таблица 3

Ограничительные ступени по шкале пастбищной дигрессии для однолетних и двулетних растений

Вид растения	Массово более 8% m	Обильно 2,5–8% с	Умеренно 0,3–2,5% n	Мало 0,1–0,2% p	Единично менее 0,1% s
Малолетники					
<i>Lepidium ruderales</i> L.	–	7–9	7–9	6–10	5–10
<i>Polygonum aviculare</i> L.	6–8	6–9	4–10	4–10	4–10
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	6–7	6–8	5–9	–	4–10
<i>Artemisia siversiana</i> Willd.	5–8	4–8	4–9	3–9	3–9
<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. et Kit.	4–7	4–8	3–8	3–9	2–9
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	–	4–6	4–7	–	4–8
Растения, связанные с унавоженными стойбищами					
<i>Chenopodium album</i> L.	–	6–8	6–8	6–9	5–10
<i>Descurainia Sophia</i> (L.) Webb. ex Prant.	6–8	6–8	5–8	3–9	3–9
<i>Axyris amaranthoides</i> L.	–	5–8	4–8	2–9	–
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	–	5–6	4–7	4–7	4–8
<i>Chenopodium aristatum</i> L.	4–7	4–8	3–9	3–9	2–9

Таким образом, в пределах выделенных групп в силу своих морфологических, биологических особенностей и хозяйственного использования одни растения положительно реагируют на выпас, другие – отрицательно, третьи – слабо. Шкала пастбищной дигрессии кроме анализа условий произрастания отдельных растений, дает возможность сравнивать их друг с другом по фактору выпаса. К примеру, *Stipa pennata* встречается в больших обилиях на довольно низких ступенях от 2 до 5 (см. табл. 1). При сильном выпасе он встречается мало, единично. Следовательно, доминирование ковыля перистого говорит о слабом и умеренном выпасе. Если ковыль перистый отрицательно реагирует на выпас, то овсяница валлиская более устойчива к нему и в довольно больших обилиях может встречаться и при сильном выпасе. Однако в полусое и сое она встречается единично. Значит, преобладание в травостое овсяницы валисской говорит о более высокой ступени пастбищной

дигрессии. Ковыли выпадают и заменяются овсяницей, полынями, что влечет за собой другой характер использования пастбищ, уменьшение нагрузки скота и т.д. *Lepidium rudemale* L. и *Polygonum aviculare* L. массово и обильно можно встретить только на самых высоких стадиях дигрессии (ПД= 6–10). Таким образом, по преобладанию на пастбищах и сенокосах растений из той или иной группы можно судить на какой стадии находится пастбище, можно прогнозировать степень выпаса, качество травостоя и мероприятия по улучшению.

Литература

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. Москва: Сельхозгиз, 1956. 470 с.

Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1987 – 1997. Т. 1–13.

Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1964. Т. 1–30.

Цаценкин И.А., Дмитриева С.И. и др. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. Москва: ВНИИК им. В.Р. Вильямса, 1974. 245 с.

О СУКЦЕССИЯХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ОТВАЛАХ УГОЛЬНОГО РАЗРЕЗА НА ЮГЕ ПРИМОРЬЯ (РОССИЙСКИЙ ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)

Ивакина Е.В.

Владивосток, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН

В XX веке добыча угля открытым способом обрела интенсивное развитие в связи с расширением рынка и экономической целесообразностью перед закрытым способом. При таком способе добычи угля происходит полное уничтожение биоценозов, для восстановления связей между компонентами необходимо время и огромное количество «расходного» материала (семян). Изучение и выявление законов, по которым идет формирование и развитие фитоценозов на небольшой территории, важно для определения структуры биоценоза, истории формирования формаций в конкретных климатических поясах и вероятность восстановления их в современных условиях при сильных катастрофических нарушениях.

Задача – охарактеризовать растительный покров отвалов субстрата «бурые суглинки», отсыпанных в 1978–1980 годах.

Объекты, материал и методы исследования. Растительность была изучена на Павловском месторождении угля, находящегося в Михайловском районе Приморского края. К участкам, на которых велись исследования, предъявлялись требования, чтобы было максимальное разнообразие по датам отсыпки (или горно-технической рекультивации) и типам грунта.

Вскрышные породы представлены тремя основными типами субстрата (Павлюткин, Петренко, 1989; Павловское (Чихезское) месторождение, 1997).

I. Бурые суглинки. Представлен желто-коричневыми глинами и суглинками (Павлюткин, Петренко, 1989). Самый верхний слой вскрыши. В зависимости от возраста отвалов могут включать корни, микоризу грибов (в осинниках), от способа отсыпки – гальку.

II. Песчано-галечники, гравийники. Средний слой вскрыши.

III. Продуктивный слой. Представлен углелигнитосодержащими алевролитами и аргиллитами. Представляют собой практически не размокающие, светло-серые или серые породы с легким коричневым или бурым оттенком (Павлюткин, Петренко, 1989).

Сбор материала производился путем составления стандартных геоботанических описаний (Ярошенко, 1961; Сукачев, 1972; Быков, 1978) на временных пробных площадях 10 м², которые были частью либо геоботанических описаний 100 м², либо профилей. На субстрате «бурые суглинки» 1978 года отсыпки было сделано 72 описания. Растительность описывалась по ярусам, для каждого вида указывалась высота и проективное покрытие. Возраст древесной растительности определялся путем подсчета годовых колец на срубках основных видов деревьев.

Результаты обсуждения

Типы сообществ. На отвалах 1978 года с типом субстрата «бурые суглинки» выделено несколько типов сообществ:

1. Лесные сообщества образованы осиной *Populus tremula* с примесью березы *Betula platyphylla*. Зрелые осинники с березой занимают отвалы с крутизной склонов 5–30° либо неоднородную поверхность с буграми высотой 1,5 м. Сомкнутость древесного яруса 0,7, высота – 5–8 м, возраст – 20–25 лет. Среди других видов деревьев встречаются ивы (*Salix pieritti*, *S. rorida*, *S. shwerinii*, *S. caprea*, *S. udensis*), боярышник (*Crateagus maximowiczii*). В подросте много порослевой и семенной осины (3000 шт./га), попадаются *Betula platyphylla*, *Ulmus pumila*, *Malus mandshurica*, *Acer ginnala*, *Phellodendron*

amurense, *Rhamnus ussuriensis*, *R. dahurica* (300 шт./га). Кустарниковый ярус не выражен, единично встречаются *Rosa amblyotis*, *Lespedeza bicolor*. В травяном ярусе в среднем 11 видов.

2. Сообщества с доминированием клеверов (*Trifolium hybridum*, *T. pratense*). Произрастают в хорошо увлажненных местах: западины, пологие вершины, склоны северных экспозиций. Высота травяного яруса 0,4 м, среднее общее проективное покрытие 70%. Проективное покрытие клевера варьирует от 20% до 80%, в среднем – 50%. В зависимости от присутствия других видов, покрытие которых достигает 15%, выделяются сообщества с доминированием клевера: а) со злаками (*Phleum pratense*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *P. palustris*); б) с полынью (*Artemisia selengensis*, *A. mandshurica*, *A. argyi*, *A. umbrosa*); в) с *Equisetum arvense*; г) с *Achillea asiatica* (проективное покрытие достигает 10%). Часто встречаются *Trifolium repens* (до 5%), *Sonchus arvense* (5%), *Picris davurica* (до 5%), *Taraxacum* sp. (до 5%), *Cirsium setosum* (до 3%). Среднее число видов в сообществах равно 14.

3. Сообщества с доминированием хвоща (*Equisetum arvense*). Его проективное покрытие может достигать 70% в очень увлажненных местообитаниях (пологая терраса у подножия склона), в среднем 30–50%) со средней крутизной 25°. Высота яруса 0,5 м, с проективным покрытием травостоя 65%. Встречается с *Sonchus arvense* (до 30%), который занимает нижний травяной подярус, и полынями *Artemisia umbrosa*, *A. argyi* (до 20%). Также присутствуют злаки *Calamagrostis epigeios* (1–10%) и *Phleum pratense* (1–10%). Среднее число видов – 14.

4. Сообщества с доминированием иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*). Встречается на склонах всех экспозиций (уклон 20°), кроме южной. Высота травяного яруса 0,5 м при проективном покрытии травяного яруса 72%. Чаще всего с *Equisetum arvense*. Обычны виды *Sonchus arvense* (до 20%), *Phleum pratense* (5–17%), *Artemisia umbrosa* (5–15%), *Calamagrostis epigeios* (до 10%) и *Geum aleppicum* (5–10%). В среднем на площадке 16 видов.

5. Сообщества с доминированием злаков: вейника (*Calamagrostis epigeios*), тимофеевки (*Phleum pratense*) и мятликов (*Poa angustifolia*, *P. palustris*, *P. nemoralis*, *P. compressa*), суммарное проективное покрытие достигает 30%. Обитают на юго-западных склонах (средний уклон 22°), реже – на уступах и вершинах. Среднее общее проективное покрытие сообщества 55%, высота – 0,7 м. В состав сообщества входят *Sonchus arvense* (3–30%), *Equisetum arvense* (1–10%), несколько видов полыни (до 25%), а также *Picris davurica*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium hybridum*, доля которых не превышает 3%. Среднее число видов – 13.

Присутствует незначительное количество сообществ, в которых обильными видами могут быть полыни (*Artemisia argyi*, *A. mandshurica*, *A. rubripes*, *A. scoparia*, *A. selengensis*, *A. sieversiana*, *A. stolonifera*, *A. umbrosa*), *Sonchus arvense*, *Polygonatum humile*.

Структура и динамика растительного покрова. На территории отвалов преобладает травяная растительность, среди которой повсеместно доминируют клеверные сообщества, хвощ полевой и злаки, сообщества иван-чая встречаются только в одном месте на обширной территории. Лесная растительность занимает меньше территории, чем травяная; по площади немного превышает клеверные сообщества.

Травяная растительность распределяется по экотопам: сообщества с доминированием клевера растут на пологих местообитаниях (вершинах, западинах, террасах), хвощ полевой приурочен к увлажненным местам (склоны северных экспозиций, подножие склонов), иван-чай – на склонах разных экспозиций, кроме южных, злаковые – на юго-западных склонах.

С 1978 года идет интенсивное зарастание отвалов. За почти тридцатилетний интервал времени местами сформировался первичный лес, в который постепенно проникают виды растений, входящие в состав хвойно-широколиственных лесов.

Встречаются участки леса с доминированием *Populus tremula*, так как осина – это пионерный вид с легкими летучими семенами, светолюбивая порода с чрезвычайно богатой способностью давать корневые отпрыски (Морозов, 1949). Было определено, что лесу 20–25 лет, подросту осины на границе леса и луга 12, 8 и 3 года. Со временем состав древостоя обогатится за счет видов, встреченных в подросте. Интенсивность обогащения видами тормозится дефицитом привноса семян извне. Это связано с тем, что отвалы окружены залежными сообществами, и лишь кое-где встречаются участки дубняков на расстоянии 1–2 км от отвалов.

О растительности отвалов других районов. Наиболее приемлемой для сравнения является статья А.В. Шатохиной (2005), которая провела исследования на Еркевецком угольном разрезе, находящимся в 70 км от г. Благовещенска. Добыча угля ведется открытым способом, отвалы сложены среднечетвертичными глинами и песками. Формирование замкнутых лесных и травяных фитоценозов происходит к 13–16 годам. Основными доминантами в лесных сообществах являются *Betula platyphylla*, *Populus tremula* и *P. suaveolens* (сомкнутость крон 0,6–0,7, высота 6–9 м). Встречается ряд отвалов с видами-зарастателями либо *Elytrigia repens*, либо *Equisetum arvense*. В травяных сообществах при общем проективном покрытии 80–98% доминируют *Calamagrostis angustifolia*, *C. extremiorientalis*, *Cacalia hostata*, *Saussurea recurvata* и др. Общими с растительностью отвалов Павловского месторождения являются два типа сообществ: осинники с

примесью белой березы и заросли хвоща полевого. Различие заключается в доминантных видах травяного яруса, но основу составляют злаковые сообщества с разнотравьем.

При изучении лесной рекультивации А.Ю. Гусаченко и С.А. Саболдашевым (1989) на карьерах Смоляниновского и Северного участков открытой добычи угля (юг Приморского края) обнаружили следующее. Примерно за 15–20 лет формируются ценозы, по комплексу экологических условий резко отличные от типичных экотопов леса, поэтому заселение лесными и влаголюбивыми видами идет крайне медленно. Из древесного яруса доминируют *Populus tremula*, *Betula davurica*, *Alnus hirsuta* и другие породы, которые представлены единично. Подлесок включает *Lespedeza bicolor*, *Salix caprea*, *S. rorida*, *S. schwerinii*. Травяная растительность представлена разнотравно-злаковыми, разнотравно-бобовыми и злаково-бобово-разнотравными сообществами. Бобовые представлены *Vicia hirsuta*, *Trifolium pratense* и *Lathyrus quinquinervus*, злаки – *Calamagrostis epigeios*, *Echinochloa crusgalli* и *Setaria viridis*. Основные виды сообществ сходны с типами сообществ на Павловском месторождении. В лесном сообществе одним из доминантов является осина, основу травяного образуют злаки и бобовые, только видовой состав немного изменен.

Таким образом, формирование замкнутого фитоценоза в Приморском крае и Амурской области происходит примерно к 15–20 годам. Лесные сообщества сложены осинкой с примесью берез белой или даурской. Среди травяных сообществ на отвалах трех разрезов встречаются злаковые сообщества, на двух – бобовые и хвоща полевого.

Выводы

При исследовании отвалов бурых суглинков, отсыпанных в 1978–1980 гг. на Павловском месторождении, выявлено следующее.

1. Преобладает травяная растительность с доминированием *Trifolium hybridum*, *Trifolium pratense*, *Equisetum arvense*, *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios*, *Phleum pratense*, *Poa palustris*, *P. angustifolia*. Встречаются участки леса с доминированием осины.

2. К 30 годам на отвалах формируются замкнутые фитоценозы лесных и травяных сообществ с большой долей сорных и рудеральных трав и осинники, продолжающие свое распространение в пространстве.

3. Процессы заселения отвалов открытой угледобычи в Приморском крае и Амурской области имеют общие черты.

Литература

- Быков Б.А. Геоботаника. Алма-Ата, 1978. 288 с.
- Гусаченко А.Ю., Саболдашев С.А. Некоторые вопросы лесной рекультивации открытых угольных разработок в Приморском крае // Некоторые аспекты рекреационных исследований и зеленого строительства: сб. науч. трудов. Владивосток, 1989. С. 53–64.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.; Л., 1949. 456 с.
- Павловское (Чихезское) месторождение // Угольная база России. Т. V. Кн. 1. Угольные бассейны и месторождения Дальнего Востока / Под ред. В.Ф. Череповского. М., 1997. С. 175–194.
- Павлюткин Б.И., Петренко Т.И. Палеогеновые отложения мульты Восточной Павловского буроугольного месторождения (юго-западное Приморье) // Кайнозой Дальнего Востока: Сб. науч. тр. Владивосток, 1989. С. 116–120.
- Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // Избранные труды. Л., 1972. Т. 1. С. 259–310.
- Шатохина А.В. Этапы естественного зарастания отвалов открытой разработки буроугольных месторождений в Амурской области // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока: матер. междунар. научн. конференции (Владивосток, 12–16 октября 2004 г.). Владивосток, 2005. С. 252–255.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.; Л., 1961. 474 с.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА БОЛОТНЫХ СООБЩЕСТВ НЕКОТОРЫХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЮЖНОГО УРАЛА

Ивченко Т.Г.

Челябинск, Челябинский государственный университет

Общая площадь болотных массивов на Южном Урале несколько превышает 1500 га, из них до 60% занято небольшими (до 100 га), обычно евтрофными травяными и облесенными болотами. Несмотря на такую малую степень заболоченности, горные болота играют важную роль в водном обеспечении и поддержании экологического равновесия экосистем Южного Урала и сопредельных территорий. Болотные массивы, расположенные на территориях, имеющих особо охраняемый статус представляют повышенный научный интерес.

Эти болота являются резерватами гено- и ценофонда растительности, свойственной переувлажненным местообитаниям. Здесь произрастают редкие и исчезающие, ценные лекарственные и полезные виды (Горчаковский, Шурова, 1982, Кучеров и др., 1987), большая часть которых связана именно с болотными местообитаниями.

В данной публикации приводится характеристика наиболее распространенных растительных сообществ болот, расположенных в пределах трех особо охраняемых природных территорий Челябинской области: Ильменский заповедник, проектируемый природный парк «Тургояк» и национальный парк «Зюраткуль». Здесь с 1999 г. по 2005 г., нами была исследована естественная болотная растительность, изучены ее флористический состав, структура, типологическое разнообразие, заложены и закартированы эталонные участки болотных сообществ.

Применялись стандартные геоботанические методики. Особое внимание уделялось наличию редких, исчезающих и полезных видов. Учитывалась степень выраженности болотообразовательного процесса, определялась кислотность (рН) почвенного раствора.

Территории Ильменского заповедника и природного парка «Тургояк» расположены на восточном макросклоне Южного Урала. Согласно геоботаническому районированию Челябинской области это бореальная зона, подзона предлесостепных березово-сосновых лесов (Колесников, 1961). Преобладающие здесь сосновые леса, согласно Горчаковскому П.Л. (1968), аналогичны подтаежным широколиственным лесам западного макросклона Урала. Заболоченность данных территорий невысока. Болота занимают около 1% и чаще всего развиваются в приозерных низинах и озерных котловинах. Начало болотообразования на Южном Урале на высотах до 700 м над у. м. Н.К. Панова (1987) датирует ранним голоценом (8–10 тыс. л. н.). Тогда как в высокогорных районах начало болотообразовательного процесса связывается с атлантическим периодом (5–8 тыс. л.н.), когда климат стал более теплым и влажным.

В высокогорном районе организован национальный парк «Зюраткуль», в центральной части которого расположен хребет Нургуш, его наивысшая точка (1406,2 м) является третьей по высоте на Южном Урале. Согласно геоботаническому районированию данная территория расположена также в бореальной зоне, но в подзоне горных южнотаетных хвойных лесов. Горный рельеф определяет наличие высотной поясности, в т.ч. пояса темнохвойных лесов, преимущественно пихтово-еловых крупноразнотравных, поясов субальпийских, альпийских лугов и горных тундр (Куликов, 2004). В южной части парка основной водосборной магистралью является р. Юрюзань. В северной – бассейн озера Зюраткуль, это наиболее заболоченный участок.

На данных природоохранных территориях распространены евтрофные лесные болота. В низкогорной части в древесном ярусе в основном доминирует *Betula pubescens* и реже *Alnus glutinosa*, в высокогорьях на первый план выходит *Picea obovata*, реже – *Betula pubescens*.

В низкогорьях наиболее распространены кочкарноосоковые березняки (*Betula pubescens* – *Carex cinerea* + *C. juncella*), которые приурочены к окраинам болотных массивов или занимают их большую часть. Микрорельеф кочковатый. Кочки образованы приствольными повышениями и кочкообразующими осоками. Кустарниковый ярус занимает от 5 до 10% площади фитоценозов и представлен *Betula humilis*, *Padus avium*, *Ribes nigrum*, видами рода *Salix*. В травяном ярусе наряду с доминирующими осоками широко представлено болотное разнотравье. Моховой покров (п/п = 20–30%) состоит из *Calliergon giganteum*, *Sphagnum squarrosum*, *Sphagnum fimbriatum*, *Climacium dendroides*. Часто встречаются редкостойно березово-вейниково-осоковые фитоценозы (*Betula pubescens* – *Calamagrostis canescens* + *Carex diandra* + *C. omskiana* + *C. rostrata* + *C. lasiocarpa*), более характерные для территории Ильменского заповедника, и осоковые сообщества, в которых доминируют или содоминируют *Carex rostrata*, *C. diandra*, *C. vesicaria*, *C. lasiocarpa* и *C. juncella*, распространенные на болотах окрестностей озера Тургояк. В указанных фитоценозах эдификаторная роль принадлежит травянистым растениям, из редких видов встречается *Thelypteris palustris*.

В национальном парке «Зюраткуль» в более богатых условиях минерального питания (вдоль р. М. Кыл) развиваются березово-елово-вейниково-осоковые (*Betula pubescens* + *Picea obovata* – *Calamagrostis obtusata* + *Carex juncella*) сообщества. Для них характерен кочковатый микрорельеф. На приствольных повышениях произрастают типично бореальные виды растений: *Linnea boreale*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea* и др. Преобладают растения лесно-болотной и лугово-болотной приуроченности. Из охраняемых редких видов встречаются *Pyrola rotundifolia*, *Corallorrhiza trifida*, *Rubus humulifolius* и редкий лугово-болотный мох – *Sphagnum wulfianum*. Постепенно наряду с древесным ярусом эдификаторную роль начинают играть сфагновые мхи, так нами описано березово-елово-осоково-морошково-сфагновое сообщество (*Betula pubescens* + *Picea obovata* – *Carex loliacea* + *C. disperma* + *Rubus chamaemorus* – *Sphagnum warnstorffii*). Для него характерен сглаженный микрорельеф и преобладание собственно болотных видов. В целом, богатая флора евтрофных лесных болот малоспецифична, что связано с переходным характером данных участков между лесом и болотом.

Развитый древесный ярус свойственен и олиготрофным сообществам, где доминантом выступает *Pinus sylvestris*. В низкогорьях среди содоминирующих видов присутствуют кустарнички *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, часто *Eriophorum vaginatum* и сфагновые мхи *Sphagnum angustifolium*,

S. magellanicum. Характерен кочковато-равнинный микрорельеф. Кочки образованы приствольными повыше- ниями. Перепады высот составляют 10–20 см. Следует отметить, что подобные сообщества распространены в Ильменском заповеднике, а в районе озера Тургояк были встречены только на 1 болоте, где в травяно-кус- тарничковом ярусе практически отсутствовала *Chamaedaphne calyculata*.

В высокогорье (национальный парк «Зюраткуль») в подобных сообществах в травяно-кустарничковом ярусе нами не отмечены ни *Chamaedaphne calyculata*, ни *Ledum palustre*, здесь доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Oxycoccus palustris*, также произрастают *O. microcarpus*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, до- вольно обильна *Rubus chamaemorus*, из осок преобладает *Carex pauciflora*, ранее не встречаемая. В моховом покрове содоминируют мезо-олиготрофные и олиготрофные виды сфагновых мхов. Приствольные повыше- ния заняты лесными листостебельными мхами *Pleurozium schreberi* и *Ptilium crista-castrensis*.

Болотные сообщества мезотрофного типа питания более характерны для низкогорной части Южноураль- ских гор. Среди них наиболее распространены вейниково-осоково-сфагновые (*Calamagrostis canescens* + *Carex rostrata* + *C. cinerea* + *C. lasiocarpa* – *Sphagnum obtusum* + *S. squarrosum* + *S. teres*) и осоково-сфагновые фитоцено- зы (*Carex cinerea* + *C. limosa* – *Sphagnum obtusum* + *S. teres*). Они располагаются ближе к центральным частям мас- сивов, постепенно замещая евтрофные фитоценозы окраины, а также могут представлять мочажины в комплексах. Микрорельеф волнисто-кочковатый или волнистый, сглаженный сплошным сфагновым покровом. Древесный ярус либо отсутствует, либо его проективное покрытие не превышает 10%. Кустарниковый ярус, не более 1–3% площади фитоценоза, образован видами рода *Salix*, в основном *S. lapponum*, *S. myrtilloides*. Кустарнички представ- лены *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*. В мезотрофных сообществах произрастают *Hammarbya paludosa*, *Liparis loeselii*, *Utricularia minor* и другие редкие виды.

Особенностью растительного покрова болот территории природного парка «Тургояк» и прилегающих к нему в меридианальном направлении участков являются евтрофные осоково-гипновые сообщества, в кото- рых проективное покрытие гипновых мхов (*Calliergon giganteum*, *Calliergonella cuspidata*, *Bryum pseudotriquetrum*) составляет 60–80%. Древесный и кустарниковый ярусы занимают не более 3%, травяно-кус- тарничковый – 90%, где доминируют *Carex rostrata*, *C. diandra*, *C. vesicaria* и *C. lasiocarpa*. Микрорельеф вол- нистый, сглаженный. Здесь встречены *Dactylorhiza incarnata*, *D. russovi*, *Malaxis monophylos*.

В состав изученных болотных массивов входят как гомогенные растительные сообщества, так и ком- плексные. На низкогорных болотах были описаны только кочковато-мочажинные микрокомплексы (Ивченко, 2005). На Зюраткульском болоте встречены микрокомплексы, имеющие и кочковато-мочажинную и грядово- мочажинную структуру. Существование грядово-мочажинного комплекса на данном болоте возможно благо- даря горному рельефу и повышенному направленному поверхностному стоку. На грядах развиты сосново-го- лубично-сфагновые сообщества (*Pinus sylvestris* – *Vaccinium uliginosum* – *Sphagnum magellanicum* + *S. fuscum*). В мочажинах – дерниннопухляково-сфагновые (*Baeothryon cespitosum* + *Sphagnum majus*) и топяно-осоково- сфагновые сообщества (*Carex limosa* + *Sphagnum majus*). Травяно-кустарничковый ярус на грядах представ- лен *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*. Среди травянистых растений отмечены *Carex pauciflora*, *Luzula pilosa*, *Drosera rotundifolia*, *Baeothryon alpinum*, *Eriophorum vaginatum*.

Таким образом, для южноуральских горных болот характерны незначительная площадь, флористиче- ское и фитоценотическое богатство, значительная доля в структуре лесных болотных участков, наличие ком- плексности, присутствие редких и охраняемых видов сосудистых растений и листостебельных мхов. Своеоб- разие болотным массивам каждой исследованной территории придают различные условия их существования. Так, на болотах Ильменского заповедника и окрестностей озера Тургояк, расположенных в одной геоботаниче- ской подзоне, встречены сходные растительные сообщества. Исключение составляют евтрофные осоково- гипновые фитоценозы тургоякских болот. На расположенном рядом с этой территорией болоте описаны схе- нусово-осоково-гипновые сообщества, существование которых определяет наличие в болотной воде большо- го количества кальция из окружающих горных пород.

Высокогорные болота окрестностей озера «Зюраткуль» отличает более северный характер флоры, здесь произрастают такие виды как *Carex pauciflora*, *Baeothryon alpinum*, *Baeothryon cespitosum*, *Drosera anglica*, *Rubus humulifolius*, *Dactylorhiza fuscii*, обильно плодоносят *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*, *Rubus chamaemorus*. Преобладают лесные болота евтрофного и олиго- трофного типа питания, имеет место грядово-мочажинный комплекс.

Таков в общих чертах обзор растительного покрова болотных сообществ трех особо охраняемых при- родных территорий Южного Урала.

Литература

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск: Урал. рабочий, 1968. 207 с.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 207 с.

Ивченко Т.Г. Болотные комплексы Ильменского заповедника (Южный Урал) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 544–554.

Колесников Б.П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Тр. Ильмен. гос. заповедника. Вып. 8. Свердловск: УФ АН СССР, 1961. С. 105–130.

Куликов П.В. Сосудистые растения национального парка «Зюраткуль» (анотированный список видов). М., 2004. 88 с.

Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М.: Наука, 1987. 208 с.

Панова Н.К. История лесной и болотной растительности центральной горной провинции Южного Урала в голоцене: (По дан. спорово-пыльцевого анализа торфа): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.

РОЛЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ОРГАНИЗАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНЯКАХ

Ипатов В.С., Журавлева Е.Н.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

Исследования проводились в пределах Ленинградской области и Южной Карелии. Изучались сосняки чернично-сфагновые, кустарничково-сфагновые и осоково-сфагновые на 10 участках. Сосняки разновозрастные, возраст деревьев – от 40 до 200 лет, высота – 12–20 м, средний диаметр ствола на уровне груди – 23 см. Сомкнутость древесного полога – 0,5–0,8, средняя сквозистость полога – 55%. Моховой покров образует сплошной ковер – среднее проективное покрытие мхов составляет 77%. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса колеблется от 0 до 85%, среднее значение – 30%. Растительность напочвенного покрова на площадках представлена 52 видами*, в том числе 18 видами мхов и 2 видами кустистых лишайников. В данной работе нами рассматривались виды со встречаемостью более 0,1. Доминирующие виды мохового яруса – *Sphagnum capillifolium*, *S. angustifolium*, *S. russowii*, *S. magellanicum*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*; доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*.

На каждом участке закладывались сплошные трансекты из площадок 0,1 м² таким образом, чтобы они пересекали все элементы микрорельефа и пятна напочвенного покрова. Всего учтено 2700 площадок. На каждой площадке определялось проективное покрытие мхов, трав и кустарничков, измерялась сквозистость (освещенность) с помощью сквозистомера (Ипатов и др., 1979), указывалась относительная высота микрорельефа и длина окружности ствола дерева, а также определялась плотность корневой сетки с помощью протыкания почвы спицей. В результате мы получили 5 параметров, отражающих влияние древостоя на растительность нижних ярусов: сквозистость древесного полога, сквозистость полога в зените, относительная высота микрорельефа, длина окружности ствола дерева и насыщенность почвы корнями.

Предварительный анализ показал, что перечисленные параметры можно соотнести со следующими экологическими факторами, трансформированными древостоем: сквозистость квалифицируется как освещенность; сквозистость в зените – опад и дождевые осадки; в совокупности, насыщенность почвы корнями, длина окружности ствола дерева и относительная высота микрорельефа – как уровень увлажнения (Ипатов, Аверинцева, 1966; Солоневич, 1971; Ипатов и др., 1979; Маркова, 1999; Кирикова, 2001; Журавлева, Ипатов, 2005).

Для оценки уровня факториального варьирования признака (у нас – проективное покрытие видов) использован квадрат корреляционного отношения η^2 (Плохинский, 1961). Некоторые параметры связаны друг с другом: сквозистость – сквозистость в зените ($R^2 = 0,26$), относительная высота микрорельефа – длина окружности ствола дерева ($R^2 = 0,30$), насыщенность почвы корнями – относительная высота микрорельефа ($R^2 = 0,39$), насыщенность почвы корнями – длина окружности ствола дерева ($R^2 = 0,42$). По этой причине реальное факториальное варьирование должно быть меньше вычисленного η^2 , и для его получения следует элиминировать долю варьирования, которая могла быть вызвана другими факторами, связанными с рассматриваемым. Реальное факториальное варьирование обозначим v (%). Например, влияние насыщенности почвы корнями ($v_{\text{корн.}}$) после элиминации влияния на этот фактор высоты микрорельефа и окружности ствола дерева оказывается

$$v_{\text{корн.}} = 100\eta^2(1 - R^2_{\text{корн.-проф.}})(1 - R^2_{\text{корн.-окр.}}),$$

где $v_{\text{корн.}}$ – насыщенность почвы корнями, проф. – относительная высота микрорельефа, окр. – длина окружности ствола дерева. Для того, чтобы учесть влияние сочетания факторов, следовало бы провести многофакторный дисперсионный анализ. Но мы не располагаем необходимым для этого числом площадок (оно должно быть на порядок больше). Полученные результаты позволили выявить следующие закономерности. Наибольшее влияние на варьирование проективного покрытия всех видов оказывает сквозистость полога – освещен-

* Латинские названия видов сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995), мхов – по И.И. Абрамову и Л.А. Волковой (1998).

ность ($v = 10\%$) и окружность ствола деревьев ($v = 19\%$). Если насыщенность почвы корнями, относительную высоту микрорельефа и длину окружности дерева в совокупности интерпретировать как параметры, отражающие степень увлажнения, то основным фактором оказывается увлажнение ($v = 30\%$). Суммарное варьирование проективного покрытия видов колеблется от 27% до 68%, а в среднем для всей совокупности видов составляет 44%. Остальное варьирование, очевидно, определяется взаимодействием видов и другими случайными факторами. Какова же роль взаимодействия между видами в варьировании проективного покрытия видов? Отметим, что из 540 сочетаний видов кустарничков, трав и групп видов мхов в 50% случаев связь не обнаружена. Однако это не означает, что взаимодействие вообще отсутствует. Причиной этого может быть низкая частота совместной встречаемости видов. В половине случаев совместная встречаемость составляет менее 0.11. Нас интересует, как влияет на вид не только отдельный партнер, а совокупность видов, с которыми у него выявлено взаимодействие. При этом следует иметь в виду, что истинное влияние вида должно быть меньше вычисленного, поскольку на его варьирование также влияет совокупность видов, с которыми он взаимодействует.

Мы попытались приблизительно определить совокупное влияние видов на конкретный вид (без учета влияния их сочетаний). Выразим вычисленное влияние вида В на А величиной факториального варьирования $v_{AB}^0 = \eta^2_{AB} \times 100$ и обозначим истинное влияние В на А с учетом влияния видов С, D, E и т. д. как истинное v_{AB} . Исходя из того, что вычисленное влияние должно последовательно снижаться на величину $v_{AB} \times \eta^2_{BC}$, $v_{AB} \times \eta^2_{BD}$, $v_{AB} \times \eta^2_{BE}$ и т. д. (по числу видов, влияющих на вид В).

Истинное $v_{AB} = (v_{AB} - v_{AB} \times \eta^2_{BC}) - (v_{AB} - v_{AB} \times \eta^2_{BC}) \eta^2_{BD} - \dots$

В общем виде истинное $v_{AB} = v_{AB}(1 - \eta^2_{BC})(1 - \eta^2_{BD}) \dots$

Полученные значения истинного v_{AB} , v_{AC} , v_{AE} и т. д. суммируются. Эта сумма и представляет собой совокупное влияние на факториальное варьирование (в процентах от общего варьирования) вида А.

Истинное $v_{\text{средн.}} = \eta^2_{\text{средн.}} \times 100(1 - \eta^2_{\text{средн.}})^n$, где истинное $v_{\text{средн.}}$ – факториальное варьирование, вызванное совокупностью видов, влияющих на средний вид; η^2 – среднее значение по всем видам, n – среднее число видов, с которыми обнаружено взаимодействие среднего вида. Подчеркнем, что для расчета средних значений использованы только случаи взаимодействий, а не вообще связей (см. ниже).

Истинное среднее факториальное варьирование под влиянием совокупности видов составило 31%. Совокупное влияние экологических факторов, формируемых древостоем, в среднем составило 44%. В итоге 75% факториального варьирования проективного покрытия в фитоценозе может определяться взаимодействием растений. Остальные 25% могут быть вызваны неучтенными нами факторами. Следует иметь в виду, что полученные значения η^2 , рассчитанные в дисперсионном анализе, занижены в силу того, что при разбивке значений воздействующего фактора на классы, каждый класс представлен не одним значением, а диапазоном. Поэтому часть факториального варьирования включается во внутриклассовое, случайное варьирование. Мы полагаем, что действительная доля факториального варьирования заметно выше полученных нами 75%.

Для анализа связей растений напочвенного покрова мы использовали знаки трендов регрессии (изменения проективного покрытия видов). Часть из них сформировалась под влиянием экологических факторов, трансформированных древостоем (экологические), другая часть возникла под влиянием видов – партнеров (отражающие собственно взаимодействие видов, реальные тренды). Тренды могут иметь знаки: +, -, +-, -+. По разработанному нами алгоритму (Журавлева, Ипатов, 2007) мы определили знаки трендов регрессий (прогнозируемые тренды), которые могли быть вызваны воздействием совокупности экологических факторов. Алгоритм квалификации связей следующий. Если знаки реального и прогнозируемого тренда регрессии не совпадают, то связь относится к категории взаимодействий. При совпадении знаков, связь считается вызванной учтенными нами экологическими факторами. Если тренды регрессий совпадают, но тренд реальной регрессии имеет знак «-+», то регрессия считается вызванной неучтенным нами фактором, возможно, влиянием нескольких видов. Среди взаимодействий по знаку тренда выделяем изживание – знак тренда «-», адаптацию «+-», благоприятствование «+» (Ипатов, Кирикова, 2000).

Взаимодействия составили 73% от общего числа связей. При этом доля взаимодействий в нижних ярусах оказалась значительно большей (ярус мелких кустарничков и трав – 85%, ярус мхов – 82%). Это может объясняться тем, что верхние ярусы нивелируют влияние внешних факторов. Среди взаимодействий чаще наблюдается изживание (62%). Однако соотношение изживания и адаптации различается в разных ярусах и в межъярусных взаимодействиях. В кустарничково-травяном покрове изживание наблюдается чаще между видами разных ярусов (63%), чем внутри верхнего яруса крупных кустарничков и нижнего яруса кустарничков и трав (соответственно 59% и 47%). Сопоставим характер взаимодействий в кустарничково-травяном покрове в целом и в ярусе мхов. В моховом покрове 90% взаимодействий составляют изживания, в кустарничково-травяном – 55%, а между видами кустарничково-травяного яруса и мохового (по группам видов мхов) – 50%.

Проведенный анализ показал, что в большинстве случаев взаимоотношения между парами видов имеют асимметричный характер. Из них неблагоприятные взаимодействия составляют абсолютное большинство,

а благоприятные встречены всего в единственном случае. Наибольшее количество отрицательных взаимоотношений складывается между видами мохового яруса. Взаимоотношения трав и кустарничков с зелеными мхами значительно чаще имеют приспособительный характер, чем их взаимоотношения с другими группами мхов. *Polytrichum commune* находится в отрицательных взаимодействиях почти со всеми исследованными нами видами трав, кустарничков и сфагновых мхов. Таким образом, можно сделать вывод, что взаимодействия между видами растений играют решающую роль в организации фитоценозов.

Литература

- Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.
- Журавлева Е.Н., Ипатов В.С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 702–712.
- Журавлева Е.Н., Ипатов В.С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-запада России. 3. Количественная изменчивость. // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1691–1706.
- Ипатов В.С., Аверинцева С.Г. Обусловленность произрастания сфагнов и зеленых мхов в заболоченных ельниках // Биол. науки. 1966. № 3. С. 67–69.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 92–100.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Бибилов В.П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615–1624.
- Кирикова Л.А. Использование показателя «сквозистость полога древостоя» для оценки экологических условий в лесу // Бот. журн. 2001. № 4. Т. 86. С. 164–165.
- Маркова И.А. Пути повышения эффективности лесокультурного производства // Тажные леса на пороге XXI века. Труды СПбНИИЛХ. Вып. 1. 1999. С. 61–71.
- Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.
- Солоневич Н.Г. К методике определения биологической продуктивности болотных растительных сообществ. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 495–511.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЧЕРНЕВЫХ ЛЕСОВ НИЗКОГОРИЙ ЗАПАДНОГО САЯНА

Исмаилова Д.М.

Красноярск, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

Комплексные исследования черневых (пихтово-осиновых) лесов Западного Саяна проводились по широкой программе на постоянных пробных площадях Ермаковского стационара с начала 1960-х гг. (Кузнецова, 1969; Поликарпов, 1970; Ермоленко, 1978; Назимова, Ермоленко, 1980; Поляков и др., 2004; Овчинникова, 2005 и др.). Черневые леса отличаются особой структурой сообществ: высокой производительностью древостоев, мощностью травяного покрова, с высокой ролью видов неморальных реликтов (Назимова, 1976).

Цель данной работы – анализ пространственно-временной изменчивости фитоценотической структуры производных черневых лесов и их видового разнообразия в ходе восстановительной сукцессии в низкогорьях Западного Саяна.

Начиная с 1966 г., в смешанных молодняках 30–40 летнего возраста (ключевой участок «Китаева гора») и 20–30 летнего возраста (ключевой участок «Лежневка»), регулярно проводились подробные таксационно-лесоводственные учеты и геоботанические описания в соответствии с методическими указаниями В.Н. Сукачева и С.В. Зонна (1961). Выполнялось периодическое картирование горизонтальных проекций крон деревьев и кустарников, подроста, синузальной структуры травяного покрова в масштабе 1:100.

Древостой. При изначально сходном составе на границе черневых и подтаежных лесов («Китаева гора») после условно-сплошных рубок (А-III – 7Ос2Б1П+С,К и А-I – 5Ос2Б2П1К+С) сообщества развиваются в различных направлениях: через осиновую (А-III) и пихтово-осиновую (А-I) фазы. Изменение вертикальной и горизонтальной структуры в осиннике крупнотравно-папоротниковом с 1966 по 2006 гг. представлено на рис. 1 и 2. Доля осины на А-III снижается в результате отпада по достижении ей возраста естественной спелости (70 л), доля кедра (80 л) по запасу увеличивается до 3 единиц. Степень освоенности пространства древесными породами на А-III повысилась с 43,5 до 57%. Общая численность стволов в осиннике (А-III) уменьшилась на 72%, а в пихтово-осиновом лесу (А-I) – на 57% к уровню 1966 г. вследствие отпада и усыхания отставших в росте угнетенных деревьев. При этом с увеличением высоты и диаметра растущих деревьев постепенно накапливается запас древостоя: с 100 до 226 м³ га⁻¹ (на А-III), и с 106 до 337 м³ га⁻¹ (А-I).

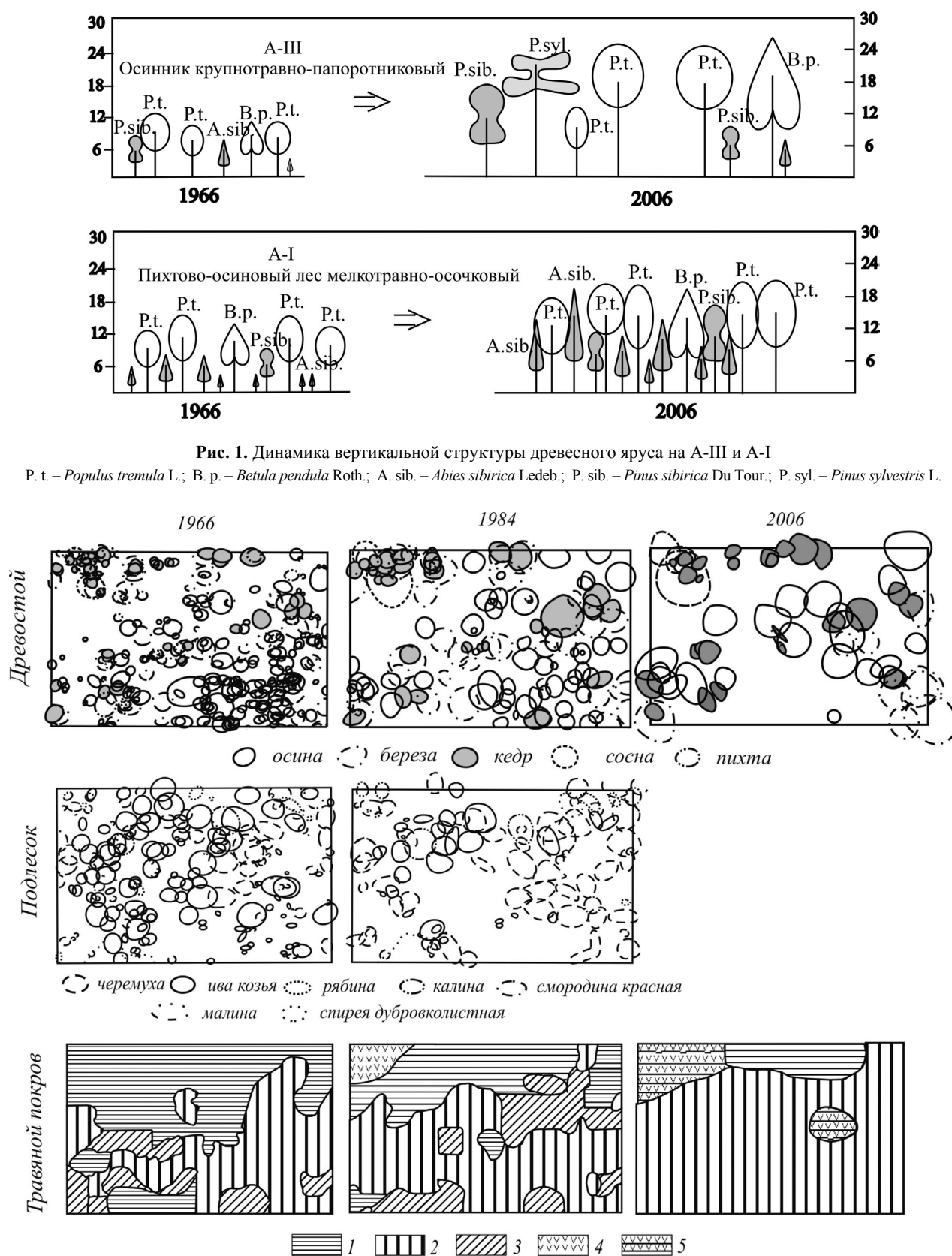


Рис. 2. Динамика фитоценотической структуры в осиннике крупнотравно-папоротниковом (А-III)

Синузии: 1 – лабазниково-широкотравно-разнотравная; 2 – крупнотравно-широкотравно-папоротниковая; 3 – орляково-злаково-широкотравная; 4 – осочковая; 5 – злаково-осочковая

Пихта, формируя второй ярус древостоя на А-I (см. рис. 1), усиливает свою эдификаторную роль в сообществе, что существенно изменяет фитоклимат: возрастает затенение, изменяются тепловой режим и влажность воздуха, что приводит к перестройке нижних ярусов сообщества.

Подлесок. Одновременно с выпадением деревьев изменяется соотношение и распределение в пространстве кустарников. На А-III ярус подлеска заметно тяготеет к окнам древесного полога. С развитием древостоя снижается жизненность черемухи (*Padus avium*), малины (*Rubus idaeus*), калины (*Viburnum opulus*). Полностью выпадает ива (*Salix caprea*), достигающая возраста естественной спелости – 60 лет. На А-I ярус подлеска остается невыраженным за весь период наблюдения.

Травяной покров. В случае формирования древостоя преимущественно из мелколиственных пород (А-III) на протяжении 40 лет в травяном покрове доминируют *Matteuccia struthiopteris*, *Brunnera sibirica*, а также виды лугово-лесного крупнотравья высотой 80–110 см, при сохранении общего проективного покрытия 90–100%.

После выпадения части осины и ивы (см. рис. 1), снижения сомкнутости древостоя активизируется вегетативное размножение и увеличивается мощность развития видов, слагающих крупнотравно-папоротниковую синузию (*Matteuccia struthiopteris* – 60%, *Athyrium filix-femina* – 8%, *Aconitum septentrionale* – 10%, *Brunnera sibirica* – 20%, *Pteridium pinetorum* – 10% и др.), которая увеличивает занимаемую площадь (80% к 2006 г.). Под пологом сосны выделяется новый элемент – осочковая синузия (*Carex macroura* – 55% и др.), которая к 2006 г. трансформируется в злаково-осочковую (*Carex macroura* – 35%, *Brachypodium pinnatum* – 25%, *Calamagrostis obtusata* – 10%).

В более сомкнутом насаждении с менее развитым травяным покровом (А-I) увеличение с 1966 по 2005 гг. доли участия пихты в составе древостоя, сопровождается дальнейшим изреживанием травяного покрова (в 1984 г. 64% пробной площади занимает мертвопокровная синузия). Синузиальная структура трансформируется: происходит замена доминирующих на площади папоротниково-широкоотравной синузии (*Anemone baicalensis* – 30%, *Athyrium filix-femina* – 5%, *Matteuccia struthiopteris* – 15%, *Carex macroura* – 3%, *Brunnera sibirica* – 5% и др.) и осочково-широкоотравной рыхлопокровной синузий на мелкотравно-осочковую (*Oxalis acetosella* – 12%, *Carex macroura* – 30% и др.). Процесс этот занимает короткий временной отрезок (1985–2005 гг.) и выражается в элиминации крупных папоротников, экспансии осочки и снижения общего проективного покрытия. Под кронами пихт осочка активно вытесняет виды ветрениц (байкальскую, алтайскую и отогнутую), подмаренник, вороний глаз, звездчатку Бунге.

По результатам 40-летних наблюдений можно заключить, что в ходе восстановительной сукцессии смешанные пихтово-лиственные (с осиной и березой) молодняки, имеющие, как правило, куртинную структуру, уже с 20–30-летнего возраста проходят стадию интенсивного изреживания осины и пихты (Исмаилова, Назимова, 2007).

Горизонтальная мозаика травяного покрова может наследовать черты фитоценотической структуры коренного кедровника, пни и приствольные повышения которого долго сохраняются и создают, в сочетании с другими мозаиками, гетерогенный фон для последующего возобновления. На подавляющей части площади в контрольных секциях две основных синузии не меняли своего положения, и их трансформация не была столь глубокой, как на ПП А-I («Китаева гора») (Назимова, Исмаилова, 2007).

В целом, перестройка синузиальной структуры травяного покрова идет достаточно быстро, подлеска – медленнее. Тем не менее, с появлением долгоживущих видов (популяций) лесообразователей мозаичная структура сообществ сохраняется и становится более устойчивой.

В условиях оптимального гидротермического режима и минерального богатства почв в низкогорных производных осинниках создаются благоприятные условия освещения для сохранения синузий с участием светолюбивых видов крупнотравья, господством крупных папоротников и видов неморального широкоотравья, а также синузий весенних эфемероидов и лесного разнотравья. Моховой ярус не формируется вообще, что характерно для черневых лесов в целом.

Можно констатировать, что синузиальная структура черневых пихтово-лиственных лесов, имеющих производный характер, отличается сложностью состава и пространственной организации. В травяном покрове выявлены постоянно присутствующие элементы, характерные для условно-коренного типа леса – *климаксовые* (крупнотравно-широкоотравно-папоротниковая синузия, крупнотравно-папоротниковая, вейниково-щитовниковая), варьирующие по составу, соотношению видов, фитомассе, но находящиеся в состоянии динамического равновесия со средой. Наряду с ними есть также элементы, которые появляются и исчезают в ходе сукцессии – *сукцессионные* (производные и временные, по Т.А. Комаровой (1992) синузии. Климаксовые синузии, например, крупнотравно-широкоотравно-папоротниковая, характерны для травяного покрова всех типов леса крупнотравно-папоротниковой серии в черневом поясе.

Анализ данных показывает, что одноименные синузии есть на всех ПП, они перемещаются в пространстве и во времени, образуя меняющийся узор. Часть из них связана с эдификаторным ярусом (рыхлопокров-

ные, мертвопокровные), другая – достаточно независима от состава древесного яруса и определяется экотопом (крупнотравно-папоротниковая с широколиственным).

Выявленные изменения фитоценотической структуры отражают амплитуду изменчивости морфоструктуры рассматриваемых типов леса в ходе восстановительной динамики в сходных условиях местопроизрастания.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (08-04-00600а).

Литература

Ермоленко П.М. Микроклимат хвойно-лиственных молодняков в связи с их фитоценотической структурой в черневом подпоясе Западного Саяна // Стационарные лесоводственные исследования в Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. С. 52–97.

Ермоленко Л.Г., Ермоленко П.П. Лесорастительный потенциал почв горных темнохвойных лесов Южной Сибири. Красноярск: ИЛИД, 1990. – 127 с.

Исмаилова Д.М., Назимова Д.И. Долговременная динамика фитоценотической структуры черневых пихтово-осиновых лесов // Лесоведение 2007. № 3. С. 3–10.

Назимова Д.И., Исмаилова Д.М. Направление и скорость восстановительных сукцессий в зоне контакта черневых и подтаежных лесов (гумидные низкогорья Саян) // Бот. журн. 2007. № 8. С. 1203–1214.

Кузнецова Т.С. Фитоценотическая структура кедровников Западного Саяна // Типы лесов Сибири. Вып. 2. М., 1969. С. 25–77.

Назимова Д.И., Ермоленко П.М. Динамика синузальной структуры при восстановительных сукцессиях лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск, 1980. С. 54–87.

Овчинникова Н.Ф. Возобновительные процессы в производных лесах черневого пояса Западного Саяна: Дисс. ... кандидата биол. наук. Красноярск, 2005. 170 с.

Поликарпов Н.П. Комплексные исследования в горных лесах Западного Саяна / Вопросы лесоведения. Т.1. Красноярск, 1970. С. 26–79.

Поляков В.И., Семечкин И.В. Динамика и устойчивость черневых кедровников Западного Саяна // Лесоведение, 2004. № 4. С. 1–14.

Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ
(КАМЕННАЯ СТЕПЬ)**

Казанцева Т.И., Бобровская Н.И.

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

Луговые степи являются зональным типом растительности лесостепи (Дохман, Любимова, 1971). Они издавна привлекали внимание ботаников. До сих пор не имеется окончательных ответов на многие вопросы: об их ботанико-географическом статусе, особенностях развития растительности луговых степей, а также о сукцессиях, происходящих под влиянием естественных и антропогенных факторов. Хорошо известно, что степи, особенно, на европейской части страны, практически уничтожены, а сохранившиеся их фрагменты в большой степени трансформированы, а потому определение их современного состояния представляется одной из первоочередных задач.

Изучение современного состояния растительности луговых степей Центрального Черноземья проводилось нами в Каменной степи на землях, принадлежащих НИИСХ им. В.В. Докучаева ЦЧП.

Среднегодовые температуры для этой части Центрального Черноземья положительны: +6⁰С. Расчеты трендов температур показали, что с начала прошлого века они выросли здесь на 1,4⁰С, причем основное увеличение пришлось на весенние (март–май на 2,5⁰С) и зимние (декабрь на 2,2⁰С). Сумма осадков за последние 100 лет составила 485 мм. Произошло существенное увеличение количества осадков – положительный тренд за период с 1900 по 1998 гг. составил 83 мм. Особенно заметное увеличение осадков (на 11%) пришлось на конец 70-х – конец 90-х годов, а вот статистически значимого повышения температур за этот период не произошло. Индекс сухости для территории Каменной степи составляет 1.17.

Согласно ботанико-географическому районированию луговые степи Каменной степи относятся к Среднерусской лесостепной подпровинции, Восточноевропейской лесостепной провинции (Лавренко и др., 1991), а по физико-географическому – к Калачскому овражно-балочному южнолесостепному району лесостепной провинции Среднерусской возвышенности (Физико-географическое районирование..., 1961).

Преимущественное распространение на территории Каменной степи получили злаково-богаторазнотравные луговые степи на обыкновенных черноземах. Основными объектами по изучению динамики, восстановлению и сохранению растительности луговых степей являются экспериментальные участки степных зале-

жей и целинные участки балок Таловой и Хорольской. Общая площадь некосимых и косимых залежей составляет 66 га. Они находятся в непосредственной близости с сельскохозяйственными и лесокультурными ландшафтами и в разное время заповеданы (последняя залежь была заповедана в 1912 г.). Их изучали многие ученые: Г.И. Танфильев (1898); Б.А. Келлер (1921); К.В. Владимиров (1914); А.И. Мальцев (1922–1923); Н.А. Аврорин (1934); Т.И. Исаченко (1950, 1954). Значительный вклад в эти исследования принадлежит Н.С. Камышеву (1948, 1956). Изучение динамики растительности степных разновозрастных залежей и целинных участков проводила А.И. Пашенко (1974, 1992). Позднее здесь работала Л.П. Паршутина (2000). С 1996 года эти исследования были продолжены нами (Казанцева, Бобровская, 1997; Казанцева, Бобровская и др., 2000; 2002; 2008). Наши исследования позволили подойти к оценке современного состояния растительности луговых степей Каменной степи. Основными критериями являлись следующие показатели: состав видов и набор основных эколого-фитоценологических групп, а также участие основных видов в проективном покрытии и формировании продукции.

Луговые степи на этой территории в естественном состоянии сохранились только по склонам балок Таловая и Хорольская. Одни территории являются пастбищами, а другие используются как сенокосные угодья.

В балке Таловой исследования проводились в сообществах, которые имеют достаточно широкое распространение на склонах восточной, западной и юго-восточной экспозиций. В балке Таловой проводится выпас домашних животных, а в Хорольской – ежегодное сенокосение. Общее проективное покрытие травостоя сообществ колеблется от 58 до 72%. В благоприятные годы видовая насыщенность на 1 м² составляет 24, а на 100 м² – 46. Однако, несмотря на постоянный выпас, здесь сохранились плотнoderновинные ковыли: *Stipa pennata*, *S. capillata*, но их участие в составе травостоя невелико. За последние 5–7 лет наблюдается увеличение степного разнотравья: *Salvia nutans*, *Plantago stepposa* и др. У большинства видов семейства *Fabaceae*: *Astragalus asper*, *A. dasyanthus*, *A. onobrychis*, *Lathyrus pratensis*, *Trifolium montanum*, *T. pratense* отмечено хорошее жизненное состояние, они обильно цвели и плодоносили. У северной границы Каменной степи на крутых склонах балки Таловой активно разрастаются корневищные степные кустарники *Cerasus fruticosa*, *Caragana frutex* и др. Их проективное покрытие составляет 80–100%. Участие в составе травостоя видов пастбищной дигрессии: *Artemisia austriaca*, *A. vulgaris*, *Polygala comosa* и др. – заметно снизилось. Улучшение жизненного состояния основных ценообразователей в сообществах связано, главным образом, с увеличением годовой суммы осадков (за 2004–2006 гг. она составила 630 мм) и снижением пастбищной нагрузки (за последние годы поголовье домашних животных резко сократилось).

В Хорольской балке проводится ежегодное сенокосение. Здесь более всего распространено злаково-бобово-богаторазнотравное сообщество. Общее проективное покрытие травостоя достигает 95%. Видовая насыщенность на 1 м² составляет 27, а на 100 м² – 55. Из злаков велико участие длиннокорневищных злаков *Bromopsis riparia*, *Elytrigia repens* (15%), а участие дерновинных ковылей *Stipa pennata*, *S. stenophylla* невелико (4%). Лучшее развитие, как и в балке Таловой, имеют виды семейства *Fabaceae*, особенно *Astragalus dasyanthus*, *Lathyrus pratensis*, *Trifolium montanum*, *T. pratense*, а из разнотравья – *Salvia nutans*, *S. stepposa*, *Plantago stepposa*, *Fragaria viridis*. Кустарник *Chamaecytisus ruthenicus* имеет плохое жизненное состояние, так как в зимний период 2005–2006 гг. снежные заносы доходили до 1 м и более. Большинство многолетних побегов были сухими. Надземная масса в годы наблюдений изменялась от 27 до 33 ц/га, из них ветошь и опад составляли 8%. Велико участие в формировании продукции видов семейства *Fabaceae* (17%), а разнотравье накапливает 45% всей надземной массы.

На территории Каменной степи существует несколько микрозаповедников степных залежей, их общая площадь 66 га. Самой старой залежи 125 лет, а самой молодой – 100. В течение длительного времени здесь применяется два режима использования: сенокосение и абсолютное заповедание. На косимых залежах в составе травостоя присутствуют все основные жизненные формы, кроме деревьев. Широко распространены злаково-бобово-богаторазнотравные, разнотравно-злаковые и злаково-богаторазнотравные сообщества с участием степных кустарников: *Amygdalus nana*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria*. Общее проективное покрытие травостоя сообществ составляет более 90%, а видовая насыщенность на 1 м² – 24, а на 100 м² – 48. Продуктивность косимых залежей достаточно высока и в разные по условиям увлажнения годы варьирует (28–60 ц/га) (Казанцева, Бобровская, 1997). Вблизи лесных полос происходит снижение участия в формировании продукции дерновинных злаков: *Stipa pennata*, *Festuca rupicola* (до 10%). Доминанты и содоминанты разнотравно-злакового сообщества длиннокорневищные злаки *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*, они формируют более 40% всей надземной массы. Из разнотравья в накоплении фитомассы велико участие таких видов как *Galium verum*, *Vicia tenuifolia*, *Fragaria viridis*, *Filipendula hexapetala* и др. Надземная масса в сообществах, распространенных вблизи лесных полос, самая высокая (50–60 ц/га). Отсутствие сенокосения на этих залежах в течение 3–5 лет приводит к увеличению ветоши и опада до 27% и быстрому разрастанию древесных и кустарниковых видов.

Степная залежь 1908 г. находилась в режиме абсолютного заповедания с 1912 г. К 1972 г. более 60% этой залежи заросла деревьями и кустарниками, а на половине залежи они были полностью удалены и введен режим сенокосения. После удаления деревьев и кустарников травянистая растительность начала восстанавливаться. Исследования показали, что стадии восстановления растительности те же, что и при зарастании первичных залежей, возникающих на месте бывшей пашни (Бобровская и др., 2000; Казанцева и др., 2002). Восстановление растительности луговых степей после удаления деревьев и кустарников проходит несколько сукцессионных стадий:

1. Стадия сорной растительности. В травостое присутствуют луговые виды, отмечены степные кустарники. Продолжительность этой стадии 2–3 года.

2. Стадия длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений. Доминируют виды р. *Melica*. Присутствуют типично степные кустарники (*Amygdalus nana*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Genista tinctoria*). Продолжительность 5 лет.

3. Стадия дерновинных злаков (*Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Festuca rupicola*) и степнoluгового и лугостепного разнотравья (*Adonis wolgensis*, *Phlomis tuberosa*, *Tragopogon orientalis*, *Salvia stepposa*, *Stachys recta*, *Veronica spicata* и др.). Присутствуют типично и степные кустарники. Продолжительность этой стадии 13–15 лет.

А на второй половине степной залежи 1908 г. при сохранении абсолютно-заповедного режима продолжалось зарастание этой территории деревьями и кустарниками и почти за вековой период произошло формирование лесной растительности. На основании собственных, архивных и литературных данных нам удалось проследить динамику растительности степной залежи 1908 г. – почти за 100 лет. В трансформации растительности условно можно выделить 4 сукцессионные стадии и их продолжительность (Казанцева и др. 2008).

I. Стадия демутации растительности (при ежегодном сенокосении) длится обычно 1–5, а в условиях абсолютной заповедности – 19 лет. В это время главенствующее положение имел длиннокорневищный злак *Elytrigia repens*, а бурьянистый вид залежи придавали сорные виды: *Cirsium arvense*, *Verbascum orientale* и др. В составе травостоя отмечены степные кустарники: *Amygdalus nana*, *Chamaecytisus ruthenicus*, их проективное покрытие не превышало 1–5%. Всего произрастало 7 видов деревьев и кустарников, но их обилие было невелико.

II. На второй стадии (1927–1947 гг.) в составе растительности число видов деревьев и кустарников возросло до 14, из них наибольшее проективное покрытие было у степного кустарника *Amygdalus nana* (18%). Кустовые, типчаковые, вейниковые группировки начинают вытеснять разнотравье. В сложении травостоя главенствующее положение занимает *Origanum vulgare* (50%). Продолжительность 20 лет.

III. На следующей стадии (1947–1972 гг.) растительность представляет собой сочетание древесно-кустарниковых зарослей и травяной растительности. Отмечено 23 вида деревьев и кустарников (из них 9 – экзоты Каменной степи). Они занимают более 60% всей площади экспериментального участка. Самыми многочисленными являются *Acer tataricum*, *Rhamnus cathartica* и *Crataegus curvisepala*. Среди кустарников по-прежнему доминирует *Amygdalus nana*, участие *Chamaecytisus ruthenicus* резко падает. Возрастает мозаичность травяного покрова и отчетливо можно выделить несколько растительных сообществ. Продолжительность этой сукцессионной стадии 25 лет.

IV. Продолжительность 4-ой сукцессионной стадии около 30 лет (1972–2001 гг.). В этот период при благоприятных климатических условиях происходит активное зарастание степной залежи древесными и кустарниковыми видами. Сомкнутость крон древесного яруса достигла 1,0. Из древесных видов господствующее положение имеют *Acer tataricum* и *A. negundo*. На степной залежи сформировался кленовый лес.

Таким образом, исследования динамики растительности луговых степей Каменной степи позволили выявить восстановление естественной целинной растительности. Нами отмечено снижение участия дигрессивно-активных и увеличение дерновинных злаков, ценных в кормовом отношении видов (р. *Astragalus*, р. *Trifolium*). Этому способствовали благоприятные природно-климатические условия, а также снижение пастбищной нагрузки в последнее десятилетие.

В сообществах степных косимых залежей увеличилось видовое разнообразие, проективное покрытие и надземная масса. В составе травостоя происходит снижение участия степных и лугостепных и увеличение степнoluговых и луговых видов. В разнотравно-злаковых сообществах, распространенных вблизи лесных полос, происходит увеличение фитоценологических показателей длиннокорневищных злаков *Bromus inermis*, *Elytrigia repens*.

Изучение динамики растительности степной залежи за 100-летний период позволило выявить сукцессионные стадии и их продолжительность в антропогенно-нарушенных ландшафтах. За длительный период наблюдений луговые степи Каменной степи претерпели значительные изменения. Для их сохранения необходима система мер рационального использования и охраны.

Литература

- Аврорин Н.А. Растительность разновозрастных залежей Каменной степи // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Л., 1934. Т. 1. Сер. 3. С. 187–195.
- Алехин В.В. Центральные-Черноземные степи. Воронеж, 1934. 90 с.
- Бобровская Н.И., Казанцева Т.И., Пащенко А.И., Тищенко В.В. Восстановление растительности луговых степей Центрально-Черноземной полосы (Каменная степь) // Аридные экосистемы. М., 2000. № 12. С. 150–159.
- Владимиров К.Н. Залежная и степная растительность в Бобровском уезде // Тр. бюро по прикл. бот. СПб., 1914. Т. 7. С. 619–679.
- Дохман Г.И., Любимова Е.Л. Лесостепная зона // Юго-Восток европейской части СССР. М., 1971. С. 205–225.
- Исаченко Т.И. О естественном расселении древесно-кустарниковых пород в Каменной степи // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 233–246.
- Казанцева Т.И., Бобровская Н.И. Фитомасса степных сообществ Воронежской области // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем. Оренбург, 1997. С. 69–70.
- Казанцева Т.И., Бобровская Н.И., Пащенко А.И., Тищенко В.В. Трансформация степной растительности в зоне контакта с лесозащитными полосами // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 87–96.
- Казанцева Т.И., Бобровская Н.И., Пащенко А.И., Тищенко В.В. Динамика растительности 100-летней степной залежи (Каменная степь, Воронежская область) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 4. С. 687–696.
- Камышев Н.С. Закономерности развития залежной растительности Каменной степи // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 2. С. 43–63.
- Келлер К.А. Растительность Воронежской губернии. Воронеж, 1921. 250 с.
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л., 1991. 144 с.
- Мальцев А.И. Фитосоциологические исследования в Каменной степи // Тр. бюро по прикладной ботанике и селекции. Л., 1922–1923. Т. 13. Вып. 2. С. 135–254.
- Пащенко А.И. Роль ботанических микрозаповедников в преобразованной степи // Каменная степь 100 лет спустя. Воронеж, 1992. С. 53–60.
- Танфильев Г.И. Ботанико-географические исследования в степной полосе // Тр. особой экспедиции Лесного департамента, научн. отдел. СПб., 1898. Т. 2. Вып. 2. 285 с.

ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ФОРМАЦИИ *HELICTOTRICHETA DESERTORUM* В «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ»

Калмыкова О.Г.

Оренбург, Институт степи УрО РАН

«Буртинская степь» – один из участков Госзаповедника «Оренбургский», расположенный в центральной части Оренбургской области в 25 км к юго-востоку от районного центра Беляевка и в 15 км к югу от п. Бурлыкский. Общая площадь его составляет 4500 га.

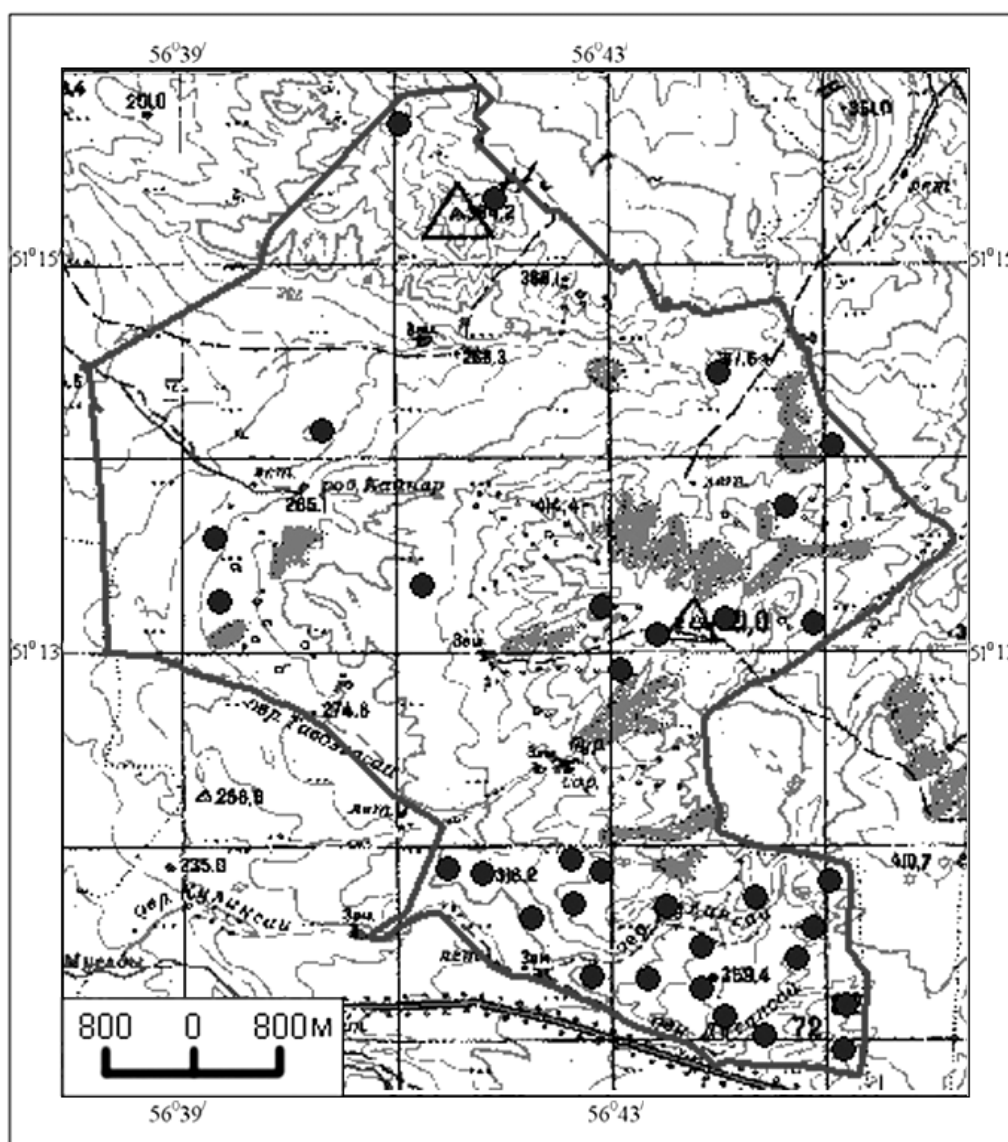
Заповедный участок находится на севере Подуральского плато, в междуречье Урала и Илека, представляющем собой сырцово-увалистую возвышенность (Неуструев, 1918; Мильков, 1951; Чибилёв, 2000).

Растительный покров «Буртинской степи» довольно разнообразен. Господствуют степи. По берегам ручьев и в местах близкого залегания грунтовых вод формируются луга и черноольшанники. По балкам встречаются осиновые и березово-осиновые колки.

Овсцовые степи формируются на неполноразвитых и маломощных щебенчатых и сильнощебенчатых черноземах. В связи с широким распространением таких почв в «Буртинской степи» сообщества овсцовой формации относятся к числу часто встречающихся. Они сосредоточены в основном на юге заповедного участка. Нередко сообщества этой формации можно наблюдать на склонах хребта Южный Кармен и у южной окраины плато Муелды (рис. 1).

Эдификаторная роль в данной формации принадлежит степному мезоксерофитному злаку – *Helictotrichon desertorum*. Эдафическая приуроченность овсцовых степей определяется петрофитностью этого вида. Среди созидификаторов и доминантов встречаются злаки: *Festuca valesiaca*, *Poa transbaicalica*, *Stipa lessingiana*, *S. zaleskii* и полукустарнички: *Artemisia marschalliana*, *Oxytropis spicata*. Из разнотравья в состав доминирующих видов входят ксерофит *Galatella villosa* и мезоксерофиты *Hieracium virosum*, *Medicago romanica*, *Potentilla humifusa*, реже *Galium ruthenicum*, *Pulsatilla patens*.

Из характерных видов в сообществах овсцовой формации наибольшее постоянство и обилие присуще петрофитным полукустарничкам: *Eremogone koriniana*, *Onosma simplicissima*, *Artemisia marschalliana* и разнотравью: *Centaurea marschalliana*, *Galium octonarium*, *Scabiosa isetensis*, *Galium octonarium*. Часто в составе фитоценозов встречаются *Thymus marschallianus*, *Echinops ruthenicus*, *Veronica incana*.



От общего числа злаков степные мезоксерофиты составляют около $\frac{1}{4}$, преобладающей же является группа степных ксерофитов.

Пять из семи полукустарничков относятся к степным мезоксерофитам (*Artemisia marschalliana*, *Onosma simplicissima*, *Oxytropis spicata*, *Thymus marschallianus*, *T. mugodzharensis*), остальные – степные ксерофиты (*Artemisia austriaca*, *Eremogone koriniana*).

Более четверти (31) видов, входящих в состав флоры формации – петрофиты, галофитами являются 5 видов, псаммофитами – 3. Присутствуют паразиты (*Cuscuta planiflora*, *Orobanchе coerulea*) и полупаразиты (*Pedicularis dasystachys*, *P. sibirica*).

Количество видов в одном описании 19–42. ОПП изменяется в различных сообществах овсцовых степей от 15–17% до 70%, а в среднем составляет 37%.

В таблице представлено классификационное деление формации *Helictotricheta desertorum*.

Поскольку все местообитания сообществ овсцовой степей характеризуются повышением щебнистости почв, факторами, определяющими эколого-фитоценологическую дифференциацию внутри формации *Helictotricheta desertorum*, являются, прежде всего, изменение влагообеспеченности и карбонатности почв (рис. 2). Щебнистость почв оказывает косвенное воздействие на ценологическое разнообразие овсцовых степей, посредством влияния на степень карбонатности эдафотопов за счет изменения количества щебня и литологического состава разрушаемых пород.

Классификационные единицы овсцовой формации (*Helictotricheta desertorum*)

Формация	Овсцовая (<i>Helictotricheta desertorum</i>)			
Класс ассоциаций	Разнотравно-злаково-овсцовый (<i>Helictotricheta desertorum graminosa herbosa</i>)			
Группа ассоциаций	Разнотравно – залесскоковильно-овсцовая (<i>Helictotrichon desertorum stiposa zaleskii herbosa</i>)	Разнотравно-типчакково-овсцовая (<i>Helictotricheta desertorum festucosa valesiaca herbosa</i>)	Разнотравно-степномятликово-овсцовая (<i>Helictotricheta desertorum poosa transbaicalica herbosa</i>)	Разнотравно – ковыльно-овсцовая (<i>Helictotricheta desertorum stiposa herbosa</i>)
Ассоциация (или тип сообществ)*	Разнотравно-типчакково-залесскоковильно-овсцовая (<i>Helictotrichon desertorum + Stipa zaleskii + Festuca valesiaca + Herbae stepposae</i>)	Разнотравно-залесскоковильно-типчакково-овсцовая (<i>Helictotrichon desertorum + Festuca valesiaca + Stipa zaleskii + Herbae stepposae</i>)	Разнотравно-типчакково-степномятликово-овсцовый с серпухой чертополоховой (<i>Helictotrichon desertorum + Poa transbaicalica + Festuca valesiaca + Herbae stepposae – [Serratula cardunculus]</i>)	Разнотравно-типчакково-ковильно-овсцовый (<i>Helictotrichon desertorum + Stipa lessingiana + S. zaleskii + Festuca valesiaca + Herbae stepposae</i>)
	Разнотравно-типчакково-залесскоковильно-овсцовый с галофитными элементами (<i>Helictotrichon desertorum + Stipa zaleskii + Festuca valesiaca + Herbae stepposae – [Serratula cardunculus + Palimbia salsa]</i>)	Разнотравно-степномятликово-типчакково-овсцовый (<i>Helictotrichon desertorum + Festuca valesiaca + Poa transbaicalica + Herbae stepposae</i>)		Разнотравно-ковильно-овсцовая с ковылем Коржинского (<i>[Stipa korshinskyi + Helictotrichon desertorum + Stipa lessingiana + S. zaleskii + Festuca valesiaca + Herbae stepposae]</i>)
	Разнотравно-типчакково-залесскоковильно-овсцовая с мятликом степным (<i>Helictotrichon desertorum + Stipa zaleskii + Festuca valesiaca + Herbae stepposae + [Poa transbaicalica]</i>)			

* Ввиду ограниченности площади заповедной территории и большого разнообразия экологических условий не всегда удалось набрать достаточное количество описаний сходных сообществ. Часть описаний осталась безранговой из-за невозможности сделать 10-ти кратную повторность. Мы их использовали при анализе материала как «типы сообществ».

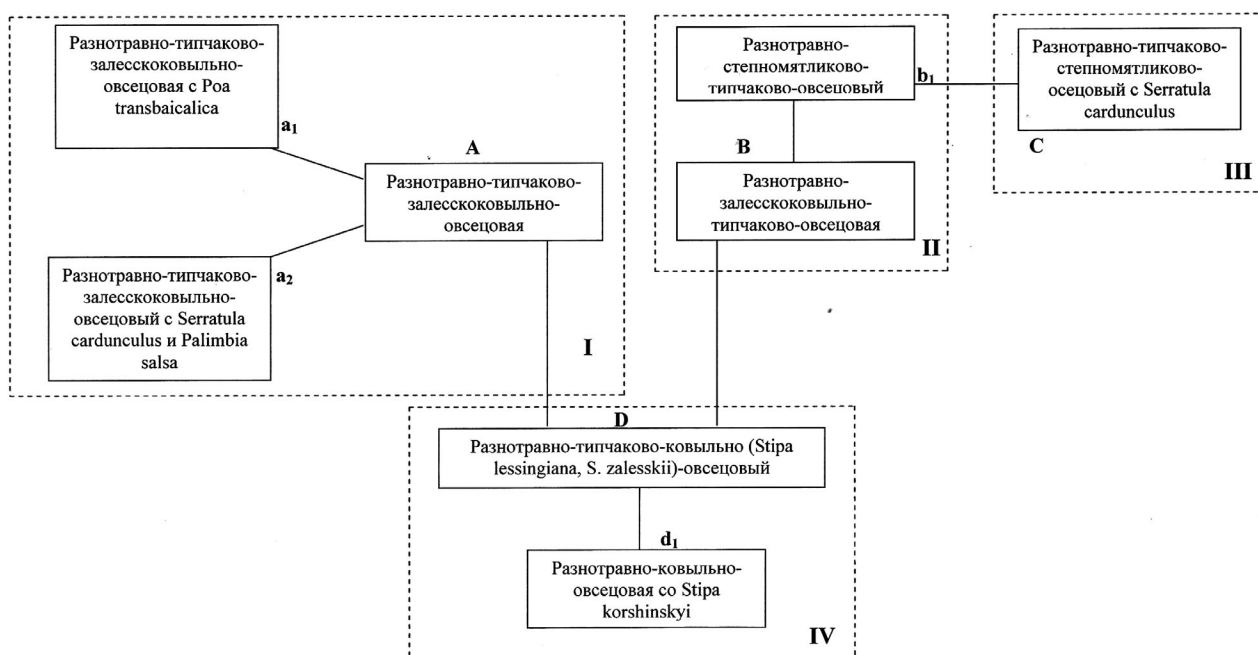


Рис. 2. Эколого-фитоценотическая схема овсецовой формации (*Helictotricheta desertorum*).

— ассоциации и типы сообществ; [] — группы ассоциаций: I – разнотравно-залеескоковыльно-овсецовой; II – разнотравно-типчакково-овсецовой; III – разнотравно-степномятликово-овсецовой; IV – разнотравно-ковыльно-овсецовой. Bb₁, Aa₁ – увеличение увлажнения; Aa₂, b₁C, ADd₁, BDd₁ – увеличение карбонатности почв

Литература

- Неуструев С.С. Естественные районы Оренбургской губернии: Географический очерк с картой естественных районов и обзорной картой Оренбургской губернии. Оренбург, 1918. 169 с.
 Мильков Ф.Н. Леса Чкаловской области // Очерки физической географии Чкаловской области. Чкалов, 1951. С. 102–139.
 Чибилёв А.А. Энциклопедия «Оренбуржье». Т. 1. Природа. Калуга, 2000. 192 с.

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПСАММОФИТНЫХ СООБЩЕСТВ О. ОЛЬХОН (БАЙКАЛ)

Касьянова Л.Н.¹, Азовский М.Г.²

¹Иркутск, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН

²Иркутск, Институт геохимии им. А.П. Виноградова СО РАН

Псаммофитные сообщества на острове Ольхон развиваются на песчаных образованиях, имеющих очаговое распространение. По своей природе эти образования подобны дюнным пескам морских побережий. На Ольхоне они имеют эоловое происхождение и приурочены к береговым зонам заливов Малого моря.

Песчаные образования на острове сформировались в эпоху голоцена. Они отмечаются в двух формах: современные позднеголоценовые (действующие, подвижные) и древние раннеголоценовые (зафиксированные). Древние отложения удалены от побережья. Площадь их распространения и мощность пока неизвестны. Они покрыты лесной и гемипсаммофитной растительностью. Зарастание древних песчаных образований, по-видимому, происходило в период климатического оптимума в голоцене (Мац, 1973; Плиocen ..., 1982). Предполагается, что пески в этот период были малоподвижны. В дальнейшем, с похолоданием климата на Земле и усилением ветровой деятельности, эоловые процессы на острове возобновились, а вместе с ними транзит и аккумуляция песков. Считается, что это произошло около 5 тыс. лет назад (Акулов, Агафонов, 2005).

В последние десятилетия под воздействием природных (ветер, перевиваемые пески) и антропогенных (вырубка леса, пожары, неумеренный туризм) процессов растительный покров раннеголоценовых и позднеголоценовых песков интенсивно разрушается. В результате этих процессов, некогда закрепленные

песчаные формы получили подвижность и стали интенсивно наступать на лес и степь. Появились обширные поля открытых песков с характерными формами эолового рельефа дюнами, ложбинами выдувания, останцами и специфичной растительностью, состоящей из многолетних трав, низких кустарников и одиночных деревьев.

Сухой климат и эоловый рельеф способствуют формированию на острове экосистем полупустынного типа, основным компонентом которых является псаммофитная растительность. Развитие же специфичной псаммофитной растительности на острове обусловлено, прежде всего, песчаным субстратом, лишенным мелкозема и недостаточным увлажнением, характеризующимся годовым коэффициентом увлажнения 0,34 (Иванов, 1948).

На подвижных песках острова нами выявлено 6 ассоциаций. Это тимьяновая ассоциация из *Thymus baicalensis* Serg. с двумя субассоциациями; разнотравно-хамеродосовая из *Chamaerhodos grandiflora* (Pallas ex Schultes) Bunge + *Aconogonon ocreatum* (L.) Hara, *Stellaria dichotoma* L., *Astragalus olchonensis* Gontsch.; остролодочниковая из *Oxytropis lanata* (Pallas) DC.; леймусовая из *Leymus secalinus* (Georgi) Tzvelev, *L. chinensis* (Trin.) Tzvelev; осоковая из *Carex sabulosa* Turcz. ex Kunth. + *C. korshinskyi* Kom.; овсяницевая из *Festuca rubra* ssp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvelev. Данные ассоциации и субассоциации представляют 7 доминирующих типов растительных сообществ (Касьянова и др., 2007).

Разнотравно-хамеродосово-тимьяновые сообщества из *Thymus baicalensis* + *Chamaerhodos grandiflora* + *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*, *Silene jenseensis*, *Stellaria dichotoma*. Общее проективное покрытие колеблется в пределах 30–60%. Травостой образует три подъяруса. Видовая насыщенность колеблется от 7 до 18 видов растений. Общее число видов в сообществах достигает 67. В составе ценофлоры отмечено 14 эндемиков и 6 реликтов.

Разнотравно-хамеродосовые сообщества из *Chamaerhodos grandiflora* + *Aconogonon ocreatum*, *Stellaria dichotoma*, *Astragalus olchonensis*. Травостой хамеродосовых сообществ не имеет ясно выраженной вертикальной структуры. Общее проективное покрытие колеблется в пределах 30–50%. Видовая насыщенность составляет 5–16 видов растений. Всего в сообществах встречается 49 видов. В составе ценофлоры отмечено 10 эндемиков и 2 реликта.

Остролодочниковые сообщества из *Oxytropis lanata*. Сообщество характеризуется разреженным травостоем. Его общее проективное покрытие составляет 20–40%. В вертикальной структуре травостоев наблюдается 2 подъяруса. Видовая насыщенность варьирует от 4 до 14 видов растений. Общее число видов в сообществах составляет 39. В составе ценофлоры зарегистрировано 9 эндемиков и 2 реликта.

Леймусовые сообщества из *Leymus secalinus*, *L. chinensis*. В вертикальной структуре сообществ выделяются три подъяруса. Общее проективное покрытие травостоя составляет 30–50%. Видовая насыщенность колеблется от 6 до 20 видов растений. В составе сообществ насчитывается 58 видов. В составе ценофлоры зарегистрировано 10 эндемиков и 5 реликтов.

Овсяницевые сообщества из *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*. В данном типе ценозов прослеживаются три подъяруса. Общее проективное покрытие травяного покрова составляет 30–40%. Видовая насыщенность на площади составляет 5–10 видов растений. Всего в сообществах насчитывается 31 вид. В составе ценофлоры отмечено 7 эндемиков и 4 реликта.

Осоковые сообщества из *Carex sabulosa* + *C. korshinskyi*. Общее проективное покрытие травостоя колеблется от 20 до 45%. По вертикали прослеживаются два подъяруса. Видовая насыщенность составляет 6–10 видов растений. Общее число видов в сообществах равняется 18. В составе ценофлоры зарегистрировано 4 эндемика и 1 реликт.

Всего на подвижных песках острова обнаружено 114 видов сосудистых растений, относящихся к 34 семействам и 75 родам. Из общего числа видов 22 являются эндемиками и реликтами. Все отмеченные растения относятся к 7 типам жизненных форм и 13 группам: 1) деревья, 2) кустарники, 3) полукустарники, 4) кустарнички, 5) полукустарнички, 6) травы многолетние поликарпические (растения-куртинки, корневищные, рыхлодерновинные, плотнoderновинные, стержнекорневые, луковичные), 7) травы малолетние монокарпические (стержнекорневые).

В общем спектре жизненных форм, слагающих псаммофитные фитоценозы, прослеживается главенствующая роль многолетних трав, на долю которых приходится 74% состава. Наибольшее фитоценотическое значение имеют многолетние поликарпические травы стержнекорневые, корневищные и растения-куртинки.

В пространственном размещении псаммофитных фитоценозов (горизонтальная структура) наблюдается прямая зависимость от рельефа и микроклиматических особенностей его форм. Здесь прослеживаются следующие закономерности. Во-первых, отмечается разница в сложении фитоценозов, развивающихся на современных или древних мезоформах эолового рельефа. Сложные фитоценозы по составу и структуре характерны для древних мезоформ (бугры, дюны). Более простые по организации фитоценотические структуры примечательны для современных подвижных мезоформ – дюн, ложбин выдувания, аккумулятивных валов, дефляционных плоскостей и останцев. Во-вторых, наблюдается приуроченность фитоценотических единиц соответст-

венно экологической среде отдельных микроформ. Здесь первостепенное значение имеет положение формы относительно господствующего направления ветра.

Внутренняя структура псаммофитных сообществ имеет свои особенности, которые заключаются в отсутствии хорошо выраженных ярусов в общепринятом понимании. По вертикали в фитоценозах выделяются 2–3 подъяруса с 1–2 доминантами. Отмеченные структуры формируются, чаще всего, разными типами биоморф: полукустарниками, полукустарничками и многолетними травами.

Неоднородность экотопов современных песчаных образований и динамика эолового рельефа, обуславливают развитие на песках фитоценологических единиц разной организации от пионерных поселений растений до сложных сообществ. По данным общего проективного покрытия, с учетом особенностей отдельных элементов экотопов (геоморфологические элементы, скрытость от ветра), нами создана гипотетическая схема эколого-фитоценологических рядов (по: Миркин, Розенберг, 1978). Эта схема, в целом, дает представление о псаммофитных сообществах острова, как комплексе разновозрастных фитоценозов. Эколого-фитоценологических рядов удалось получить три: тимьяновый, разнотравно-хамеродосовый, леймусовый. Ряды включают разные ценологические единицы: пионерные с общим проективным покрытием 10–20%, переходные – до 30%, узловые или заключительные – до 50%. Каждый ряд отображает пространственную совокупность фитоценологических единиц определенного типа и направление связей между этими единицами. Кроме того, ряды косвенно отображают развитие ценологических структур на песках во времени.

Характерной чертой всех псаммофитных сообществ на острове является высокое сходство их флористического состава при различных доминантах. Это обстоятельство является главной причиной низкого разнообразия псаммофитных фитоценозов. В составе таких сообществ варьирует в основном обилие видов.

В псаммофитных сообществах острова на 100 м² зарегистрировано от 4 до 20 видов растений. В разных, по своей структуре, сообществах число видов колеблется от 5 до 65, в ассоциациях – от 18 до 80. Приведенные данные являются простейшим показателем видового богатства сообществ в региональном масштабе. Для определения ценологической важности вида рассмотрим показатель распределения видов по грациям встречаемости. Анализ соотношения количественного участия видов в покрове сообществ показал, что лишь небольшая часть из всего состава сосудистых растений имеет высокую встречаемость. При этом большинство видов растений принадлежит к числу редко встречающихся. Причем, во всех ценозах основную роль в их составе играют растения 1 класса постоянства с частотой встречи вида менее 20% и 4–5 классов – более 61–80%. Распределение видов по классам постоянства от 1 до 5, в псаммофитных сообществах характеризуется двумя типами. Первый тип распределения видов характерен для сообществ, в которых преобладают растения с низким постоянством (1 класс). Их количество в ценозах составляет 51–75%. При этом на долю растений классов высокого постоянства (4–5 класс) приходится всего 2–10%. Второй тип распределения видов присущ фитоценозам, в составе которых преобладают растения классов высокого постоянства (22–45%). В этом случае на растения низкого класса приходится 11%.

Распределение видов по грациям встречаемости первого типа свидетельствует о том, что видовое богатство в большинстве псаммофитных сообществ создается за счет редко встречающихся растений. При этом следует отметить, что абсолютное число видов с высокой встречаемостью примерно одинаково для сообществ разных по своей типологии. Второй тип, характерен для сообществ находящихся в крайних условиях градиентов среды. Наши данные показывают, что в экстремальных условиях среды песчаных экотопов в псаммофитных сообществах наблюдается резкое снижение числа видов с низкой встречаемостью, при возрастании числа растений с высокой встречаемостью. В этом случае наблюдается снижение общего богатства видов в сообществах.

В условиях подвижного песчаного субстрата основными ценозообразователями являются облигатные растения псаммофиты *Thymus baicalensis*, *Oxytropis lanata*, *Chamaerhodos grandiflora*, *Carex korshinskyi*, *C. sabulosa*, *Festuca rubra* ssp. *baicalensis*, *Leymus chinensis*, *L. secalinus*.

В общем комплексе растительных сообществ Ольхона псаммофитные фитоценозы занимают особое положение. Эти ценологические структуры отличаются от доминирующих сообществ острова (лесных и степных) своей приуроченностью к экологическим условиям песчаных образований, соответствующим условиям полупустынь. В свою очередь, климат полупустынь и древний песчаный субстрат, лишенный мелкозем, способствуют формированию видового состава, состоящего преимущественно из облигатных и факультативных растений псаммофитов. По составу ценологических элементов псаммофитные сообщества характеризуются большой насыщенностью эндемичных и реликтовых растений, а также наличием «краснокнижных».

Литература

- Акулов Н.И., Агафонов Б.П. Эоловые пески на Байкале и их связь с ильменитовыми россыпями // Региональная геология и металлогения. 2005. № 23.
- Иванов Н.Н. Ландшафтно-климатические зоны земного шара. Записки географического общества. М.-Л., 1948. Новая серия. Т. 1. 223 с.

Касьянова Л.Н., Азовский М.Г., Мазукабзов А.М. Структура растительности переувлажненных песков острова Ольхон (озеро Байкал) // Бюллетень МОИП. 2007. Т. 112. Вып. 2. С. 41–49.

Мац В.Д. О возрасте эоловых песков в береговой полосе озера Байкал // Геологические и гидрологические исследования озер Средней Сибири. Лиственничное на Байкале. 1973. С. 51–53.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 209 с.

Плиоцен и плейстоцен Среднего Байкала. Новосибирск, 1982. 193 с.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА УРБАНОЦЕНОФЛОРЫ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ НОВОСИБИРСКА

Качкин К.В.

Новосибирск, Новосибирский государственный медицинский университет

Синантропная флора и растительность сопровождает человечество на протяжении всей его истории. И только в последние десятилетия она приковала к себе пристальный взгляд ботаников. Тем не менее, при анализе синантропных флор и ценофлор редко уделяется должное внимание выделению и анализу спектра жизненных форм по системе И.Г. Серебрякова. Хотя еще сам автор системы, выдающийся отечественный ученый Иван Григорьевич Серебряков (1962) отмечал, что именно жизненная форма растений обращает на себя первоочередное внимание при обзоре окружающего растительного мира.

Целью нашей работы было изучение биоморфологического спектра урбаноценофлоры синантропной растительности правобережья Новосибирска.

Материалом исследования явились геоботанические описания четырех ассоциаций травяной синантропной и одна ассоциация луговой растительности, выполненные автором в полевые сезоны 2000–2003 гг. в правобережной части Новосибирска. В настоящей работе рассматриваются ассоциации, относящиеся к мезархному ряду растительности в понимании С.М. Разумовского (1981). Все приводимые ассоциации являются звеньями дигрессионно-демутационной сукцессии (Качкин, 2005). Название видов растений приводятся по С.К. Черепанову (1995).

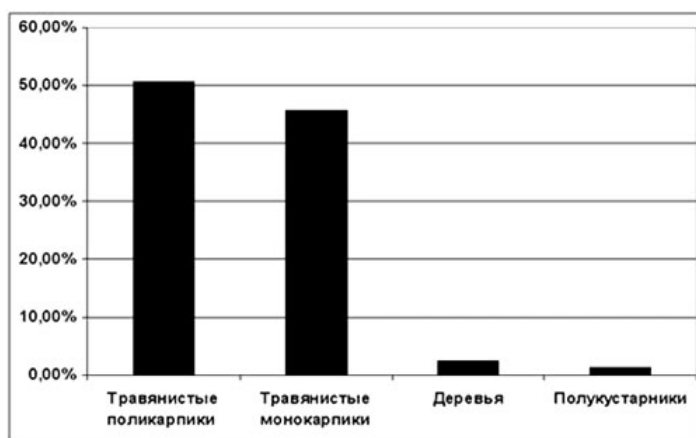


Рис. 1. Биоморфологическая структура урбаноценофлоры

полкустарник *Solanum kitagawae* Schönbeck-Temesy. Нужно заметить, что нами изучались именно травяные сообщества, поэтому взрослые древесные растения в геоботанические описания не попадали.

Биоморфологические спектры ценофлоры отдельных ассоциаций позволяют проследить изменения в соотношениях жизненных форм в зависимости от степени восстановленности ассоциации.

Ассоциация *Plantagino majoris–Polygonetum avicularis* (Knapp 1945) Pass. 1964, относящаяся к союзу *Polygonion avicularis* Bg.-Bl. 1931, порядку *Plantaginetales majoris* R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950 класса синантропной растительности *Plantaginetea majoris* R.Tx. et Prsg. in R.Tx. 1950, произрастает в активно вытравливаемых человеком местообитаниях. Из 20 видов высших сосудистых растений, зарегистрированных в ассоциации, *Polygonum aviculare* L., *Plantago major* L., *Amoria repens* (L.) S. Presl и *Lepidium rudemale* L. имеют высокую константность. Остальные виды встречаются единично. Среди видов с константностью выше первого класса (рис. 2), половина приходится на группу травянистых монокарпиков – 2 вида (50%), по одному виду (по 25%) относятся к группе вегетативно малоподвижных и вегетативно подвижных поликарпиков. В полном спектре биоморф ассоциации травянистых монокарпиков 9 видов (45,00%), вегетативно малоподвижных по-

В общей сложности в урбаноценофлоре мезархного ряда синантропной растительности правобережья Новосибирска нами был зафиксирован 81 вид высших сосудистых растений. В отдельных ассоциациях число видов колеблется от 20 в ассоциации *Plantagino majoris–Polygonetum avicularis* (Knapp 1945) Pass. 1964 до 49 в ассоциации *Artemisietum vulgaris* Tx. 1942. В общем биоморфологическом спектре ценофлоры (рис. 1) травянистые поликарпические травы и монокарпические травы представлены практически в равных долях. Травянистых поликарпиков 41 вид (50,62%), монокарпиков – 37 видов (45,68%). Также в травяных ассоциациях встречаются два листопадных дерева в качестве семенного подроста – *Acer negundo* L. и *Populus balsamifera* L. и один

ликарпиков – 5 видов (25%), вегетативно подвижных поликарпиков – 4 вида (20%), т.е. травянистых многолетников совокупно 9 видов (45%), листопадных деревьев в виде семенного возобновления – 2 вида (10%).

Ассоциация *Chenopodietum albi* Solomeschcz in Mirkin et al. 1986 принадлежит союзу *Sisymbriion officinalis* R.Tx., Lohm., Prsg. in Tx. 1950, порядку *Sisymbrietalia* J. Tx. ex Matusz 1962 em. Gors 1966 класса синантропной растительности *Chenopodietea* Br.-Bl. 1952 em. Lohm., J et R. Tx 1961 ex Matusz. 1960. Такие сообщества развиваются в черте города преимущественно на бедных питательными элементами минеральных почвах с частыми антропогенными нарушениями. В общей сложности в ассоциации зафиксировано 39 видов высших сосудистых растений. В биоморфологической структуре ценофлоры ассоциации (рис. 3) среди видов с константностью выше первого класса (21 вид) более половины всего спектра занимают травянистые малолетники – 12 видов (57,16%), значительно меньше – 5 видов (23,80%) вегетативно малоподвижных растений, еще меньше вегетативно подвижных растений – 3 вида (14,28%) и всего один вид семенного возобновления листопадных деревьев (4,76%). В полном спектре ассоциации травянистые малолетники занимают примерно такую же долю, как и среди видов с высокой константностью – 21 вид (53,85%), вегетативно подвижных и вегетативно малоподвижных видов примерно равное число – 8 (20,52%) и 7 (17,94%) соответственно. Также в спектре присутствуют два вида листопадных деревьев (5,13%) и один полукустарник – 2,56%.

Ассоциация *Artemisietum vulgaris* Tx 1942 относится к союзу *Arction lappae* Tx. 1937 em. Gutte 1972, порядку *Artemisietalia vulgaris* Lohm. in Tx. 1947 класса синантропной растительности *Artemisietea vulgaris* Lohm., Prsg. et in Tx. 1950. В ассоциации зафиксировано 49 видов высших сосудистых растений. Ассоциация произрастает на некультивируемых газонах, обочинах немагистральных дорог. Она характеризуется достаточно высоким для синантропной растительности видовым разнообразием. Ассоциация *Artemisietum vulgaris* занимает промежуточное положение в дигрессионно-демутационной сукцессии между сильно поврежденными сообществами ассоциаций *Plantagino majoris–Polygonetum avicularis* и *Chenopodietum albi* и более восстановленными сообществами, несущими в себе черты естественной растительности. Такое положение ассоциации обуславливает наличие некоторого экотонного эффекта, который проявляется во всех спектрах ценофлоры. Тем не менее, эта ассоциация широко распространена в городских местообитаниях и устойчива во времени. Биоморфологический спектр ценофлоры видов с высокой константностью (16 видов) возглавляют вегетативно подвижные формы и травянистые малолетники (рис. 4). Их 6 (37,5%) и 5 (31,25%) видов соответственно. Несколько меньше вегетативно малоподвижных видов – 4 вида (25,00%). Также отмечено одно древесное растение (6,25%). Полный спектр

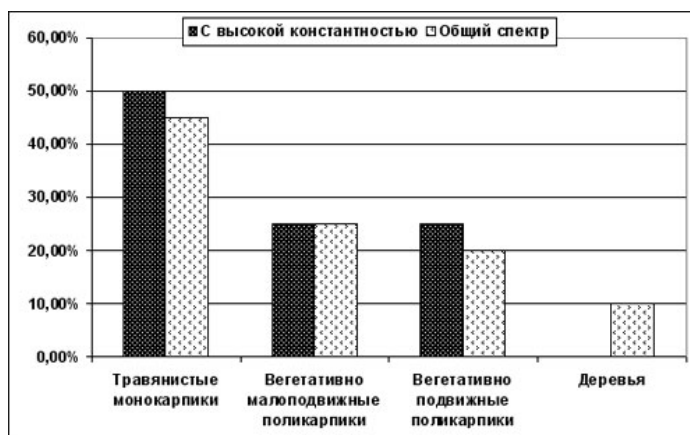


Рис. 2. Биоморфологическая структура *Plantagino majoris–Polygonetum avicularis*

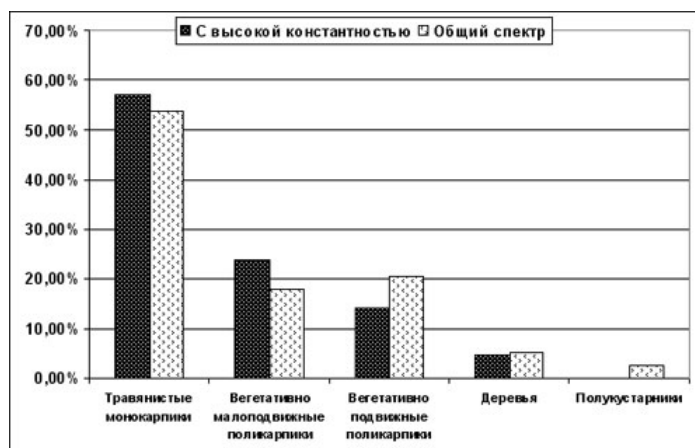


Рис. 3. Биоморфологическая структура *Chenopodietum albi*

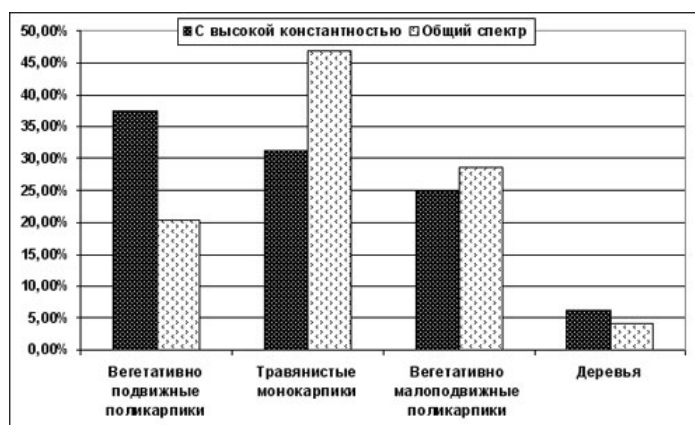


Рис. 4. Биоморфологическая структура *Artemisietum vulgaris*

ценофлоры ассоциации значительно отличается от спектра видов с высокой константностью. За счет видов с низкой константностью сильно возрастает роль монокарпических трав. Их 23 вида (46,94%). Vegetативно малоподвижных видов 14 (28,57%), вегетативно подвижных видов 10 (20,41%), деревьев – 2 вида (4,08%).

Ассоциация *Agropyretum repentis* Felf. 1942, относящаяся к союзу *Convolvulo-Agropirion* Gors 1966, порядку *Agropyretalia repentis* Oberd., Th.Muller et Gors in Oberd. et al. 1967, класса синантропной растительности *Agropyreteea repentis* Oberd., Th.Muller et Gors in Oberd. et al. 1967, представляет собой сообщество с преобладанием многолетних знаков и является одной из продвинутых стадий сукцессии (рис. 5). Среди видов с высокой константностью (19 видов) значительно превосходят другие группы по своему числу вегетативно малоподвижные многолетники – их 10 видов (52,64%). Вегетативно подвижных многолетников и малолетников одинаковое число по 4 вида (по 21,05%), деревьев один вид (5,26%). В общем спектре ассоциации так же, как и среди видов с большой константностью, преобладают вегетативно малоподвижные формы – 20 видов (44,44%). За счет увеличения числа однолетних с низкой константностью, на второе место выходят малолетники – 15 видов (33,34%), на третье место перемещаются вегетативно подвижные формы – 9 видов (20,00%), также отмечен один вид деревьев – 2,22%.

Ассоциация *Vicio cracca*–*Agrostietum gigantea* Mirk. in Denisova et al. 1986 относится к союзу *Festucion pratensis* Sipaylova et al. 1985 порядка *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 класса естественной луговой растительности *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970. В данном случае ассоциация представляет собой синантропный вариант широко распространенного класса луговой растительности. Такие сообщества в городских условиях встречаются на местообитаниях длительно время не подвергавшихся прямому действию человека. В ассоциации нами отмечено 43 вида высших сосудистых растений, 27 из них встречаются с константностью выше первого класса (рис. 6.). Среди видов с высокой встречаемостью первостепенное место занимают вегетативно малоподвижные многолетники – 11 видов (40,75%). Вегетативно подвижных многолетников чуть меньше – 9 видов (33,33%). Малолетники значительно уступают по числу видов – их 6 (22,22%). Также зафиксирован один вид древесных растений – 3,70%. Таким образом, в ассоциации *Vicio cracca*–*Agrostietum gigantea*, которая представляет собой последнюю стадию восстановительной синантропной сукцессии, значительно преобладание многолетников над малолетними травами среди видов с большой константностью. В общем спектре видов ассоциации за счет появления малолетних трав, которые встречаются единично, преобладание многолетников не так значительно. Вегетативно малоподвижных многолетников – 15 видов (34,87%), вегетативно подвижных многолетников и малолетних травянистых растений – по 13 видов (по 30,24%), два древесных вида – 4,65%.

Таким образом, в ассоциациях, испытывающих сильное антропогенное воздействие и находящихся на начальных стадиях восстановительной сукцессии, значительно преобладают травянистые монокарпики. При этом эта тенденция прослеживается как при анализе спектра видов только с высоким постоянством, так и при анализе всей ценофлоры ассоциаций. Ассоциация *Artemisietum vulgaris*, как упоминалось выше, занимает промежуточное положение в сукцессионном ряду. Среди видов с высокой константностью в данной ассоциации встречаемость различных биоморф травянистых растений отличается незначительно. В то же время в общем спектре ценофлоры ассоциации, за счет большого числа спонтанных видов с низкой константностью, доля травянистых монокарпиков приближается к 50%. В ассоциациях продвинутых стадий восстановительной

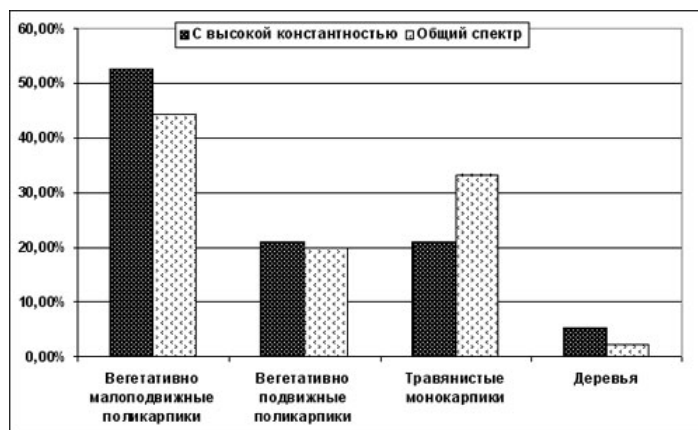


Рис. 5. Биоморфологическая структура *Agropyretum repentis*

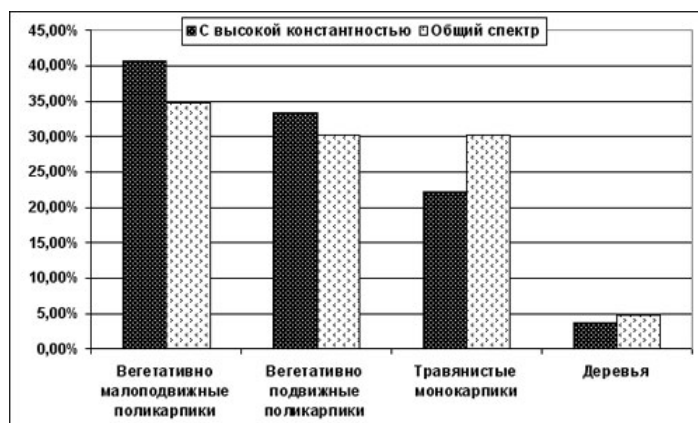


Рис. 6. Биоморфологическая структура *Vicio cracca* – *Agrostietum gigantea*

сукцессии преобладают вегетативно малоподвижные поликарпические травы, что сближает их с луговыми ассоциациями. Вегетативно подвижных поликарпиков чуть меньше, монокарпических трав еще меньше. Такое соотношение биоморф вполне объясняется адаптацией монокарпических трав и травянистых вегетативно подвижных поликарпиков к жестким условиям произрастания в городских растительных сообществах.

Литература

- Качкин К.В. Синантропная растительность правобережья г. Новосибирска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 16 с.
 Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 232 с.
 Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 277 с.
 Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
 ОЗЕР БАРАБИНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ И КУЛУНДИНСКОЙ РАВНИНЫ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ):
 СИНТАКСОНИЯ И ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ

Киприянова Л.М.

Новосибирск, Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал

Озерный фонд южной части Западно-Сибирской равнины представлен 12475 водоемами, которые различаются по солевому составу, трофности, заболоченности, степени комплексного антропогенного воздействия (Савченко, 1997). Озера Новосибирской области в ботаническом аспекте исследованы недостаточно. Лучше изучены крупные солончатоводные водоемы и системы озер, имеющие рыбопромысловое значение, по некоторым из них изданы монографии, характеризующие, в том числе, макрофитную водную растительность (Катанская, 1986; Сипко, 1982). По большей части средних и малых озер сведения о растительности отсутствовали.

По материалам исследования в 2001–2003 гг. 65 озер Барабинской низменности и Кулундинской равнины в пределах Новосибирской области было выявлено ценотическое разнообразие водной растительности озер, которое составило 35 синтаксонов ранга ассоциации классификации Браун-Бланке из семи классов. Из них 2 синтаксона ранга ассоциации класса *Cladophoretea*, 5 – класса *Charetea fragilis*, 4 – *Lemnetea*, 1 – *Utricularietea intermedio-minoris*, 3 – *Ceratophylletea*, 17 – *Potamogetonetea*, 3 – *Ruppiaetea maritima*.

Продромус водных и прибрежно-водных сообществ озер лесостепной и степной зон Западной Сибири (в пределах Новосибирской области).

Класс **CLADOPHORETEA GLOMERATAE** Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Порядок *Cladophoretalia glomeratae* Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005

Союз *Cladophorion fractae* Bobrov, Kipriyan. et Chemeris 2005

Acc. *Cladophoretum fractae* Sauer 1937

Acc. *Cladophoretum glomeratae* Sauer 1937

Класс **CHARETEA FRAGILIS** Fukarek ex Krausch 1964

Порядок *Charetalia hispidae* Sauer ex Krausch 1964

Союз *Charion fragilis* Krausch 1964

Acc. *Charetum contrariae* Corill. 1957

Acc. *Charetum tomentosae* (Sauer 1937) Corill. 1957

Acc. *Nitellopsidetum obtusae* (Sauer 1937) Damska 1961

Союз *Charion canescentis* Krausch 1964

Acc. *Charetum canescentis* Corill. 1957

Acc. *Charetum altaicae* Kipriyanova 2005

Класс **LEMNETEA** Tx. ex. De Bolós et Masclans 1955

Порядок *Lemnetalia minoris* Tx. ex. De Bolós et Masclans 1955

Союз *Lemnion minoris* Tx. 1955 ex. De Bolós et Masclans 1955

Acc. *Lemnetum minoris* Müller et Görs 1960

Союз *Lemnion trisulcae* Den Hartog et Segal

Acc. *Lemnetum trisulcae* Kelh. ex Knapp et Stoffers 1962

Порядок *Hydrocharitetalia* Rübel 1933

Союз *Hydrocharition* Rübel 1933

Acc. *Lemno minoris-Hydrocharitetum morsus-ranae* (Oberd. 1957) Pass. (1964) 1978

- Союз *Stratiation aloidis* Den Hartog et Segal 1964
 Acc. *Hydrocharito-Stratietum aloidis* (Novinski 1930) Kruseman et Vlieger ex Zinderen Bakker 1942
- Класс *UTRICULARIETEA INTERMEDIO-MINORIS* Den Hartog et Segal 1964 em. Pietsch 1965
 Порядок *Lemno-Utricularietalia vulgaris* Pass. 1978
 Союз *Utricularion vulgaris* Pass. 1964
 Acc. *Lemno minoris-Utricularietum vulgaris* Soó (1928) 1938
- Класс *CERATOPHYLLETEA* Den Hartog et Segal 1964
 Порядок *Ceratophylletalia* Den Hartog et Segal 1964
 Союз *Ceratophyllion demersi* Den Hartog et Segal 1964
 Acc. *Lemno-minoris-Ceratophylletum demersi* (Hilbig 1971) Pass. 1995
 Acc. *Potamogetono-Ceratophylletum demersi* (Hild et Rehnelt 1965) Pass. 1995
 Acc. *Lemno-minoris-Ceratophylletum submersi* (Karpatis 1968) Pass. 1983
- Класс *POTAMOGETONETEA* Klika in Klika et Novak 1941
 Порядок *Potamogetonetalia pectinati* W. Koch 1926
 Союз *Najadion* Pass. 1978
 Acc. *Najadetum marinae* Fukarek 1961
- Союз *Potamogetonion pectinati* (W. Koch 1926) Oberd. 1957
 Acc. *Myriophylletum sibirici* Taran 1998
 Acc. *Potamogetono-Myriophylletum verticillati* Tomaszewicz (1977) ex Pass. 1992
 Acc. *Potamogetonetum berchtoldii* Krasovskaya 1959
 Acc. *Potamogetonetum lucentis* Hueck 1931
 Acc. *Potamogetonetum pectinati* Carstensen 1955
 Acc. *Potamogetonetum perfoliati* W. Koch 1926 em. Pass. 1964
 Acc. *Potamogetonetum pusilli* Hejný 1978
 Acc. *Potamogetonetum trichoidis* Freitag et al. 1958
 Acc. *Potamogetonetum vaginati* ass. nov. prov.
 Acc. *Potamogetonetum macrocarpi* ass. nov. prov.
 Acc. *Potamogetono-Hippuridetum vulgaris* ass. nov. prov.
 Acc. *Parvopotamogetono-Zannichellietum palustris* Koch (1926) ex Kapp et Sell 1965
- Союз *Nymphaeion albae* Oberd. 1957
 Acc. *Nymphaeo-Nupharetum luteae* Nowinski 1928
 Acc. *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958
 Сообщество *Persicaria amphibia*
 Сообщество *Potamogeton natans*
- Класс *RUPPIETEA MARITIMAE* J. Tx. 1960
 Порядок *Ruppialia maritima* J. Tx. 1960
 Союз *Ruppion maritima* Br.-Bl. 1931
 Acc. *Ruppium maritima* Iversen 1934
 Acc. *Ruppium drepanensis* Brullo & Furnari 1976
- Союз *Cladophoro-Potamogetonion pectinati* all. nov. prov.
 Acc. *Cladophoro-Potamogetonetum pectinati* ass. nov. prov.

Выявленное ценотическое разнообразие озер Обь-Иртышского междуречья довольно велико, что можно объяснить выклиниванием в озерном комплексе Обь-Иртышского междуречья градиента минерализации и появлением, т.о., набора специфических сообществ солоноватых и соленых вод.

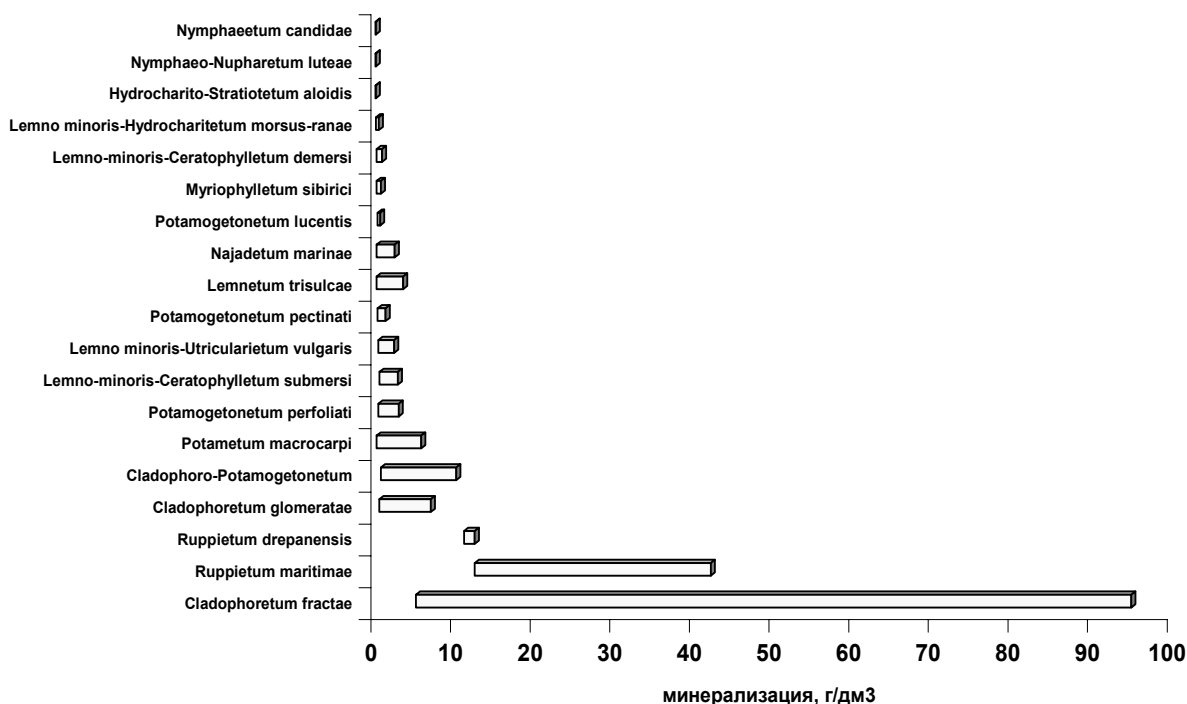
В соавторстве с коллегами из Института биологии внутренних вод описан новый класс *Cladophoretea glomeratae* (Бобров, Киприянова, Чемерис, 2005; Поправки..., 2007).

Описана новая ассоциация класса *Charetea fragilis* – асс. *Charetum altaicae* Kipriyanova 2005 (Киприянова, 2005).

В ходе работ на озерах были обнаружены новые для Новосибирской области виды *Ruppia maritima* и *Ruppia drepanensis* (Киприянова, 2003), чрезвычайно редкие для Сибири, которые мы рекомендуем для включения в Красные книги редких видов и сообществ.

Показано, что самым широким распространением на обследованных озерах отличались ценозы рдеста гребенчатого (от 0,30 до 10,32 г/дм³), которые отнесены нами к двум разным ассоциациям: *Potamogetonetum pectinati* Carstensen 1955 в классе *Potamogetonetea*, которая объединяет сообщества рдеста гребенчатого пресных вод с участием видов классов *Lemnetea* и *Potamogetonetea*, и к ассоциации *Cladophoro-Potamogetonetum pectinati* в классе *Ruppiaetea maritima*. Были выявлены ценозы, приурочен-

ные к весьма узкому диапазону минерализации (М). Только к пресным водам (до 0,5 г/дм³ по Венецианской классификации) были приурочены сообщества, образованные телорезом, кубышкой желтой, кувшинкой чистобелой (отмечены при значениях М не более 0,218 г/дм³) (рис.). Самой большой группой оказались сообщества пресных и олигогалинных (М до 5 г/дм³) вод. Это *Potamogetonum pectinati*, *Lemnetum trisulcae*, *Najadatum marinae*, *Potamogetonum lucentis*, *Myriophylletum sibirici*, *Lemno minoris*–*Ceratophylletum demersi*, *Lemno minoris*–*Hydrocharitetum morsus-ranae*. Ценозы ассоциаций *Potamogetonum perfoliati*, *Lemno-minoris*–*Ceratophylletum submersi*, *Lemno minoris*–*Utricularietum vulgaris* были приурочены к олигогалинным водам. В интервале от пресных до мезогалинных вод встречались сообщества *Potamogetonum macrocarpi*, от олиго- до мезогалинных – *Cladophoretum glomeratae*, *Cladophoro*–*Potamogetonum pectinati*. Только в мезогалинных водах были отмечены сообщества руппии трапанинской. Наибольшей галотолерантностью отличались сообщества ассоциаций *Ruppietum maritimaе* и *Cladophoretum fractae*. Сообщества руппии морской отмечены в диапазоне минерализации от 12,63 до 42,3 г/дм³, а кладофоры слабой – в диапазоне от 5,26 до 95,1 г/дм³.



Диапазоны галотолерантности ассоциаций водной растительности озёр
Барабинской низменности и Кулундинской равнины

Сбор материала выполнен при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49893) и экспедиционных грантов Президиума СО РАН. Признательна С.Я. Двуреченской (ИВЭП СО РАН) и Т.М. Булычевой (Гидрохимическая лаборатория ФГУ ВерхнеОбьрегионводхоз) за содействие, оказанное при гидрохимическом анализе проб.

Литература

- Бобров А.А., Киприянова Л.М., Чемерис Е.В. Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желтозеленых сифоновых водорослей (*Cladophoretea*) некоторых регионов России // Растительность России. 2005. № 7. С. 50–58.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск, 1986. С. 88–104.
- Киприянова Л.М. Находки видов рода *Ruppia* в Новосибирской области // Turczaninowia. 2003. 4. С. 24–26.
- Киприянова Л.М. Современное состояние водной и прибрежно-водной растительности Чановской системы озёр // Сибирский экологический журнал. 2005. 2. С. 193–200.
- Поправки к статье А.А. Боброва, Л.М. Киприяновой, Е.В. Чемерис // Растительность России. 2007. № 10. С. 122.
- Савченко Н.В. Озера южных равнин Западной Сибири. Новосибирск, 1997. 300 с.
- Сипко Л.Л. Водная растительность, зоопланктон и зообентос озёр Карасукской системы // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озёр. Новосибирск, 1982. С. 80–119.

ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ ЕЛИ В СОСНЯКАХ-ЗЕЛЕНОМОШНИКАХ
НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Киричок Е.И., Истомина И.И., Копцева Н.С.

Москва, Московский городской педагогический университет

Сосняки-зеленомошники представляют собой сообщества с разреженным древесным ярусом, слабым развитием кустарникового яруса и сильным развитием мхов. В таких типах сообществ наблюдается слабое возобновление деревьев и кустарников, что связано со сплошным покровом мха, состоящим преимущественно из *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw., *Polytrichum* sp., *Hylocomium splendens* (Hedw.). Мхи могут подавлять не только процесс возобновления деревьев и кустарников, но и развитие травяно-кустарничкового яруса. Нарушение сплошного мохового покрова способствует возникновению неоднородности среды, которая в свою очередь, позволяет осваивать освободившуюся территорию многим травам и кустарничкам, увеличивая при этом локальное флористическое разнообразие, а также позволяет приживаться проросткам деревьев и кустарников. Поэтому важно знать какие виды могут создавать в этих условиях неоднородность растительного покрова и нарушать моховой покров.

Под елью, которая обычно активно возобновляется в сосняках-зеленомошниках, формируются подкروновые пятна, изменяющие микроусловия под кроной деревьев и нарушающие моховой покров. Пространство, в пределах которого среда приобретает новые свойства вследствие жизнедеятельности растений, было названо фитогенным полем (Уранов, 1965).

Фитогенное поле ели изучалось ранее (Ипатов, Кирикова, 2001), однако не была изучена динамика влияния ели на растительный покров в онтогенезе дерева. Поэтому целью работы было изучение фитогенного поля ели и его изменение в онтогенезе дерева.

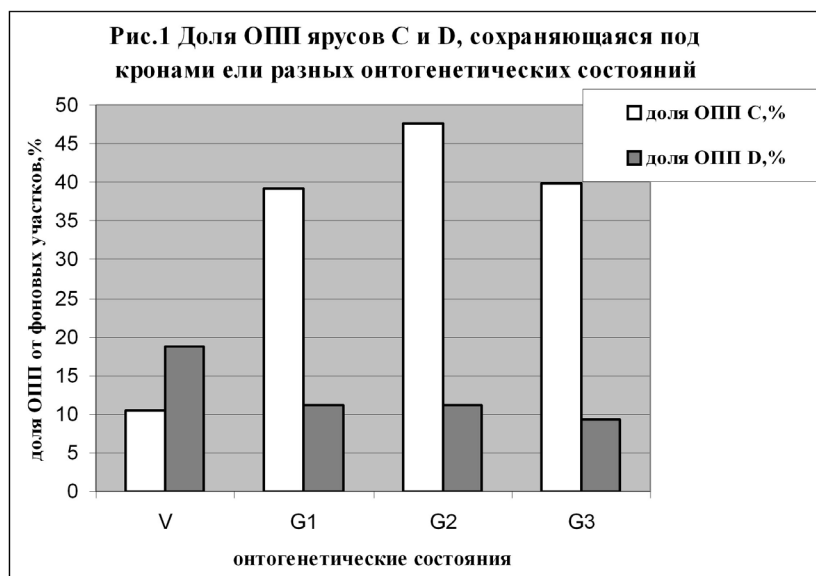
Исследования проводились в окрестностях заповедника «Брянский лес» и его буферной зоне. Всего было изучено влияние 35 особей ели нормальной жизненности разных онтогенетических состояний (виргинильного, молодого, средне и старовозрастных генеративных состояний), и сделано 70 геоботанических описаний под кронами и вне крон ели. Кроме того, в описаниях учитывались толщина опада, высота прикрепления кроны и площадь приствольного круга елей.

Онтогенетические состояния определялись по описаниям А.М. Романовского (2001). Анализ изменения растительности проводился с использованием метода, предложенным В.С. Ипатовым и Л.А. Кириковой (2001), т. е. значения проективного покрытия (ОПП) и другие параметры выражались в процентах от фоновых значений. Таким образом, были получены относительные величины (доли). Для выявления корреляционных связей мы использовали коэффициент Спирмена, а для выявления общности видов под кроной и на фоновых участках – коэффициент Серенсена.

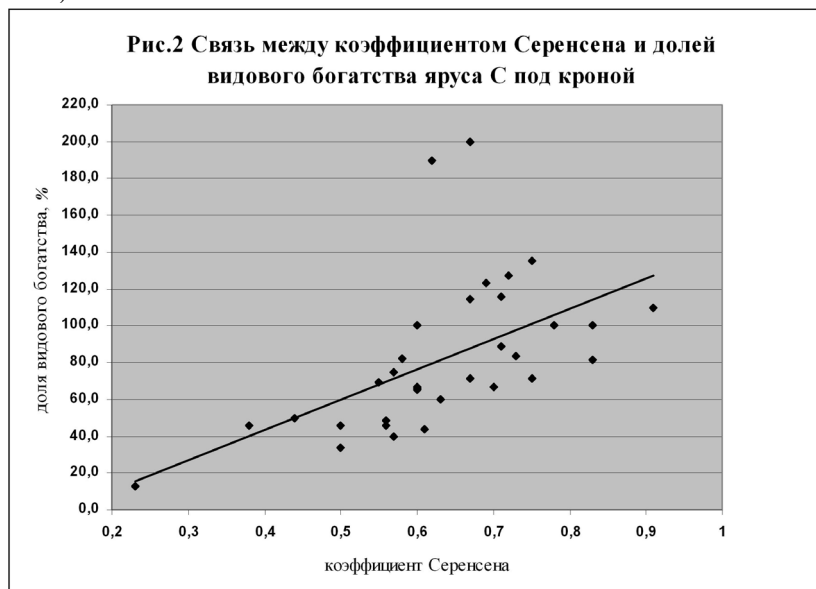
В условиях, где проводились исследования, под кронами елей с низким освещением и повышенной влажностью, наблюдался довольно мощный слой опада, толщиной от 2 до 5,5 см. При этом толщина опада увеличивалась от виргинильных (в среднем 3 см) до старовозрастных генеративных особей (в среднем 4 см). Состав опада под кронами ели и на фоновых участках различался: кроме хвои и коры сосны, листового и травяного опада, под кронами изучаемого вида опад состоял в основном из хвои ели. Благодаря накоплению опада, под кронами сформировались приствольные круги, площадь которых значительно расширяется в онтогенезе деревьев: под виргинильными особями площадь приствольных кругов составляла в среднем 5 м², под старовозрастными – 29 м² (максимально – 51,5 м²). Вместе с увеличением площади приствольного круга с возрастом увеличивалась и высота прикрепления кроны. По мере подъема кроны, статистически достоверно увеличивалась доля ОПП травяно-кустарничкового яруса (яруса С) под кроной (уровень значимости 99,9%). Похожих закономерностей в отношении мохово-лишайникового яруса (D) отмечено не было. В то же время, одинаково отрицательное влияние на развитие нижних ярусов оказывал опад: была обнаружена отрицательная зависимость между толщиной опада и ОПП ярусов С и D (коэффициент корреляции Спирмена между долей ОПП яруса С под кроной и толщиной опада -0,41, а между долей ОПП яруса D -0,37 при уровне значимости 98,3% и 97% соответственно).

В целом крона оказывает значительное влияние на ярусы С и D и это влияние меняется в онтогенезе дерева (рис. 1). В среднем виргинильные особи сильнее подавляют развитие трав и кустарничков (здесь самая низкая доля ОПП), с возрастом это влияние ослабевает (доля ОПП повышается), а затем незначительно усиливается под старовозрастными генеративными особями (рис.1). Влияние на мхи иное: в среднем с возрастом отрицательное воздействие на развитие мхов возрастает к молодым генеративным особям, и в дальнейшем практически не меняется (рис. 1).

Изучая детально влияние крон ели на травяно-кустарничковый ярус, было замечено, что с возрастом под кронами постепенно повышалась доля видового богатства (в среднем от 57, 4% под виргинильными особями до 104% под старовозрастными генеративными). Причем, под старовозрастными генеративными особями, в отдельных случаях, эта доля может быть выше, чем вокруг крон ели и достигать 190%.



Коэффициент общности видов (коэфф. Серенсена) колебался от 0,23 под виргинильными до 0,91 под старовозрастными генеративными особями, но средние значения практически не различались и составляли около 0,6. Таким образом, под кронами елей любого возраста всегда была довольно высокая доля видов, не нашедших соответствующих условий на фоновом пространстве. Если рассматривать отдельно связь между коэффициентом Серенсена и долей видового разнообразия, сохраняющуюся под кронами, то можно отметить тесную положительную связь (рис. 2) на уровне достоверности 99, 99% (коэффициент корреляции Спирмена равен 0, 69 при выборке 35).



Хотелось бы отметить интересное наблюдение: на периферии подкronовых пятен ели нередко обнаруживались в массе молодые особи рябины и крушины, одиночно – особи малины, лещины, купены, ландыша и седмичника семенного происхождения. Как известно, эти виды являются орнитохорами, следовательно, низко опущенная, по сравнению с сосной, крона ели является хорошей присадой для птиц, которые питаются

плодами вышеперечисленных видов. В то же время подкроновое пятно с отличными от фона условиями, низким покрытием зелеными мхами, является благоприятным местом для семенного возобновления видов, которые на других участках возобновляются преимущественно вегетативно.

Таким образом, по мере прохождения онтогенеза ели обыкновенной в сосняках-зеленомошниках увеличивается площадь и сила влияния ели на окружающую среду, что проявляется в изменении проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, а также в изменении видового разнообразия под кронами деревьев. В онтогенезе под кронами ели происходят микросукцессии, благодаря которым увеличивается видовое разнообразие бедных в этом отношении сосняков-зеленомошников. Особая роль ели состоит в распространении семенным путем и возобновлении орнотокорных видов деревьев, кустарников и трав.

Литература

- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (PINACEAE) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94–103.
 Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (PINACEAE) в Брянском полесье // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.
 Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.: «Наука», 1965. Т. 1. С. 251–254.

РАЗНООБРАЗИЕ БЕРЕЗНЯКОВ КУРШСКОЙ И ВИСЛИНСКОЙ КОС БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Козьминская Т.Л.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

Вислинская и Куршская косы Балтийского моря (Калининградская обл.) являются уникальными природными объектами со своеобразной формой рельефа, возникшей в результате деятельности моря и ветра. Основным элементом рельефа являются песчаные дюны – одни из самых высоких приморских дюн в Европе. На геоморфологическом профиле косы от моря к заливу выделяются три зоны: зона пляжа с авандюной, низменная преддюнная равнина и зона подвижных дюн вдоль берега залива. Район исследования располагается в подзоне широколиственно-еловых лесов. Из покрытых лесом земель песчаных кос 70% приходится на лесные насаждения искусственного происхождения. Основными лесообразующими породами являются *Pinus sylvestris**, *Picea abies*, *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*. Преобладают леса зеленомошной группы со сплошным моховым покровом (Национальные ..., 1996).

Березняки занимают около 16% лесной территории кос. Они представлены как смешанными сосново-березовыми, черноольхово-березовыми, так и чисто березовыми лесами. Береза распространялась на данной территории, по-видимому, естественным путем при зарастании защищенных от ветра пониженных участков, а также зарастании сплошных вырубок или на месте погибших лесных культур. Березняки сформированы, в основном, березой повислой, береза пушистая встречается редко. Березовые леса на песчаных косах произрастают на пониженных участках недалеко от авандюны, либо вдоль залива, иногда на относительно высоких междюнных понижениях в сосняках, где черная ольха не растет. В березняках часто встречаются порою кабанов.

В настоящей работе дан предварительный анализ 51 описания березовых лесов Куршской и Вислинской кос. При классификации лесов был использован эколого-доминантный принцип с использованием математических методов (кластерный анализ, пакет Statistica 6.0).

Все описания березняков с Куршской и Вислинской кос нами отнесены к 7 растительным ассоциациям, 2 из которых объединены в группу.

Гр. ассоциаций Березняк луговиковый.

Эта группа является наиболее распространенной на изученных территориях. Древесный ярус высотой 10–20 м, господствующая окружность стволов – 27–75 см. Сомкнутость крон 0,4–0,9 (средняя 0,6). Сквозистость древостоя 10–64% (средняя 32%). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, постоянные виды *Veronica chamaedrys*, *Carex arenaria*, *Anthoxanthum odoratum*. ОПП (общее проективное покрытие) довольно высокое – в среднем 85%. ПП травяно-кустарничкового яруса – 75%. В кустарничковом ярусе наиболее часто встречается *Rubus caesius*.

Кластерный анализ четко разбивает группу на 2 ассоциации: Б. луговиково-зеленомошный и Б. луговиковый, которые, имея общий травяно-кустарничковый ярус, различаются моховым покровом.

* Латинские названия растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995).

1. Асс. Б. луговиково-зеленомошный.

Для ассоциации обязательно господство *Pleurozium schreberi*, а также участие *Hylocomium splendens*, видов р. *Dicranum*. Проективное покрытие мохового яруса – от 5 до 90% (среднее 59%). В травяно-кустарничковом ярусе более постоянны *Veronica chamaedrys* (встречаемость 0,7), *Carex arenaria* (0,7), чем во второй группе (по 0,5). В древостое, как правило, принимают участие *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, реже *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*. В подросте преобладают береза, сосна, редко ель, осина. В подлеске константна рябина, которая обильно возобновляется.

2. Асс. Б. луговиковый.

В ассоциации моховой покров почти не развит (от 0 до 50%, в среднем 27%). *Pleurozium schreberi* встречается только в одном описании, но доминирует там *Brachythecium* sp. В травяно-кустарничковом ярусе более постоянны по сравнению с предыдущей группой *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*. В древостое принимают участие *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*. Подрост редок и представлен березой. В подлеске имеется возобновление рябины и крушины. Встречаются признаки пожаров.

Описывая сосновые насаждения песчаных кос Балтийского моря, мы выделяли Сосняк луговиковый с господством *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Pleurozium schreberi* (Герасименко, Козьминская, 2002). Этот тип наиболее распространен на данных территориях, возраст сосны в них – от 40 до 150 лет. Вполне возможно, что Б. луговиково-зеленомошный, является производной ассоциацией на местах сгоревших или вырубленных хвойных лесов. В то время как, Б. луговиковый ближе к Б. кисличному.

В.И. Василевич (1996) в березовых лесах северо-запада России выделяет группу Б. луговиковый, которая входит в состав Б. черничного. В.С. Ипатов (1960), также выделяет Б. луговиковый для восточных районов Ленинградской области.

3. Асс. Березняк полевицевый.

Древесный ярус высотой 10–15 м. Средняя окружность ствола – 58–73 см. Сомкнутость крон 0,5–0,8 (средняя 0,7). Сквозистость древостоя 17–27% (средняя 21%). В древостое принимают участие *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*. В подросте участвуют береза и осина. В подлеске рябина. В кустарниковом ярусе наиболее часто встречается *Rubus caesius*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Agrostis tenuis*, постоянны *Veronica chamaedrys*, *Fragaria vesca*. ОПП – 90%. ПП травяно-кустарничкового яруса – 81%. ПП мохово-лишайниково яруса – 40%.

Эта группа описаний весьма неоднородна. Ассоциация не выделяется в единую группу при кластерном анализе, но на высоком уровне присоединяется к березнякам луговиковым. А.А. Ниценко (1970) выделял Березняк полевицевый на Куршской косе, при этом он уточнял, что граница между ним и Б. марьяниковым нечеткая. Вполне возможно, что при дальнейшем анализе эта ассоциация войдет в состав предыдущей отдельной группой. К сожалению, такого рода описания встречаются сейчас редко (всего 3).

В.И. Василевич (1996) в березовых лесах северо-запада России выделяет группу с высоким обилием *Agrostis tenuis*, которая входит в ассоциацию олуговелых березняков.

4. Асс. Березняк мятликовый.

Древесный ярус высотой 15–23 м. Средняя окружность ствола – 49–89 см. Сомкнутость крон 0,8–0,9 (средняя 0,8). Сквозистость древостоя 18–35% (средняя 26%). В древостое присутствуют *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*. В подросте участвуют береза и осина. В подлеске рябина. В кустарниковом ярусе – *Rubus caesius*, *Rubus idaeus*, *Ribes* sp. Травяно-кустарничковый ярус разнообразен и обилен, доминируют *Poa palustris*, либо *Poa trivialis*. ОПП – 83%. ПП травяно-кустарничкового яруса – 81%. Постоянные виды – *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Rubus caesius*. На Куршской косе в этой ассоциации доминирует *Poa palustris*, на Вислинской – *Poa trivialis*. Моховой ярус слабо выражен (ПП – 13%) и представлен видами р. *Brachythecium*, р. *Plagiomnium*. Группа четко выделяется при использовании кластерного анализа. Следов пожаров не обнаружено.

Нами описывалась ассоциация Ольс мятликовый, при изучении черноольховых лесов песчаных кос Балтийского моря, которая была характерна для сырых эвтрофных местообитаний (Герасименко, Козьминская, 2001). Вполне возможно, что при подсыпании песка с дюн, черная ольха уступает свои позиции березе.

5. Асс. Березняк крапивовый.

Встречается редко. Древесный ярус высотой 18–21 м. Средняя окружность ствола – 79–82 см. Сомкнутость крон 0,6–0,8 (средняя 0,7). Сквозистость древостоя 17–28% (средняя 23%). В древостое присутствуют *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*. В подросте участвуют береза, осина, черная ольха. Только в этой ассоциации рябина в подлеске отсутствует. В кустарниковом ярусе – *Rubus caesius*, *Rubus idaeus*.

В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Urtica dioica*. ОПП – 85%. ПП травяно-кустарничкового яруса – 85%. Постоянные виды – *Geranium robertianum*, *Dryopteris carthusiana*. Моховой ярус слабо выражен (ПП – 25%) и представлен видами р. *Brachythecium*, р. *Plagiomnium*. При кластерном анализе группа хорошо выделяется.

При изучении черноольховых лесов песчаных кос Балтийского моря, нами выделялась ассоциация Ольс крапивовый, которая была характерна для сырых эвтрофных местообитаний (Герасименко, Козьминская, 2001). В этих березняках встречаются ольховые пни, данные ассоциации образуют одну серию.

6. Асс. Березняк кисличный.

Широко распространен, но в меньшей степени по сравнению с Б. луговиковым. Древесный ярус высотой 10–24 м. Средняя окружность ствола – 48–110 см. Сомкнутость крон 0,6–0,9 (средняя 0,7). Сквозистость древостоя 20–51% (средняя 28%). В древостое значительное участие принимают *Picea abies*, *Alnus glutinosa*, встречаются *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*. В подросте участвуют ель, береза, черная ольха. В подлеске – рябина. В кустарничковом ярусе – *Rubus caesius*, *Rubus idaeus*. В этой ассоциации в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Oxalis acetosella*, с высоким постоянством встречаются *Avenella flexuosa*, *Dryopteris carthusiana*, *Rubus idaeus*. ОПП – 65%. ПП травяно-кустарничкового яруса – 64%. Моховой покров не выражен (8%). При кластерном анализе эта ассоциация однородна.

Нами выделялся Ольс кисличный для черноольховых лесов данных территорий (Герасименко, Козьминская, 2001).

В.И. Василевич (1996) в березовых лесах северо-запада России выделяет Б. кисличный, как одну из широко распространенных ассоциаций, также отмечая примесь ели в древостое и ее обильный подрост.

7. Асс. Березняк черничный.

Древесный ярус высотой 19–20 м. Средняя окружность ствола – 48–79 см. Сомкнутость крон 0,8 (средняя 0,8). Сквозистость древостоя 25–27% (средняя 26%). В древостое значительное участие принимает *Picea abies*. В подросте обильна ель. В подлеске – рябина. Кустарничковый ярус не выражен. В этой ассоциации в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus*, постоянно встречаются *Avenella flexuosa*, *Maianthemum bifolium*, *Tridentalis europaea*. ОПП – 68%. ПП травяно-кустарничкового яруса – 63%. ПП мохового покрова – 37%, в нем участвуют *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium* sp. При кластерном анализе эта ассоциация хорошо выделяется и однородна.

В.И. Василевич (1996) для северо-запада России выделяет Б. черничный, как одну из широко распространенных ассоциаций, которая возникает в результате зарастания вырубок. По всей видимости, на исследуемых участках идет такой же процесс.

Описанные ассоциации легко выделяемы, но также нами описаны фитоценозы, которые трудно отнести к какой-либо группе, и которые встречались единожды.

Сразу за авантюной описан березняк погромково-клеверный. Береза, в основном, представлена порослевой формой (высота 15 м). Примесей других пород нет, в подлеске рябина, единичны черемуха, бересклет. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (ОПП – 80%, ПП – 75%). Доминируют *Rhinanthus minor* и *Amoria repens*, согосподствует *Poa palustris*, обильны *Fragaria vesca*, *Vicia hirsuta*, *Melampyrum pratense*, *Avenella flexuosa*. Почвенный разрез показывает нарушение почвенных слоев. Возможно, этот участок ранее использовался под сельхозугодья.

На берегу залива, на ровном участке большой протяженностью тянутся березовые посадки. Нами описан березняк зеленомошно-прозанниково-песчаноосоковый. Береза высотой 13 м. Встречается подрост сосны (до 5 м). В подлеске рябина и можжевельник. Также произрастает *Salix repens* (2%). ОПП – 100%. ПП травяно-кустарничкового яруса 50%. Согосподствуют *Carex arenaria*, *Hypochaeris radicata*, *Anthoxanthum odoratum*. Моховой ярус хорошо выражен (ПП 90%), в нем доминирует *Pleurozium schreberi*. Береза плохо переносит сухость и частично усыхает.

Нами также описаны 2 влажных ольхо-березняка с *Alnus glutinosa*, которые по составу напочвенного покрова ближе к черноольховым лесам, и здесь рассматриваться не будут.

Разнообразие березовых лесов песчаных кос Балтийского моря представлено 7 ассоциациями и 2 неясными сообществом, которые можно будет в последствии объединить с сосняками и черноольшатниками в серии ассоциаций.

Литература

Василевич В.И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1–13.

Герасименко Г.Г., Козьминская Т.Л. Некоторые особенности классификации черноольховых лесов Куршской и Вислинской кос Балтийского моря // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов. Школа-конференция. Петрозаводск, 2001. С. 76–77.

Герасименко Г.Г., Козьминская Т.Л. Состояние и разнообразие сосновых насаждений Куршской косы (Калининградская обл.) // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2002. Вып. 1. № 3. С. 41–45.

Ипатов В.С. Березняки восточных районов Ленинградской области // Уч. зап. ЛГУ. 1960. № 290. С. 154–164.

Ниценко А.А. Материалы к изучению растительного покрова Куршской косы (Калининградская область) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 481–490.

Национальные парки России. Справочник. М, 1996. 198 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных стран (в пределах бывшего СССР). СПб, 1995. 992 с.

ТРАНСФОРМАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА МЕЗОТРОФНЫХ БОЛОТАХ ПРИАМУРЬЯ

Копотева Т.А.

Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

В свете проблемы глобального изменения климата в последнее время усиливается интерес к изучению биосферной роли торфяных болот а также к изучению процессов, приводящих к изменению этой роли. Болота Приамурья в этом плане относятся к наименее изученным. Оценка площади болот дается главным образом по запасам торфа, а большая часть болот низменностей Приамурья является мелкозалежной (Прозоров, 1985). По данным, опубликованным в «Global Peat Resources», площадь торфяных болот Российского Дальнего Востока с мощностью залежи более 0,7 м составляет около 8% (4,4 млн. га) от всех разведанных болот России (Kosov, Kreshtapova, 1996). На наш взгляд эти данные в значительной степени занижены: заболоченность только Среднеамурской низменности, одной из самых маленьких по площади в Приамурье (более 7 млн. га) – 70–80% (Прозоров, 1961), а заболоченность Эворон-Чукчагирской – более 50%. Наиболее широко распространены в Приамурье мезотрофные и гетеротрофные кустарничково-сфагновые с угнетенной лиственницей, особенно в южной его части, в северной же они составляют более 80% от всех болот. Растительность этих фитоценозов южной части Приамурья, наиболее заселенной, испытывает значительные изменения из-за климатических особенностей (пульсирующий характер увлажнения, засушливый весенний и раннелетний период). Эти изменения обусловлены влиянием пирогенного фактора, который по сути является одним из основных средообразующих в этом регионе. Об этом уже писалось нами (Копотева, 1995, 1999) и другими, более ранними исследователями динамики растительного покрова Приамурья (Куренцова, 1965, 1973; Прозоров, 1985). К настоящему времени на юге Приамурья не осталось фактически ни одного болотного массива, растительный покров которого не носил бы следы пирогенного фактора в той или иной степени. Если в северной слабо заселенной части их еще можно считать коренными, ненарушенными, то в южной большинство относительно небольших по площади болотных массивов, занимающих террасы, имеет растительный покров необратимо трансформированный в ерники (Копотева, 1999). Если в Европейской части после пожаров на торфяных болотах происходит восстановление сфагнового покрова и клюквы (Цареградская, Косицын, 1999), то на дальневосточных, из-за особенностей распределения атмосферных осадков и значительных колебаний уровней болотных вод, экологическую нишу сфагновых мхов занимают психрофильные кустарнички. Сравнение компонентов растительного покрова ненарушенной экосистемы (табл. 1) и находящейся на промежуточной стадии трансформации растительности (табл. 2), где проводились исследования динамики продуктивности, показывает, какие при этом происходят изменения. Первое сообщество расположено в южной части Эворон-Чукчагирской низменности на озерно-аккумулятивной террасе (очень слабо заселенная территория, удален от жилья, описание в (Копотева, 1980), (51°25'10"; 136°36'49"), второе – непосредственно в долине р. Амур, на первой надпойменной террасе (наибольшая в Хабаровском крае плотность населения, (49° 28'; 136°46'3"). На период исследований 1980–85 гг. болотный массив (табл. 2) представлял собой мозаику из двух микроценозов. Травяно-кустарничково-сфагновый микроценоз занимал 26% от площади всего массива в основном в центральной его части. Сравнение микроценозов показывает, что во втором у доминанта травяно-кустарничкового яруса (*Chamaedaphne calyculata*) увеличиваются все параметры: проективное покрытие, средняя высота, запас фитомассы. Аналогичная картина наблюдается с кустарничковым ярусом (*Betula middendorfii (ovalifolia)*) (Копотева, 1995). Моховый ярус практически исчезает, наряду с редкими пятнами *S. magellanicum* и *S. fallax* в межкочьях встречались поселения *Aulacomnium palustre* и *Polytrichum fragile*, но они не имели здесь широкого распространения. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса достигает 80–100%.

Таблица 1

**Соотношение компонентов кустарничково-травяного и мохового ярусов
гетеротрофного кустарничково-сфагнового болота, Эворон**

Виды	Отношение к трофности	Среднее проективное покрытие (визуально),%	Средняя высота, см	Среднее количество на 1м ² , штук /% (для мхов на 1 дм ²)	Запас фито-массы, возд.-сух. вес, г/м ² (19.08.1980 г., подушка-мочажина)
Подушки и гряды:					
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	O, O-M, M	10–20	20	119/23,7	159–116
<i>Andromeda polifolia</i>	O, O-M	5–10	10	108/21,5	29–24
<i>Ledum palustre</i>	O, O-M, M	Ед.	20	18/3,6	10–0
<i>Carex rotundata</i>	O, M-O	Ед.	10	12/2,4	7–0
<i>Sphagnum magellanicum</i>	M-O, O-M, M	32,6*		70	<i>S. magellanicum</i> + <i>Sp. lenense</i> : 451(406)* *
<i>Sp. lenense</i>	O, M-O	15,9*		102	
<i>Sp. fuscum</i>	O	8,7*		704	Не опр.
<i>Sp. rubellum</i>	O	1,0*		16	Не опр.
И на подушках и в мочажинах:					
<i>Oxycoccus quadripetalus</i> , <i>O. microcarpus</i>	O, O-M, M	5–10	–	–	30–24
<i>Calamagrostis neglecta</i>	M, M-Э, Э	5	50	21/4,2	11–16
<i>Sp. angustifolium</i>	O-M	7,2*		17.	–
Мочажины:					
<i>Scheuchzeria palustris</i>	O-M	20–30	30	49/9,8	0–6
<i>Carex limosa</i>	M, Э	30–40	25	169/33,7	3–18
<i>Menyanthes trifoliata</i>	M	Ед.	7	0,5/0,1	0–0,2
<i>Habenaria linearifolia</i>	O, M	Ед.	10	0,2/0,04	0,1–0
<i>Drosera rotundifolia</i>	O, M	Ед.	3	0,5/0,1	0,01
<i>Eriophorum russeolum</i>	Э, M-Э	Ед.	15	4,3/9,6	0–1,4
<i>Sp. fallax</i>	M-Э, Э	27,3*		242	<i>S. fallax</i> + <i>S. obtusum</i> + <i>S. angustifolium</i> : 394 (355)
<i>Sp. obtusum</i>	Э	4,3*		Не опр.	
Всего сосудистых растений:				501,5/100	220–205,43

Примечание: * Участие мхов в покрытии рассчитывали по 50 учетным площадкам, площадь каждой 1м²; * В скобках абс.-сух. вес. О – олиготрофный, М – мезотрофный, Э – эвтрофный.

Таблица 2

**Соотношение компонентов кустарничково-травяного и мохового ярусов
мезотрофного кустарничково-сфагнового болота, Славянка**

Виды	Травяно-кустарничково-сфагновый микроценоз			Травяно-кустарничковый микроценоз (ерник)		
	Среднее проективное покрытие, %	Средняя высота, см	Запас фито-массы, возд.-сух. вес г/м ² (среднее из 10 отборов в 1980–82 гг.)	Среднее проективное покрытие, %	Средняя высота, см	Запас фито-массы, возд.-сух. вес г/м ² (15.08.1985 г.)
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	20–30	40	150,7	40–50	55	234
<i>Andromeda polifolia</i>	5–15.	20	13,9	Ед.	20	0
<i>Ledum palustre</i>	Ед.	30	21,3	Ед.	40	117
<i>Oxycoccus quadripetalus</i>	10–20		73,6	До 5		18
<i>Salix myrtiloides</i>	нет	–	0	10–15	20	36
<i>Calamagrostis neglecta</i> + <i>Carex lasiocarpa</i>	10–15	60	63	15–20	70	77
<i>Carex pseudocuraica</i>	нет	–	–	До 5	10	16
<i>Carex Schmidtii</i>	Ед.	50	0	Ед.	50	–
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Ед.	7	0,3	нет	–	0
<i>Habenaria linearifolia</i>	Ед.	10	0,1	нет	–	0
<i>Pedicularis grandiflora</i>	нет	–	0	Ед.	80	96
<i>Calamagrostis Langsdorffii</i>	нет	–	0	Ед.	80	12
Всего сосудистых:			322,9			606
<i>Sphagnum magellanicum</i>	60–70	–	316 (269)	20–30	–	(46)
<i>Sphagnum fallax</i>	10–20	–	<i>S. fallax</i> + <i>S. balticum</i> + <i>S. magellanicum</i> : 258 (224)	5–10	–	(23)
<i>Sphagnum balticum</i>	Ед.	–		нет	–	0

Массивы мезотрофных кустарничково-сфагновых болот обгорают от окраек к центру, так как они окаймлены осоково-вейниковыми высокопродуктивными болотами, пересыхающие ветошь и подстилка которых являются прекрасным горючим материалом.

Каждый следующий пал приводит к сокращению площади микроценозов с моховым ярусом, до полного его исчезновения. Нами проводились наблюдения за динамикой растительности на мезотрофном кустарничково-сфагновом болоте, расположенном в 0,5 км от того, описание которого приведено в табл. 2. В 1999 г. в центральной части массива площадью 600 × 1700 м было проведено геоботаническое описание растительного покрова на 50 метровых площадках, закладываемых через 10 м. На каждой площадке оценивалось проективное покрытие каждого вида, на основании чего были подсчитаны величины средних (ед. считалась за 1%). После 2000 года палы разной интенсивности заходили на территорию болотного массива трижды. После последнего (2005 г.) в октябре 2007 года было сделано повторное описание, результаты которого приведены в табл. 3.

Таблица 3

Динамика растительности мезотрофного кустарничково-сфагнового болота (без кустарничкового яруса)

Виды	Среднее проективное покрытие, %	
	1999 г.	2007 г.
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	35,3	48,2
<i>Andromeda polifolia</i>	1,82	0
<i>Oxycoccus quadripetalus</i>	15,9	1,9
<i>Salix myrtiloides</i>	0,32	13,6
<i>Calamagrostis neglecta</i> + <i>Carex lasiocarpa</i>	8,3	17,0
Моховый покров (<i>S. magellanicum</i> 80%, <i>S. balticum</i> 10%, <i>S. fallax</i> 10%, <i>S. inundatum</i> – ед.)	74,3	10,8
Голый торф	23,8	67,9
<i>Polytrichum fragile</i> , <i>P. strictum</i>	6,2	7,3
<i>Aulacomnium palustre</i>	4,9	2,1
<i>Ceratodon purpureus</i>	0	7,9
<i>Marchantia polymorpha</i>	0	4,0

Таким образом, под влиянием пирогенного фактора на мезотрофных кустарничково-сфагновых болотах происходит трансформация растительности дигрессивного характера, в результате чего формируются ерники осоково-кустарничковые. Из растительного покрова биоценоза постепенно исчезают самые ценные в хозяйственном отношении ресурсы: сфагновые мхи, клюква а также редкие охраняемые виды (*Habenaria linearifolia*). С потерей хозяйственного значения эти биоценозы утрачивают свою роль накопителя углерода в биосфере, поскольку утрата сфагнового покрова приводит фактически к прекращению торфообразования.

Литература

- Коптева Т.А. Продуктивность болотных фитоценозов бассейна оз. Эворон // Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. 1980. Вып 2. С 40–48.
- Коптева Т.А. Экзогенные сукцессии на болотах Приамурья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С 68–73.
- Коптева Т.А. Пирогенный фактор и динамика растительного покрова болот Приамурья // Мат-лы межд. конф. «Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования». М., 1999. С. 58–61.
- Куренцова Г.Э. Растительный покров Приуссурийской части бассейна Среднего Амура. Владивосток, 1965. 72 с.
- Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск. Наука. 1973. 220 с.
- Прозоров Ю.С. Болота маревого ландшафта Средне-Амурской низменности. М., 1961. 124 с.
- Прозоров Ю.С. Закономерности развития, классификация и использование болотных фитоценозов. М. 1985. 195 с.
- Цареградская С.Ю., Косицын В.Н. Оценка состояния растительного покрова после сильного торфяного пожара // Мат-лы межд. конф. «Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования». М., 1999. С. 156–158.
- Kosov V.I. Kreshtapova V.N. The peat resources of Russia and their utilization // Global Peat Resources Ed. E. Lappalainen. UNESCO. 1996. S. 127–131.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ БАССЕЙНА РЕКИ УТХОЛОК (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

Кораблев А.П.¹, Нешатаев В.Ю.², Нешатаева В.Ю.¹, Кузьмина Е.Ю.¹

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

² Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская лесотехническая академия им. С.М. Кирова

Геоботанические исследования проводили в июле 2007 г. в бассейнах рек Утхолок и Квачина и в районе мыса Утхолок (Западная Камчатка). По геоботаническому районированию (Нешатаева, 2006) территория относится к Северо-Западному болотно-тундрово-стланиковому округу Западнокамчатской провинции ка-

менноберезовых лесов, крупнотравных лугов, сфагновых болот-плащей и кустарничковых приморских тундр Камчатской лиственнолесной подобласти Евразийской таежной области. Изучение растительности проводили методом опорных профилей. Было заложено 2 геоботанических профиля, пересекающих болотные массивы, с нивелировкой поверхности и зондировкой мощности торфяной залежи, вдоль которых закладывали пробные площади. Пробные площади размерами от 4 до 100 м² закладывали в естественных контурах в пределах элементов микрорельефа (гряды, мочажины, бугры).

Климат Западной Камчатки холодный и влажный, количество осадков за год составляет около 700 мм (в том числе зимой – 150–250 мм), высота снежного покрова достигает 65–85 см на защищенных участках, безморозный период на почве – менее 80 дней, средняя температура самого теплого месяца (августа) не превышает 12°C, самого холодного (февраля) составляет –15–18°C. Местами встречается многолетняя мерзлота.

На побережье Охотского моря распространены колосняковые (с *Leymus mollis*) и бескильничевые (с *Puccinella phryganodes*) приморские луга и кустарничковые тундроподобные сообщества шикшовников (с *Empetrum nigrum*) с пятнами оголенного грунта, вызванными процессами криотурбации. На приморских террасах господствуют сообщества ольхового (из *Alnus fruticosa*) и кедрового стлаников (*Pinus pumila*). Каменноберезовые леса (из *Betula ermanii*) встречаются лишь на значительном (свыше 10 км) расстоянии от морского побережья. В приморских районах Западной Камчатки наблюдается инверсия растительных поясов: каменноберезняки занимают вершины и верхние части склонов увалов, начинаясь от 30–50 м над ур. м., ниже располагаются кедровые стланики, а еще ниже – шикшевые приморские «тундры» (вороничники), что, по-видимому, объясняется температурной инверсией, выраженной в долинах рек.

Заболоченность территории заказника «Утхолок» составляет более 80%, тогда как площадь болот на всей территории п-ова Камчатка – около 14% (Нешатаева, 2006). Большую часть исследованной территории занимают болота-плащи, пойменные, приморские и бугристые болота. Болота занимают днища и пологие склоны долин рек и их притоков, надпойменные террасы, обширную приморскую равнину в устьях рек Утхолок и Квачина. В соответствии с болотным районированием Камчатки (Нешатаева, Нешатаев, 2004) территория заказника относится к Хайрюзовскому району Западнокамчатской провинции травяно-гипново-сфагновых (аапа) болот. Для района характерны скопления крупных (от 1 до 5 тыс. га) болотных массивов. В основном, торфяные залежи низинного и переходного типов, редко – верхового. Поверхность болот обычно сильно обводненная, с болотными речками и озерами. Также на территории заказника широко представлены болота-плащи, которые здесь находятся на северной границе распространения. Растительность болот территории сложена несколькими типами болотных комплексов и 4 типами болотных массивов.

Осоково-кустарничково-сфагновые болота-плащи покрывают водоразделы, речные долины, террасы и склоны крутизной до 7°. Мощность торфяной залежи составляет около 1 м и более. Преобладает осоковый, а в верхней части – осоково-сфагновый среднеразложившийся торф. В торфяной залежи болот выражены прослойки вулканического пепла, выпадающего на этой территории во время извержений вулканов Центральной и Восточной Камчатки. Мезорельеф болот выровненный, без выпуклостей, поверхность наклонная. Болота расположены полосами вдоль рек, заходят на водоразделы. Характерно полное отсутствие деревьев. В торфяных залежах хорошо выражен неразложившийся пласт сфагнового торфа (мощностью до 1 м), перекрытый сверху слоем разложившегося гипново-осокового или осоково-сфагнового торфа, что свидетельствует о том, что ранее эти болота содержали многолетнюю мерзлоту.

В 2001 и 2004 гг. нами были изучены болота-плащи в южной части Западной Камчатки, в бассейне р. Кихчик (Нешатаева, Нешатаев, 2006). Было отмечено, что существование болот-плащей объясняется еще недавним наличием в них слоя вечной мерзлоты, который являлся водоупором. Найденные при настоящих исследованиях участки с мерзлотными буграми подтверждают это мнение.

На болотах-плащах преобладают осоково-сфагновые сообщества (формация *Herbosphagneta* – травяно-сфагновая) в комплексе с кустарничково-сфагновыми (формация *Sphagneta* – олиготрофносфагновая). В травяно-кустарничковом ярусе сообществ формации *Herbosphagneta* господствуют травы (*Carex chordorrhiza*, *C. limosa*, *C. middendorffii*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*), постоянно встречаются росянка (*Drosera anglica*) и кустарнички, характерные для верховых болот (*Salix fuscescens*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*). В моховом ярусе преобладают сфагновые мхи (*Sphagnum angustifolium*, *S. balticum*, *S. compactum*, *S. contortum*, *S. cuspidatum*, *S. fallax*, *S. fimbriatum*, *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. riparium*, *S. rubellum*, *S. squarrosum*, *S. teres*). В сообществах формации *Sphagneta* травяно-кустарничковый ярус образуют олиготрофные кустарнички (*Betula exilis*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum nigrum*). В моховом ярусе – *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. rubellum*.

На высоких кочках, грядах и на дренированных участках болот-плащей встречаются сфагново-шикшевые сообщества (формация *Empetreta nigri* – шикшевая, асс. *Empetretum sphagnosum* – сфагново-шикшевая). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, в мохово-лишайниковом ярусе – *Sphagnum fuscum*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *Pleurozium schreberi*.

Также на кочках представлены сообщества асс. *Cladinetum fruticulosum* (кустарничково-лишайниковые) и асс. *Cetrarietum caricosum* (осоково-лишайниковые). В кустарничково-лишайниковых сообществах преобладают лишайники (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *C. islandica*), встречаются мхи-мезофиты (*Dicranum elongatum*, *Pleurozium schreberi*), сфагны (*Sphagnum fuscum*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium*), в редком травяно-кустарничковом покрове – *Betula exilis*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*. В травяно-кустарничковом ярусе осоково-лишайниковых сообществ преобладают *Carex middendorffii*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus*, в мохово-лишайниковом ярусе – лишайники (*Cetraria laevigata*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*) и в небольшом количестве мхи (*Dicranum elongatum*, *Aulacomnium palustre*).

Небольшие площади по окраинам болот занимают крупноосоковые сообщества формации *Magnocariceta*. Здесь преобладают крупные гигрофильные осоки (*Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *C. vesicata*, *C. middendorffii*, *C. appendiculata*, *C. rostrata*, *C. rhynchophyza*).

Травяно-гипново-сфагновые пойменные приморские болота занимают обширные площади в нижнем течении рек Утхолок и Квачина. Поверхность их сильно обводнена, а мощность торфа, как правило, от 4 м и более. Торфа осоковые и осоково-сфагновые, неразложившиеся и слабо разложившиеся на всей глубине залежи, сильно насыщены водой, «жидкие». Мезорельеф ровный, на болотах встречаются моховые ковры, кочки, мочажины-«римпи», грядово-мочажинные, озерковые и аапа-комплексы. В центральной части обширного болотного массива в поймах рек Утхолок и Квачина расположены два крупных озера – Моэнто и Гусиное. Здесь представлены осоково-топяные и кочковато-озерково-топяные комплексы с осоково-сфагновыми сообществами топей и низких гряд (формации *Herbosphagneta* – травяно-сфагновая и *Caricetum limosae* – осоки топяной) и кустарничково-сфагновыми и осоково-лишайниковыми сообществами на кочках и грядах – формация *Sphagneta* – олиготрофносфагновая и асс. *Cetrarieta caricosum* – осоково-лишайниковая.

На выровненных участках и мочажинах представлены сообщества формаций *Magnocariceta* – крупноосочники и *Cariceta limosae* – осоки топяной (с *Carex limosa* и видами болотного разнотравья).

В мочажинах-озерках встречаются пушица (*Eriophorum polystachyon*), осоки, хвощ топяной (*Equisetum fluviatile*), отмечены гидрофитные сообщества с участием рдестов (преобладает *Potamogeton tenuifolius*), ежеголовников (*Sparganium angustifolium*, *S. emersum*, *S. hyperboreum*), пузырчаток (*Utricularia intermedia*, *U. macrorhiza*), относящиеся к формациям *Potamogetoneta tenuifolia* – рдеста тонколистного, *Potamogetoneta natantis* – рдеста плавающего, *Sparganieta* – ежеголовников, *Utricularieta* – пузырчаток. В зоне воздействия соленых морских вод в низовьях рек, прорезающих болотные массивы, по берегам характерны узкие полосы придаткоосоковых сообществ (из *Carex appendiculata*) – асс. *Magnocaricetum caricosum appendiculatae* – крупноосочники из осоки придатконосной).

Лишайничково-сфагновые бугристые болота распространены на террасах и водоразделах. На надпойменных террасах нами были отмечены отдельные участки с мерзлотными буграми и ерсеями. Слой вечной мерзлоты в середине июля располагался на глубине 40 см от поверхности торфа. Торфяная залежь бугров сложена в верхней части слабо разложившимся сфагновым верховым торфом, в мочажинах – осоково-сфагновым слабо разложившимся торфом. На буграх высотой до 1 м встречаются кустарничково-лишайниковые сообщества асс. *Cladinetum fruticulosum* – кустарничково-лишайниковая; в мочажинах-ерсеях – осоково-сфагновые сообщества формации *Herbosphagneta*.

Травяные болота занимают небольшие площади в поймах и представлены осоковыми болотами с *Carex vesicata*, *C. middendorffii*, *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* (формации *Magnocariceta* – крупноосочники и *Cariceta limosae* – осоки топяной). Торфяные залежи мощностью до 2 м сложены низинными торфами.

Работа поддержана РФФИ, проект № 08-04-01294-а и программой Минобрнауки РФ РНП.2.2.3.2.8296.

Литература

- Любимова Е.Л. Некоторые данные о болотах западного побережья Камчатки // Камчатский сборник. Т. 1. М.; Л., 1940. С. 157–180.
- Нешатаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 2006. 42 с.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. Болота бассейна реки Кихчик (Западная Камчатка) // Вестник Томского гос. ун-та. 2002. Приложение № 2. С. 136–140.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. Ботанико-географические закономерности растительного покрова болот Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. V научн. конф. Петропавловск-Камчатский, 2004. С. 66–72.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. Растительность болот-плещей Западной Камчатки и Северной Европы: сравнительный анализ // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, ресурсы и охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 181–192.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс», 2004. 165 с.

НЕКОТОРЫЕ ТРУДНОСТИ КЛАССИФИКАЦИИ ТУНДРОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
НА ПРИМЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕКТОРА СУБАРКТИКИ

Королева Н.Е.

Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН

Район исследований. Тундры европейского сектора Арктики и Субарктики уже с начала прошедшего столетия представляют собой своеобразный полигон для применения разных методов классификации растительности. Этот регион включает в себя несколько крупных архипелагов и более мелкие острова в Норвежском и Баренцевом море, северное побережье Фенноскандии и обширные территории на севере Русской равнины. Кроме того, тундровая растительность как пояс выделяется здесь в горных системах.

Зональное и региональное подразделение, физико-географические особенности. Материковая часть региона (как и большинство мелких островов), в соответствии с геоботаническим подразделением В.Д. Александровой (1977) входит в Восточноевропейско-Западносибирскую провинцию субарктических тундр. Целостность этого региона на уровне провинции сохраняется на карте растительности европейской части СССР (1975). Широтная дифференциация провинции, в соответствии с подразделением Б.Н. Городкова (1938), заключается в выделении здесь сменяющих друг друга тундровых подзон: кустарниковых (южных), лишайниково-моховых (типичных) и арктических тундр.

Необходимо отметить резкое различие в геоморфологическом строении скандинавского (лапландского) и восточно-европейского сектора провинции. Тундры побережья Фенноскандии (включая Кольский полуостров) расположены на северной оконечности Балтийского щита, сложенного преимущественно древними (архейскими и нижнепротерозойскими) кристаллическими породами. Это низменные (до 200 м абсолютной высоты) и возвышенные (от 200 до 500 м) холмистые равнины, покрытые завалунными, в основном, песчаными и супесчаными моренными отложениями небольшой мощности.

Тундры восточно-европейского сектора находятся на северной части Русской и Печорской осадочных плит. Современный рельеф территории чрезвычайно неоднороден: здесь выделяется пять геоморфологических районов. Канинский Кряж, Тиманский Кряж и хребет Пай-Хой – это денудированные низкогорья, Канино-Тиманская тундра и Печорская низменность – это волнистые равнины с большим количеством болот, озер и рек, с цепочками гряд-мусюров и холмов ледникового и ледниково-морского происхождения. Мощность осадочного чехла на Печорской низменности достигает 200–250 м.

Системы классификации тундровой растительности. Широкомасштабное обследование тундр бывшего СССР происходило в тридцатые годы прошлого столетия. Вряд ли есть другой такой район в мире, где в столь короткие сроки было сделано так много блестящих исследований, результаты которых актуальны и сейчас. Исследования на Кольском полуострове, в Тиманской, Малоземельской и Большеземельской тундре проводили с целью выделения ландшафтных единиц, пригодных для картирования, для целей землеустройства и для инвентаризации оленьих пастбищ (Самбук, Дедов, 1934; Андреев, 1935; Цинзерлинг, 1935; Лесков, 1936; Дедов, 2006). Полученные в результате крупные единицы (типы тундр) – моховые тундры, пятнистые тундры, крупно- и мелкобугристые тундры, кустарниковые тундры и т. д. – выделяются не только лишь по признакам растительности, а скорее, представляют типы основных ландшафтных элементов. Подчиненные единицы – ассоциации – описывали на основании доминирования в сообществах видов из нескольких господствующих синузий.

Финские геоботаники при классификации тундровой растительности (причем не только в Скандинавских горах, в российской Арктике и Субарктике) традиционно используют доминанты напочвенных ярусов для выделения типов сообществ (site-types). Типы объединяются в классы с использованием программ кластеризации, а классы (или сами типы) включаются в градиентный анализ (Haarasaari, 1988; Virtanen et al., 1999).

В ранних классификационных схемах шведских ученых (уппсальская школа) основными единицами в тундрах являются ассоциации, выделенные с использованием видов-доминантов (Fries, 1913), либо константных видов (Du Rietz, 1924), и формации, объединяющие ассоциации со сходным набором основных жизненных форм. Дальнейшее развитие взглядов уппсальской школы и сближение ее со школой Браун-Бланке привело к созданию комбинированных классификационных схем растительности горных тундр Фенноскандии, а уже к середине прошлого столетия эколого-флористический метод становится преобладающим в классификации горно-тундровой растительности в Скандинавии. Это одна и немногих территорий, для которой сделано уже несколько синтаксономических обзоров и ревизий (Dahl, 1987; Vevle, 1983; Dierssen, 1992).

Кроме того, в настоящее время практикуется выделение безранговых единиц растительного покрова в горных и зональных тундрах, соответствующих различным типам экотопов, и дальнейшее их соотнесение с данными дистанционного зондирования территорий с помощью космических снимков (Биоразнообразие..., 2007).

Особенности тундровой растительности и трудности классификации. Проблемы, возникающие в процессе классификации растительности в Арктике, связаны, в основном, с неоднородностью ее горизонтальной структуры, и как следствие, трудностью выделения фитоценоза как единицы классификации (Матвеева, 2007). Меньше трудностей представляет решение проблемы баланса между континуальным и дискретным характером тундровой растительности. В скандинавском (лапландском) секторе из-за контрастных топографических условий растительность, большей частью, представляет собой отчетливую мозаику контуров, экологическая специфика которых ярко выражена. На достаточно небольшой территории в середине прошлого века была успешно создана стройная система синтаксонов от субассоциации до союза и порядка (Norghagen, 1928; Gjaerevoll, 1956; Dahl, 1957), что предоставило последующим поколениям синтаксономистов пищу для ревидиз (Dierssen, 1992) и возможность для «встраивания» в эту систему своих типов растительных сообществ (Koroleva, 1994). Сейчас более важным представляется создание сигма-синтаксономии хотя бы для районов, уже достаточно хорошо геоботанически изученных. Создание легенды на основе сигма-ассоциаций было бы более информативно, чем приведенный перечень нескольких синтаксонов (Detailed Vegetation Description) для карты растительности Арктики (CAVM Team, 2003).

Если горно-тундровый растительный покров состоит, большей частью, из дискретных единиц, то на огромных пространствах зональных тундр более выражен растительный континуум и неизбежные обширные зоны экотона. Отнести их к «серой зоне» значило бы потерять важную информацию о структуре растительного покрова, поэтому, очевидно, для контуров экотона необходимо выделение своих синтаксономических единиц.

Общеизвестно, что особенностью тундрового растительного покрова, затрудняющей применение доминантного подхода к классификации, является ее полидоминантность (хотя как раз в субарктических тундрах нередко встречаются монодоминантные сообщества). Но гораздо большую трудность представляет наличие в тундровых сообществах эвритопных видов-супердоминантов, которые если не доминируют, то представлены практически во всех сообществах (Матвеева, 1998, 2006). С другой стороны, отчетливых дифференциальных видов, с яркой экологической индивидуальностью явно недостаточно, что ведет к выделению ассоциаций большого объема. В результате, например, все разнообразие кустарниковых (южных) и лишайниково-моховых (типичных) тундр с преобладанием карликовой березки и вороники на огромном ареале от Гренландии до Полярного Урала (а возможно, и на всем циркумполярном ареале) может быть размещено в двух ассоциациях: асс. *Empetro-Betuletum nanae* Nordh. 1943 и асс. *Ledo decumbentis-Betuletum nanae* Böcher ex K. & B. Dierssen 2005. Велик соблазн втиснуть туда же и большую часть лесотундровых сообществ. Но поскольку краеугольным камнем в системе Браун-Бланке является отражение флористических особенностей сообществ, представляется неверным «тянуть» одну ассоциацию через несколько районов, различающихся флористически.

Особенностью тундровых сообществ является разнообразие и большая роль в растительном покрове криптогамных видов. Как было установлено еще А. Гумбольдтом, в приполярных областях мохообразные и лишайники по количеству видов превышают сосудистые растения. Корректное описание тундровой растительности невозможно без учета этого важного компонента. Как правило, определение всех мохообразных и лишайников сразу, на месте описания, невозможно, необходим сбор гербария и его лабораторная обработка. Сбор по возможности всех образцов с пробной площади и их последующее определение делает анализ тундровой растительности чрезвычайно трудоемким процессом. Но дело даже не в этом, и не в том, что количество специалистов бриологов и лишайников, на помощь которых уповает геоботаник, очень мало, и определение геоботанических коллекций не вызывает у них, как ни странно, большого энтузиазма. Проблема в том, что на распределение криптогамных синузид в растительном покрове большое влияние оказывает нанорельеф и условия микро-местообитания. Набор видов мхов, печеночников, лишайников на вершине бугорка или кочки, на ее боковой поверхности и у подножия, как правило, заметно различается, и эти синузиды по составу и набору эколого-ценотических групп могут быть весьма контрастными. Объединение их в одном описании, очевидно, еще более затрудняет понимание того, какие же все-таки экологические условия отражает такой флористический состав. Выходом в этой ситуации было бы, очевидно выделение криптогамных синузид в отдельный объект классификации, либо акцент в синтаксономическом анализе на доминирующих и (или) детерминантных синузидях.

Известно, что классификация хороша в том случае, если ее результаты могут быть использованы для решения фундаментальных научных проблем и практических нужд. Также очевидно, что сочетать то и другое трудно и, скорее, невозможно. Поэтому вряд ли стоит ждать окончания периода «плюрализма» в подходах к классификации растительности. По-видимому, нужно также использовать для принятия синтаксономического решения результаты разных методов классификации и прислушиваться к доводам здравого смысла.

Литература

- Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 189 с.
- Андреев В.Н. Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры // Труды Полярной комиссии. Вып. 22. М.; Л., 1935. 97 с.
- Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Отв. ред. М.В. Гецен. Сыктывкар, 2007. 252 с.
- Городков Б.Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1938. С. 297–354.
- Дедов А.А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар, 2006. 159 с.
- Карта растительности Европейской части СССР. Масштаб 1:2 500 000. М., 1975.
- Лесков А.И. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря // Бот. журн. 1936. Т. 21, № 1, С. 96–116.
- Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.
- Матвеева Н.В. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2006. № 8. С. 3–87.
- Самбук Ф.В., Дедов А.А. Подзоны Припечорских тундр // Труды ботанического института АН СССР. Вып. 1. Сер. 3. Геоботаника. Л., 1934. С. 29–50.
- Цинзерлинг Ю. Д. Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 162 с.
- CAVM Team. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1:7.500.000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map No. 1. U.S. Fish and Wildlife service, Anchorage, Alaska. 2003.
- Dahl E. Rondane – mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment // Skr. Norske Vidensk. Akad. I. Mat.-Naturv. Kl. 1956. Oslo, 1957. 374 p.
- Dahl E. Alpine-subalpine plant communities of South Scandinavia // Phytocoenologia. 1987. Vol. 15. № 4. P. 455–484.
- Daniels F.J.A. Vegetation of the Angmassalik District, Southeast Greenland, IV. Shrub, dwarf shrub and terricolous lichens // Meddr Grönl., Biosci. 1982. № 10. 78 p.
- Dierssen K. Zur synsystematik nordeuropäischen Vegetations Typen. 1. Alpine Vegetation und floristisch verwandte Vegetationsseinheiten tieferen Lagen sowie der Arktis // Ber. der Reinh. Tüxen-Ges. 1992. № 4. S. 191–226.
- Du Rietz G.E. Studien über die vegetation der Alpen, mit derjenigen Scandinaviens verglichen. // Veröff. geobot Inst. Rüb. 1924. № 1.
- Fries T.C.E. Botanische Untersuchungen im nördlichsten Sweden // Vetensk. och Praktiska Unders. i Lapland. 1913. 361 p.
- Gjaerevoll O. The plant communities of Scandinavian alpine snowbeds // Kongel. Norske vidensk. selsk. skr. 1956. T. 1. 405 p.
- Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta bot. Fennica. 1988. V. 135. P. 1–219.
- Koroleva N.E. Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula, Russia // Journal of Vegetation Sciences. 1994. V. 5 P. 803–812.
- Kalliola R. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch Lapplands // Ann. Bot. Soc. Zool.- Bot. 'Vanamo'. 1939. № 14. S. 1–321.
- Nordhagen R. 1928. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. I. Die Vegetation // Scr. Norsk.Vidensk. Selsk. I. Mat.-Naturvid. 1927 (1). 611 s.
- Veyle O. Norwegian vegetation types. A preliminary survey of higher syntaxa // Tuexenia. 1983. № 3. S. 169–178.
- Virtanen R., Oksanen L., Razzhivin V. Topographic and regional patterns of tundra heath vegetation from northern Fennoscandia to the Taimyr Peninsula // Acta Bot. Fennica. 1999. № 167. P. 29–83.

СТЕПНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

Коротченко И.А., Мала Ю.И.

Киев, Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины

Степные экосистемы, в отличие от лесных, находятся в состоянии неустойчивого равновесия и являются очень динамичными. Наиболее уязвимы луговые степи, которые под влиянием антропогенного фактора теряют свои эталонные свойства. Изучение проводилось в северной части Правобережной Лесостепи (Геоботаничне районування..., 1977), которая представляет собой извилистую полосу шириной 10 км, в 2004–2005 гг. было сделано 219 геоботанических описаний, которые обработаны методом преобразования фитоценологических таблиц (Sirenko, 1996). Для идентификации выделенных синтаксонов использованы работы отечественных (Ткаченко та ін., 1987; Соломаха, 1996; Коротченко, Дідух, 1997; Куковиця та ін., 1998; Дідух, Коротченко, 2000; Коротченко, Фіцайло, 2003) и зарубежных (Braun-Blanquet, 1951; Moravec J. a kol., 1995; Fijalkowski, 1991; Matuszkiewicz, 2001) фитоценологов. Названия видов приводятся по сводке С.К. Черепанова (1995).

В состав класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943 входят сообщества, которые характеризуются преобладанием евксерофильных и евриксерофильных степных видов. Луговые и настоящие степи объединены в порядке *Festucetalia valesiacae* Br.-Bl. et Tx. 1943, которые формируются на мало- и среднегумусных

чернозёмных почвах. В союз *Fragario viridis–Trifolion montani* Korotchenko et Didukh 1997 входят зональные для Лесостепи луговые степи. В регионе они формируются в наиболее влажных условиях, по сравнению с остальными степными сообществами, занимая склоны различной экспозиции кроме южной.

Асс. *Thymo marschalliani–Caricetum praecocis* Korotchenko et Didukh 1997.

Диагностические виды (Д. в.): *Carex praecox* Schreb., *Stellaria graminea* L., *Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz., All., *Muscari neglectum* Guss. Сообщества спорадически встречаются на склонах различной экспозиции крутизной от 5–7° (верхние и средние части) до 25–30° (нижние части). Видовое разнообразие на площади 100 м² (далее видовое разнообразие) от 25 до 47 видов, в зависимости от развития разнотравья. Кустарниковый ярус не выражен, единично встречается *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková. Общее проективное покрытие – 75–90%.

Асс. *Salvia pratensis–Poetum angustifoliae* Korotchenko et Didukh 1997. Д. в.: *Salvia pratensis* L., *Poa angustifolia* L., *Polygala comosa* Schkuhr, *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, *Filipendula vulgaris* Moench, *Ranunculus polyanthemos* L., Сообщества хорошо представлены во всём регионе. Они формируются в средней и нижней части некрутых склонов (3°–20°) южной, реже западной и восточной экспозиции. Видовое разнообразие высокое – 33–42 видов, поскольку в составе травостоя значительную роль играют виды ксеромезофитного и мезоксерофитного разнотравья. На участках которые не подвергаются выпасу и сенокосению, хорошо развит кустарниковый ярус из *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link. Общее проективное покрытие составляет 80–95%.

Асс. *Medicago romanicae–Poetum angustifoliae* Tkachenko, Movchan et V. Sl. 1987. Д. в.: *Medicago romanica* Prod., *Poa angustifolia*, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Astragalus onobrychis* L. Сообщества спорадически встречаются по всему региону преимущественно на склонах северной и северо-западной экспозиции, занимая верхние части пологих склонов (1–2°) и средние части крутых (до 55°) склонов. Видовое разнообразие невысокое – 26–33 вида. Хорошо развит кустарниковый ярус из *Chamaecytisus ruthenicus* и *Ch. austriacus*. Общее проективное покрытие – 80–95%.

Асс. *Betonico officinalis–Trifolietum montani* Popova in Popova et al. 1986. Д. в.: *Stachys officinalis* (L.) Trevis., *Campanula bononiensis* L., *Anthemis subtinctoria* Dobrocz. Сообщества были выявлены только в средней части склона северной экспозиции (10–15°) между сёлами Высшие Верещаки и Низшие Верещаки Олександрійського р-на Кировоградской обл., поскольку они представляют наиболее влажные сообщества союза. Видовое разнообразие составляет 29 видов. Кустарниковый ярус из *Chamaecytisus austriacus* хорошо развит. Общее проективное покрытие – 95%.

Асс. *Stipetum pennatae* K. Jovanovic 1956. Д. в.: *Stipa pennata* L., *Thalictrum minus* L., *Filipendula vulgaris*, *Galium verum* L. Представляют типичные лугово-степные ковыльные сообщества, характерные для Лесостепи Украины. Они формируются на некрутых склонах (5–15°) преимущественно северной, реже северо-западной экспозиции. Видовое разнообразие невысокое – 28–43 вида. Кустарниковый ярус слабо выражен из *Chamaecytisus austriacus*. Общее проективное покрытие – 80–100%.

Сообщества союза *Astragalo-Stipion* Knapp 1944 это типичные разнотравно-типчаково-ковыльные степи, характерные преимущественно для степной зоны, однако, вследствие маргинального положения региона они занимают довольно большие площади, хотя их синтаксономическое разнообразие невысокое. Формируются на пологих, реже в средней части крутых (до 50°) склонов различной экспозиции, кроме северной. Во флористическом составе преобладают виды рода *Stipa* L., а в составе разнотравья значительную роль играют ксерофитные виды из семейства *Fabaceae* Lindl.

Асс. *Stipetum lessingianae* Soo 1948. Д. в.: *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr., *Astragalus onobrychis*, *Salvia nutans* L., *Viola ambigua* Waldst. & Kit. Сообщества широко представлены в регионе, они формируются на склонах разной экспозиции, занимая преимущественно верхние пологие участки крутизной до 10°. В зависимости от степени развития разнотравья видовое разнообразие колеблется от 21 до 37 видов, общее проективное покрытие варьирует от 75 до 100%.

Асс. *Thymo marschalliani–Crinitarietum villosae* Korotchenko et Didukh 1997. Д. в.: *Thymus marschallianus* Willd., *Galatella villosa* (L.) Reichenb. fil., *Astragalus dasyanthus* Pall., *Bromopsis inermis*. Сообщества встречаются фрагментарно, преимущественно в восточной части региона (Онуфриевский р-н Кировоградской обл. и Фрунзевский р-н Одесской обл.). Они формируются преимущественно в средней части склонов северо-восточной и восточной экспозиции крутизной 10–30°. Видовое разнообразие высокое – 35–41 вид. Кустарниковый ярус из *Chamaecytisus austriacus* и *Caragana frutex* (L.) C. Koch хорошо выражен. Общее проективное покрытие составляет 75–95%.

Асс. *Teucrio pannonicum–Stipetum capillatae* Didukh, Korotchenko 2000. Д. в.: *Stipa capillata* L., *Teucrium pannonicum* A. Kerner, *Artemisia marschalliana* Spreng., *Astragalus austriacus* Jacq., *A. onobrychis*, *Potentilla arenaria* Borkh. Сообщества изредка встречаются по всему региону в верхней и средней частях склонов преимущественно южной экспозиции (5–10°), изредка на крутых (до 50°) эродированных склонах северной экс-

позиции. В зависимости от степени эрозии почвы видовое разнообразие колеблется от 24 до 36 видов, а общее проективное покрытие от 50 до 95%.

Сообщества союза **Festucion valesiacae** Klika 1931 представляют нарушенные степные фитоценозы, которые сформировались под влиянием антропогенного фактора (палы, сенокошение, выпас). Вследствие того что большинство исследованных участков находятся вблизи населённых пунктов и подвержены влиянию антропогенного фактора сообщества союза занимают большие площади в регионе. По сравнению с предыдущими союзами флористический состав фитоценозов обеднён.

Асс. **Bothriochloetum ischaemi** (Krist. 1937) I. Pop 1977. Д. в.: *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Hieracium pilosella* L., *Eryngium campestre* L., *Euphorbia stepposa* Zoz. Сообщества спорадически встречаются от р. Днепра до р. Днестра, формируясь на эродированных склонах разной экспозиции крутизной (15–40°) под влиянием сильного выпаса, вследствие чего растительный покров разрежен, общее проективное покрытие составляет 70–80%. Видовое разнообразие невысокое – 20–30 видов.

Асс. **Salvia nemorosae–Festucetum valesiacae** Korotchenko et Didukh 1997. Д. в.: *Salvia nemorosa* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Eryngium planum* L. Сообщества занимают большие площади во всём регионе. Они формируются под влиянием умеренного выпаса в верхних и средних частях склонов разной экспозиции и крутизны (от 5–10° до 50–55°). Видовой состав богатый (до 50 видов) вследствие хорошего развития видов мезоксерофильного и ксеромезофильного разнотравья. Общее проективное покрытие составляет 70–90% в зависимости от степени эродированности склонов.

Асс. **Festuco valesiacae–Stipetum capillatae** Sill. 1931. Д. в.: *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Salvia nemorosa*, *Plantago lanceolata* L., *Campanula sibirica* L.. Сообщества представляют собой одну из стадий восстановления ковыльных степей после снятия влияния выпаса. Они распространены по всему региону, формируясь на склонах разной экспозиции и крутизны (от 5–7° до 50–55°). Характерной особенностью есть наличие войлока (до 3 см). Видовое разнообразие высокое – 34–57 видов. Общее проективное покрытие 80–90% вследствие хорошего развития злаков.

Субасс. **Festuco valesiacae–Stipetum capillatae caricetosum praecocis** Korotchenko, Fitsailo 2003. Д. в.: *Carex praecox*, *Euphorbia sequieriana* Neck., *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. Сообщества выявлены в восточной части региона (Днепропетровская обл., Онуфриевский р-н Кировоградской обл.). Они формируются в средней части пологих (3–7°) склонов восточной, реже северо-восточной и северо-западной экспозиции под влиянием умеренного выпаса. По сравнению с сообществами ассоциации толщина войлока увеличивается до 5 см, и формируются более влажные условия. Видовое разнообразие высокое – 27–42 вида, общее проективное покрытие составляет 80–100%.

Асс. **Festucetum valesiacae** Solodkova et al., 1986; Tkachenko et al., 1987. Д. в.: *Potentilla impolita* Wahlenb., *Lotus ucrainicus* Klok, *Artemisia austriaca* Jacq., *Nonea pulla* DC. В регионе встречаются спорадически, формируются под влиянием сильного выпаса или в результате демулационного восстановления залежей, преимущественно в средней части некрутых (5–10°) склонов различной экспозиции. Травостой имеет мозаичный характер, видовое разнообразие 22–37 видов, общее проективное покрытие невысокое 65–70%, при снятии антропогенного фактора оно может повышаться до 90%.

Асс. **Festuco valesiacae–Caricetum humilis** Klika (1931) 1936. Д. в.: *Carex humilis* Leyss., *Festuca valesiaca*, *Jurinea calcarea* Kolk., *Echium russicum* J.F. Gmel., *Centaurea marschalliana* Spreng. Было выявлено только в окрестностях пгт. Красные Окна Одесской обл. Сообщества формируются на склонах западной экспозиции крутизной 10–30°. Для этих участков характерно периодическое сенокошение и отсутствие выпаса, вследствие чего видовое богатство высокое – от 34 до 47 видов, единично встречаются кусты *Chamaecytisus austriacus*. Общее проективное покрытие – 80–90%.

Асс. **Stipetum capillatae** Dsiubaltowski 1925. Д. в.: *Agrimonia eupatoria* L., *Artemisia austriaca*, *Potentilla arenaria*, *Stipa capillata*, *Stachys recta* L. Одна из наиболее распространённых ассоциаций в Лесостепи Украины. В исследованном регионе формируется в различных частях склонов преимущественно восточной реже северо-восточной экспозиции крутизной от 3–7° до 30°. Видовое разнообразие – 23–36 видов. Общее проективное покрытие от 70 до 100% в зависимости от степени развития дерновинных злаков. Характерной особенностью является наличие войлока (до 5 см).

Субасс. **Stipetum capillatae stipetosum pennetae** Kukovitz, Didukh, Shelyag-Sosonko, Abduloeva 1998. Д. в.: *Stipa pennata*, *Thesium arvense* Horvátovszky. Сообщества выявлены в восточной (Онуфриевский р-н Кировоградской обл) и западной (Фрунзевский р-н Одесской обл.) части региона. Они формируются преимущественно в верхней, реже средней части, склонов южной или юго-восточной экспозиции крутизной от 5° до 50°. Видовое разнообразие и общее проективное покрытие такое же, как и в сообществах основной ассоциации, однако увеличивается развитие дерновин вследствие эдификаторной роли *Stipa pennata*.

Асс. **Melico transsilvanici–Stipetum capillatae** Korotchenko, Fitsailo 2003. Д. в.: *Melica transsilvanica* Schur, *Stachys recta*, *Securigera varia* (L.) Lassen. Сообщества выявлены в западной (Фрунзевский, Красноокнянский, Ананьевский р-ны Одесской обл.) и фрагментарно в восточной части региона (Онуфриевский р-н Кировоградской

обл.) на немного эродированных почвах. Они формируются в верхней и средней частях пологих склонов 3–7° восточной, реже северо-западной и северо-восточной экспозиции. Видовое разнообразие невысокое – 18–30 видов, хорошо развит кустарниковый ярус из *Caragana frutex* (15–35%). Общее проективное покрытие – 80–100%.

Асс. *Plantagini stepposae–Stipetum pulcherrimae* V. Sl. 1995. Д. в.: *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Adonis vernalis* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Plantago urvillei* Opiz. Выявлено 2 местопроизрастания (Новоукраинский р-н. Кировоградской обл. и Красноокнянский р-н Одесской обл.) на пологих приплавочных участках склонов восточной и северо-восточной экспозиции. Видовое разнообразие – 29–39 видов, общее проективное покрытие высокое 80–90%, с высокой ценотической ролью злаков, вследствие чего хорошо развиты дерновины (15%).

Степная растительность северной части Правобережной Лесостепи Украины представлена 2 субассоциациями, 16 ассоциациями, которые относятся к 3 союзам порядка *Festucetalia valesiacaе* класса *Festuco-Brometea*. Высокое синтаксономическое разнообразие (2 субассоциации, 8 ассоциаций) союза *Festucion valesiacaе* объясняется формированием под влиянием антропогенного фактора на месте луговых (союз *Fragario viridis–Trifolion montani*) и настоящих (союз *Astragalo-Stipion*) степей.

Литература

- Геоботаничне районування Української РСР. К.: Наукова думка, 1977. 304 с.
- Дідух Я.П., Коротченко І.А. Класифікація степової рослинності Покуття // Укр. фітоцен. зб. 2000. Сер. А. Вип. 1 (16). С. 3–15.
- Коротченко І.А., Дідух Я.П. Степова рослинність південної частини Лівобережного Лісостепу України. II. Клас Festuco-Brometea // Укр. фітоцен. зб. 1997. Вип. 1 (6). С. 20–39.
- Коротченко І.А., Фіцайло Т.В. Степова рослинність Київського плато // Наукові записки. Природничі науки. К.: Видав. дім «KM Academia», 2003. Т. 21. С. 20–35.
- Кукувиця Г.С., Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Абдулоєва О.С. Синтаксономія лучних степів пам'яток природи республіканського значення г.г. Касова та Чортова // Укр. фітоцен. зб. 1998. Сер. А, вип. 2 (11). С. 42–61.
- Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України // Укр. фітоцен. зб. 1996. Сер. А. № 4 (5). 119 с.
- Ткаченко В.С., Мовчан Я.І., Соломаха В.А. Аналіз синтаксономічних змін лучних степів заповідника Михайлівська цілина // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44. № 2. С. 65–73.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. Wein, 1951. 631 s.
- Fijałkowski D. Zespoły roślinne Lubelszczyzny. Lublin, 1991. 330 p.
- Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 2001. 537 s.
- Moravec J. a kol. Rostlinna společenstva České republiky a jejich ohrožení. 2 vydání Severočes. 1995. 206 p.
- Sirenko I.P. Cretion a Databases for Floristic and Phytocoenologic Reserches // Укр. фітоцен. зб. 1996. Сер. А. Вип. 1. С. 9–11.

СФАГНОВЫЕ МХИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ФИТОМАССА И ПРОДУКЦИЯ

Косых Н.П.

Новосибирск, ИПА СО РАН

Сфагновые мхи достигают наибольшего распространения на торфяных болотах таежной зоны Западной Сибири. С продвижением на север, в лесотундру, они вытесняются лишайниками на мерзлых буграх плоскобугристых болот, но сохраняют доминирующее положение на пониженных элементах рельефа – в мочажинах. На юге, в лесостепной зоне, они доминируют в рядах, которые являются неотъемлемой частью ландшафта лесостепи. Зеленая фитомасса сфагновых мхов и их продукция являются основными составляющими биологического круговорота, и их доля достигает более половины от общих запасов фитомассы и продукции болотной экосистемы в целом.

Целью данной работы является определение взаимосвязи зеленой фитомассы и продукции сфагновых мхов на болотах в разных зонах Западной Сибири. Зеленая часть фитомассы мхов, объединяющая фракцию зеленых апикальных «головок» и фракцию верхней части наиболее сильно окрашенных стеблей (2–7 см) с веточками и листьями, выделенная по интенсивности цвета в верхней части растения, легко определяется. Трудность представляет определение продукции сфагновых мхов, которая рассчитывается по запасу фитомассы стебля (г), который прирастает за определенный промежуток времени (год) на единице площади (дм²). Продукция сфагновых мхов определялась методом «индивидуальных меток» (Косых, 1999). Экспериментальный материал, полученный в течение нескольких лет (1996–2007 гг.) объединен в единую базу. Анализ базы данных, которая включает 710 определений запасов зеленой фитомассы и продукции сфагновых мхов на болотах Западной Сибири, показывает высокий уровень взаимозависимости, с коэффициентом корреляции равным 0,8. На основании уравнений регрессии были выделены три группы по величине эффективности прироста сфагновых мхов (АНР мхов), которые приурочены к разным зонам (подзонам). К первой группе с наиболь-

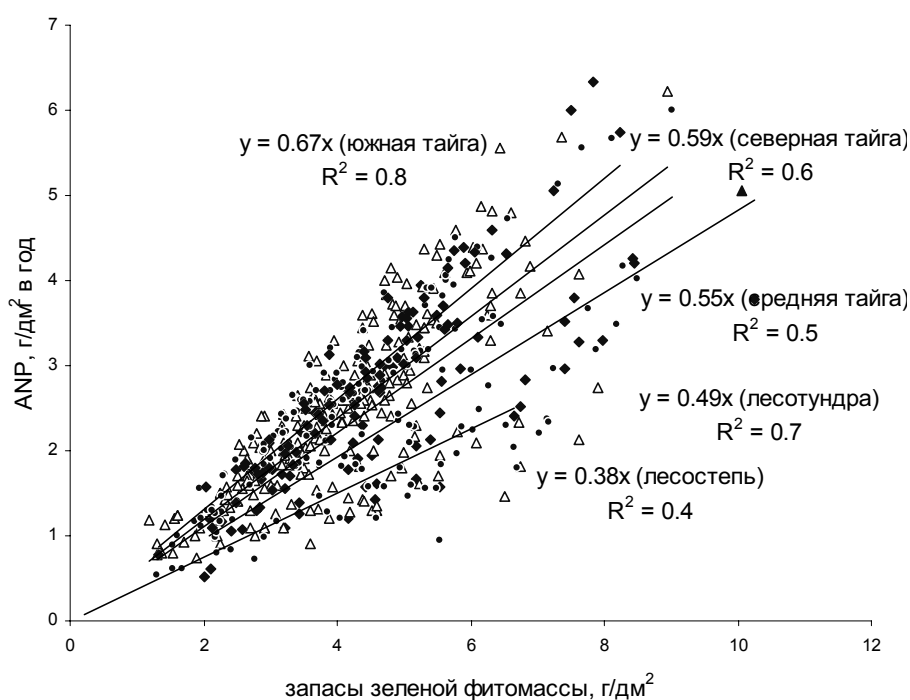
шим коэффициентом относятся сфагновые мхи, растущие в условиях с достаточным количеством тепла и влаги в подзоне южной тайги (табл.).

Соотношение запасов зеленой фитомассы и продукции (ANP) сфагновых мхов разных зон: коэффициент уравнения регрессии (k), величина детерминации (R²), количество измерений (n)

Геоботанические зоны (подзоны)	Коэффициент уравнения регрессии	Коэффициент детерминации (R ²)	n
лесотундра	0,49±0,01	0,72	92
северная тайга	0,59±0,01	0,59	316
средняя тайга	0,55±0,01	0,51	190
южная тайга	0,67±0,01	0,80	105
лесостепь	0,38±0,03	0,40	7
Среднее	0,57±0,01	0,59	710

В южной тайге мхи развиваются в разных экологических условиях наиболее распространенных экосистем: мезотрофные топи и мочажины, олиготрофные мочажины в комплексе с грядами, рямы. Сфагновые мхи, такие как *Sphagnum fuscum* развиваются на кочках гряд и рямов, *S. angustifolium*, *S. magellanicum* у подножья кочек. В олиготрофных мочажинах с недостаточным минеральным питанием наибольшего распространения достигают *S. balticum*, в мезотрофных топях с дополнительным питанием – *S. majus*, *S. jensenii*, *S. papillosum*. В условиях южной тайги продукция этих мхов достигается небольшими запасами зеленой фитомассы, и доля зеленой фитомассы мочажинных мхов составляет 30–50% линейного годового прироста. Наиболее резко различаются мочажинные мхи: в мезотрофных мочажинах зеленая фитомасса мха фотосинтезирует меньше года, а в олиготрофных мочажинах – более полутора лет. В целом, чем больше годовой прирост сфагновых мхов, тем меньше доля его фотосинтезирующей части. Поэтому, определяя продукцию мхов только по зеленой части, мы можем недооценить или переоценить общую продукцию.

Ко второй группе относятся мхи, которые имеют максимальное развитие в средней и северной тайге в олиготрофных грядово-мочажинных болотных массивах и в мезотрофных болотах. В северной тайге на плоскобугристых болотах, несмотря на наличие мерзлоты, сфагновые мхи на мерзлых буграх плоскобугристых болот занимают до 50% площади. В целом с продвижением на север эффективность прироста снижается, и в средней тайге она равна 0,55; в северной – 0,59 (рис.). В средней тайге *S. fallax*, *S. majus*, *S. riparium*, находясь в сообществе с осоками, занимают наиболее мезофитные окраины болота или места более богатые по минеральному питанию. К этой же группе относятся мхи, которые могут развиваться как в мочажинах с избытком влаги (*S. compactum* и др.), так и на грядах, с ее недостатком (*S. angustifolium*, *S. magellanicum* и др.). Эти мхи растут в сообществах с другими мхами и редко выступают доминантами.



Зависимость продукции сфагновых мхов от запасов их зеленой фитомассы

В лесотундре из-за недостатка тепла, прирост замедляется и коэффициент снижается до 0,49. В зоне лесотундры моховые дернины со *S. fuscum*, *S. russowii* встречаются по краю мерзлых бугров плоскобугристых болот. Распространение сфагнового мха на буграх снижается до минимума. Олиготрофные мочажинны рядом с буграми протаивают и здесь условия для развития мхов в лесотундре наиболее благоприятны. Мочажинные мхи (*S. balticum*, *S. lindbergii*, *S. riparium* и др.) являются доминантами на самых низких элементах микрорельефа. Эти мхи принадлежат к мочажинной гипергидрофильной группе и плохо переносят пересыхание. Их годовой прирост зависит от запасов зеленой фитомассы. Зеленая фитомасса сфагновых мхов олиготрофных мочажин в условиях лесотундры сохраняется несколько лет. Поэтому в лесотундре наблюдаются максимальные запасы зеленой фитомассы мхов. Вероятно, доминант (*S. balticum*, *S. lindbergii*) адаптирован к условиям бедного питания и сохраняет несколько лет питательные элементы в своих зеленых частях. К этой же группе минимального прироста мхов относятся мхи, которые растут в лесостепи. Сфагновые мхи в лесостепи находятся на южной границе своего распространения, и в условиях недостатка влаги, эффективность прироста снижается до минимума (0,38). К этой группе относятся сфагновые мхи, которые образуют кочки в рядах лесостепи, такие как *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. capillifolium*. Они выдерживают значительное и длительное высыхание в течение вегетационного периода. Мочажинные мхи здесь практически не встречаются.

Отношение продукции к зеленой фитомассе мхов в разных экосистемах различных зон (подзон) Западной Сибири изменяется от 0,7 до 0,3. По убыванию коэффициента эффективности прироста изученные экосистемы образуют ряд: мезотрофные мочажинны южной тайги – гряды – бугры – рямы лесостепи – олиготрофные мочажинны лесотундры.

Таким образом, отношение продукции к запасам зеленой фитомассы сфагновых мхов или эффективность прироста максимальна в южной тайге Западной Сибири. С продвижением на север и на юг от таежной зоны коэффициент эффективности прироста снижается и минимума достигает при недостатке влаги (лесостепь) или тепла (лесотундра).

Литература

Косых Н.П. К методике определения линейного прироста и продукции сфагновых мхов на мезо-олиготрофных болотах Западной Сибири // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Мат-лы конф. М., 1999. С. 121–122.

ВЛИЯНИЕ КОНКУРЕНЦИИ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ НА ЦВЕТЕНИЕ *HALIMIONE PEDUNCULATA* (L.) AELL. (*CHENOPODIACEAE* VENT.) В ЦЕНТРАЛЬНОМ ПРИСИВАШЬЕ

Котов С.Ф., Калинушкина Е.А.

Симферополь, Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского

Важность изучения репродуктивной биологии солеустойчивых растений Центрального Присивашья обусловлена необходимостью заповедывания эталонных участков растительности с их участием, а также рекультивацией вторично засоленных земель с использованием галофитов как фитомелиорантов.

Целью данного исследования является анализ влияния интенсивности конкурентных взаимодействий на процесс цветения *Halimione pedunculata* (L.) Aell. в Центральном Присивашье.

В сообществе растения взаимодействуют друг с другом, конкурируя за ресурсы среды. При этом конкуренция сводится к взаимодействиям соседних растений – в процессе потребления одного и того же ограниченного ресурса они угнетают друг друга. Поглощение ресурсов среды происходит в границах определенного пространства (зоны изъятия ресурса, фитогенного поля), размеры которого могут быть установлены статистическим и эмпирическим путем (Котов, 1996; Василевич, Котов, 1997).

Для регуляции интенсивности конкуренции, вплоть до полной ее элиминации, в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* в первой декаде июня 2007 г. организовали эксперимент с удалением ближайших растений – соседей: случайным способом отбирали особи *H. pedunculata*, вокруг которых в радиусах (R) 3, 6, 9 и 12 см удалили все другие растения. В этих же сообществах заложили площадки (1 м × 1 м), в пределах которых отобрали контрольные особи *H. pedunculata* (Котов, 1998). У экспериментальных и контрольных растений в течение вегетации измеряли морфометрические параметры жизнеспособности, а в дальнейшем – количественные показатели цветения. Со вступлением *H. pedunculata* в генеративную фазу регистрировали начало и окончание цветения, а также период массового цветения. Для количественной характеристики цветения *H. pedunculata* использовали следующие показатели: продолжительность цветения (C_f , дни); общее количество цветков особи (N_f , шт.); количество мужских цветков (N_{fm} , шт.); количество женских цветков (N_{ff} , шт.); количество мутовок (клубочков) мужских цветков на соцветии (N_{im} , шт.); масса одного

мужского цветка (m_{fm} , мг); масса одного женского цветка (m_{ff} , мг); общая масса цветков особи (M_f , мг); масса мужских цветков особи (M_{fm} , мг); масса женских цветков особи (M_{ff} , мг).

Жизненный цикл *H. pedunculata* состоит из 2 фаз: 1) формирования фотосинтетически активных вегетативных органов; 2) развития репродуктивной сферы. В первую фазу растения активно поглощают элементы почвенного питания, что сопровождается усилением конкурентных взаимодействий (Котов, 1998). Конкуренция между растениями тормозит их ростовые процессы и снижает жизнеспособность. Снятие конкурентного пресса в большей мере интенсифицирует ростовые процессы в начале вегетации. В течение второй фазы, характеризующейся оттоком ассимилятов из вегетативной сферы в репродуктивные органы, резкого усиления конкуренции в ценопопуляциях *H. pedunculata* не отмечается (Котов, 2004). Влияние конкурентных взаимодействий на репродуктивные показатели *H. pedunculata* реализуется опосредованно, через количество органических веществ, синтезируемых особью в период вегетации, т.е. через величину ее воздушно – сухой биомассы.

H. pedunculata – растение позднелетнего типа цветения (по классификации В.Н. Голубева (1981)): период цветения этого вида приходится на конец июля – конец августа (27.07–20.08). Массовое цветение в 2007 г. зафиксировано в период с 3.08 по 15.08. По продолжительности цветения (C_f) *H. pedunculata* является краткосрочноцветущим видом, т. к. его цветение в 2007 г. длилось менее одного календарного месяца (28 дней) (Голубев, Сова, 1988).

Сроки начала и окончания цветения *H. pedunculata*, а также его продолжительность не зависят от плотности произрастания растений в ценопопуляции: и экспериментальные и контрольные особи цвели в один и тот же период без видимых отклонений.

H. pedunculata – однодомное растение, раздельнополюе цветки которого объединены в малоцветковые, рыхлые, мутовчато – колосовидные соцветия (Ильин, 1936; Вульф, 1947). Мужские цветки собраны по 1–6 в шаровидные клубочки (мутовки), а женские в количестве 1–3 располагаются у основания мужских клубочков.

Количество мужских клубочков с различным числом цветков является плотностнозависимым генеративным параметром: с уменьшением давления внутривидовой конкуренции возрастает количество 4-, 5- и 6-цветковых мутовок в пределах особи, а количество 1-, 2- и 3-цветковых клубочков уменьшается (табл. 1).

Таблица 1

Количество мужских клубочков с различным количеством цветков у *H. pedunculata* в эксперименте с удалением ближайших соседей и в контроле

Варианты опыта	Количество мужских клубочков с различным количеством цветков, шт. — ($\bar{x} \pm Sx$)					
	1-л	2-л	3-л	4-л	5-л	6-л
R=3 см	7,2±0,4	1,9±0,1	5,6±0,2	12,3±0,4	13,1±0,4	0,3±0,5
R=6 см	5,9±0,4	1,6±0,2	5,2±0,9	13,2±0,7	13,6±0,6	0,9±0,2
R=9 см	5,2±0,4	1,4±0,2	4,9±0,5	14,3±0,7	15,6±0,8	1,3±0,2
R=12 см	4,0±0	1,0±0	4,0±0	18,5±0,7	20,3±0,6	1,5±0,3
Контроль	10,6±0,4	3,4±0,3	5,7±0,1	7,2±0,4	7,0±0,5	0,1±0,1

Примечание: 1-л, 2-л, 3-л, 4-л, 5-л, 6-л – 1, 2, 3, 4, 5, 6 – цветковые мужские клубочки, соответственно.

В эксперименте с удалением ближайших соседей установлено, что показатели количества мужских цветков (N_{fm}), количества женских цветков (N_{ff}), общего количества цветков особи (N_f), а также массы мужских цветков (M_{fm}), массы женских цветков (M_{ff}) и общей массы цветков (M_f) превышают аналогичные параметры особей на контрольном участке. Масса одного мужского и одного женского цветков *H. pedunculata* одинакова, как у экспериментальных особей, так и в контроле (табл. 2).

Таблица 2

Количественные показатели цветения *H. pedunculata* в эксперименте с удалением ближайших соседей и в контроле

Варианты опыта	Количественные показатели цветения, ($\bar{x} \pm S\bar{x}$)							
	N_{fm} , шт	m_{fm} , мг	M_{fm} , мг	N_{ff} , шт.	m_{ff} , мг	M_{ff} , мг	M_f , мг	N_f , шт.
1	2	3	4	5	6	7	8	9
R=3 см	147,3±3,5	0,35	51,57±1,22	68,7±1,5	0,12	8,24±0,18	60,93±1,34	215,2±4,9
R=6 см	151,3±4,9		52,97±2,01	70,7±0,8		8,48±0,09	61,45±2,10	221,2±6,7
R=9 см	164,9±6,5		57,70±2,28	74,4±4,1		9,07±1,14	66,77±2,67	238,0±10,4
R=12 см	199,8±7,3	0,35	69,91±2,54	100,8±4,4	0,12	12,18±0,49	82,09±2,77	300,5±9,9
Контроль	98,6±3,6		34,52±1,22	47,4±1,6		5,66±0,19	38,67±1,44	146,1±5,1

Выводы:

1) в условиях Центрального Присивашья *H. pedunculata* характеризуется летним циклом цветения с коротким периодом пребывания в данной фазе; календарные сроки начала и окончания цветения данного вида, а также его продолжительность не зависят от интенсивности конкурентных взаимодействий;

2) конкуренция между растениями в сообществах *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* влияет на количество и массу цветков *H. pedunculata*;

3) масса одного мужского и одного женского цветков у *H. pedunculata* являются генетически детерминированными, стабильными репродуктивными показателями, независимыми от плотности произрастания растений в ценопопуляции;

4) элиминация конкурентных взаимодействий в эксперименте с удалением ближайших соседей приводит к увеличению количества и массы цветков, развиваемых одной особью *H. pedunculata*.

Литературы

Василевич В.И., Котов С.Ф. Количественный анализ фитогенного поля ценопопуляций некоторых древесных видов // Тр. ГНБС. 1997. Т. 117. С. 81–92.

Вульф Е.В. Флора Крыма. М. – Л., 1947. Т. II. Вып. 1. 330 с.

Голубев В.Н. Методические рекомендации по составлению региональных биологических флор. Ялта, 1981. 28 с.

Голубев В.Н., Сова Т.В. Ритмика цветения растительных сообществ Керченского полуострова Крыма // Бюлл. МОИП. Отдел биологический. 1988. Т. 93. Вып. 3. С. 77–87.

Ильин М.М. Флора СССР. М. – Л., 1936. Т. 6. 956 с.

Котов С.Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. I. Моноценозы однолетников // Экологія та ноосферологія. 1996. Т. 2. № 3–4. С. 134–139.

Котов С.Ф. Функциональная структура некоторых сообществ класса *Thero- Salicornieta* R. Tx. et Oberd. 1958 в Крыму // Укр. фітоцен. збірн. 1998. Сер. С. Вип. 1(10). С. 76–83.

Котов С.Ф. Анализ межвидовых взаимодействий в сообществах ассоциации *Halimionetum (pedunculatae) salicorniosum* // Ученые записки Тавр. нац. ун-та. Серия «Биология, химия». 2004. Т. 17 (56). № 1. С. 137–142.

БИОКЛИМАТЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЫСШИХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Крестов П.В., Омелько А.М.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Введение. Влияние климата на растительный покров – одна из комплексных фундаментальных проблем экологии и эволюции биоты. Решение данной проблемы дает важный, базовый компонент методологий многих дисциплин, объекты которых так или иначе связаны с растительным покровом. В течение последних десятилетий был предложен ряд сценариев постплейстоценового развития биоты и сделан ряд попыток моделирования ее изменений при индицируемых и прогнозируемых климатических трендах. Однако, выбор ограниченного числа объектов, их зависимость в большинстве случаев от растительного покрова и упрощенное представление о климатически обусловленной зональности вкладывают значительную ошибку в разработанные сценарии и делают прогнозное моделирование взаимодействия климата и биоты неточным.

С компьютеризацией и появлением возможностей обрабатывать большие массивы данных, с одной стороны, и с завершением инвентаризации флор на региональном уровне, с другой стороны, назрела необходимость использования баз данных для анализа биоразнообразия, а следовательно, появилась возможность использования и строгих, ясно определяемых признаков. Проблема взаимодействия растительного покрова и климата включает в себя ряд компонентов. Очевидный и наиболее разработанный блок – взаимодействие формализованных характеристик биоты и различных характеристик климата. Мировая литература насыщена публикациями, посвященными различным моделям растительного покрова, независимыми переменными в которых является климат. Однако основным и совершенно уместным аргументом критиков подобного моделирования закономерно выступает недостаточно разработанная методология формализации различных характеристик биоты и неравномерная изученность последних.

Цель работы: анализ основных исторических и современных факторов воздействия на растительный покров и выяснение легко измеряемых биоклиматических характеристик, пригодных для индикации наиболее существенных поясно-зональных перестроек растительного покрова на региональном уровне.

Материал и методы. Формализация характеристик растительного покрова для целей моделирования взаимодействий биоты и климата осуществлена исходя из представлений о растительном покрове как об исторически сложившемся и распределенном в пространстве в соответствии с эколого-климатическими харак-

теристиками феномене. Данный подход позволяет избежать существующих штампов, базирующихся на традиционных схемах районирования и зонирования и представляющих ряд не вписывающихся в общие схемы фитогеографических закономерностей на границе океан-континент как исключение из правил.

Достижению цели работы будет способствовать анализ трех главных направлений, которые могут быть определены как флористическое, фитосоциологическое и биогеографическое, на уровнях организации массовых данных, их анализа и моделирования на основе выявленных закономерностей. Важный этап синтеза – моделирование отношений биоты и климата на основе GIS технологий.

Флористический подход является наиболее разработанной, хотя и не абсолютно совершенной, частью биогеографической методологии. Даже современный уровень флористической изученности северо-восточной Азии дает некоторые возможности для интерпретации структуры видового разнообразия и позволяет сделать некоторые фитогеографические обобщения (Qian et al. 2003a, b; Krestov, 2003; Крестов и др., 2004; Крестов, 2004, 2005). Так как формирование флоры – это длительный исторический процесс, влияние климата на растительный покров не может быть отражено исключительно анализом флористических градиентов, полученных с помощью сравнительного анализа флор. Неизмеримо большие возможности для анализа взаимоотношений биоты и климата предоставляет фитосоциологический подход, базирующийся на экосистемном уровне.

Основой для флористического блока данной работы составляет оригинальная база данных флоры северной Пацифики (Geobotanica Pacifica, 1996–2008; Крестов, 2005), содержащая сведения по номенклатуре и распространению 22 000 таксонов видового и внутривидового рангов в пределах запада Северной Америки, российского Дальнего Востока, Сибири, Монголии, Северо-Восточного Китая, Кореи и охватывающая основные источники таксономической информации за последние 50 лет.

Климатическая база данных сформирована из российских, корейских, китайских и американских источников и включает данные по более 2200 климатическим станциям. Для каждой климатической станции были рассчитаны более 20 биоклиматических индексов (Крестов, 2006), из которых наиболее пригодными для описания регионального биоклимата оказались тепловой и холодовой индексы Кира, сумма осадков, приходящихся на период со среднемесячной температурой ниже 0°C; индекс континентальности, определяемый как разность среднемесячных температур самого теплого и холодного месяцев и индекс увлажнения, определяемый как отношение суммы осадков теплых месяцев ($T > 0^\circ\text{C}$) к потенциальной эвапотранспирации по Thornthwaite (1931).

Поскольку различные станции расположены на различной высоте над уровнем моря, для каждой трапеции со сторонами в 10° по широте и долготе была составлена система уравнений линейной регрессии имеющих общий вид: $\text{параметр} = a + b*(\text{ELE}) + c*(\text{LAT}) + d*(\text{LON})$, где (ELE) – высота над уровнем моря (м), (LAT) – широта, (LON) – долгота, a – константа, b , c и d – коэффициенты линейной регрессии, полученные при регрессионном анализе. Для всех районов северной Пацифики уравнения были достоверны ($P < 0,001$) для вышеуказанных индексов (тест Фишера, Zar, 1984). Биоклиматический ареал единиц растительности определялся путем решения уравнений, независимыми переменными которых были широта, долгота и высота над ур. м. вовлеченных в анализ геоботанических описаний.

Классификация растительности предусматривает структурирование растительного покрова с целью последующей корректной формализации структурных единиц, которые могут быть использованы в качестве переменных в моделировании отношений биоты и климата. Поскольку в России, Японии, США и Канаде традиционно используемые подходы к классификации растительности различны, построение общей классификации исключительно важно. Классификация растительности региона была реализована на базе 5500 оригинальных геоботанических описаний в рамках подхода Браун-Бланке на пяти уровнях иерархии (вариант, ассоциация, союз, порядок и класс), основные единицы классификации обнародованы нами (Krestov, Nakamura, 2002; Крестов и др., 2003; Krestov, 2003; Крестов и др., 2004; Krestov et al., 2006; Nakamura, Krestov, 2007; Krestov et al., 2008) и другими авторами (Ermakov et al., 2000, 2002; Ермаков, 2003; Сидельникова, 2001; Kuchеров, Daniels, 2005 и др.) в соответствии с кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). Ранее выделенные в системах других подходов единицы были также систематизированы и интерпретированы в соответствии с разрабатываемой классификацией.

Результаты и обсуждение. Распространение основных биоклиматических параметров на территории северо-восточной Азии исключительно неравномерно, что обусловлено сложнейшими взаимодействиями контролирующими климат факторов, таких как мощные барические центры, конфигурация океанических течений и обширные горные системы. Анализ моделей взаимоотношений основных индексов с единицами растительности показывает принципиальную возможность индикации климатов с помощью зональных ассоциаций растительности.

Распространение теплового индекса Кира (WK) скоррелировано с широтой и высотой над уровнем моря во внутренних областях континента. Приближение к Пацифике делает также значимой корреляцию с долготой. WK уменьшается от 100°C (вечнозеленые широколиственные леса *Cammelieta japonicae*) в южной

части Японского архипелага и юго-восточном Китае и 75°C (зона листопадных широколиственных лесов *Saso-Fagetalia*, *Aceri-Quercetalia*) до значений меньше 15°C в Арктике и Субарктике. Среди бореальных единиц растительности порядки класса *Betulo-Ranunculetea*, формирующиеся в условиях океанического климата с прохладным вегетационным сезоном, характеризуются наименьшими значениями WK.

Распределение холодового индекса Кира (СК) на территории Азии имеет концентрический характер с минимальными значениями во внутренних районах 60-х широт, включая северный полюс холода Оймякон. От Оймякона значения СК резко возрастают к Тихоокеанскому побережью и постепенно увеличиваются к западу, варьируя от -25 до -250°C. Характер распределения индекса не позволяет утверждать, что зимние холода являются существенным лимитирующим фактором распространения основных доминантов растительности, однако его тесная корреляция с распространением вечной мерзлоты позволяет определить ряд важных пределов для представителей неморальной флоры в бореальных экосистемах. Наиболее толерантны к экстремально холодным условиям зимнего времени бореальные порядки *Lathyro-Laricetalia* и *Ledo-Laricetalia*, представленные листопадными лиственными лесами и редколесьями. Значения СК находятся в прямо пропорциональных отношениях числом неморальных видов в бореальных сообществах.

Большую сопряженность с изменениями растительности вдоль градиента материк-океан демонстрирует индекс континентальности (CI). Его максимальное значение, 65°C, наблюдается в Оймяконе, по всем радиальным направлениям оно уменьшается, достигая минимума на тихоокеанских островах. Изменения растительности вдоль градиента континентальности выражается сменой зональных единиц растительности в направлении от внутренних регионов к океану в пределах зон. В умеренной зоне минимальным значениям CI соответствует порядок *Saso-Fagetalia*, с увеличением индекса его последовательно сменяют порядки классов *Quercetea mongolicae* и *Quercu-Betuletea*. В наиболее континентальных районах зональное положение занимают степи из *Cleistogenetea squarrosae*. В бореальной зоне с наименьшими показателями CI сопряжен порядок *Betuleta ermanii*, а с наивысшими порядки бореальных листопадных сообществ *Lathyro-Laricetalia* и *Ledo-Laricetalia*. Растительность Арктики и Субарктики не показывает значительного изменения вдоль градиента континентальности, который в данном случае однонаправлен с тепловым градиентом благодаря смягчающему влиянию Северного Ледовитого океана.

Одним из наиболее значимых факторов распределения растительного покрова является увлажнение. Анализ существующих индексов влагообеспеченности позволил установить наиболее тесные корреляции растительного покрова с омбро-эвапотранспирационным индексом (IOE) Rivas-Martinez et al. (1999), поскольку он имеет критическое значение для лесной растительности, равное 1,0. Значения от 0,8 до 1,0 демонстрируют возможные периоды дефицита влаги, которые все еще могут быть пережиты лесными экосистемами за счет компенсационных эффектов (склоновый сток, водонепроницаемый горизонт и т.п.), значения IOE < 0,8 исключают развитие лесной растительности везде, кроме регионов с вечной мерзлотой. Неморальный порядок *Quercu-Betuleta*, бореальные *Lathyro-Laricetalia* и *Ledo-Laricetalia*, а также, частично, субарктический порядок *Larici-Betuleta divaricatae* формируются в критических условиях дефицита влаги, главным компенсатором которого в бореальной и субарктической зонах является вечная мерзлота.

Объяснение формирования ряда растительных формаций возможно исключительно благодаря анализу снежных осадков, которые определяют облик растительности в континентальных секторах умеренной и в субокеаническом и океаническом секторах бореальной зон. В первом случае отсутствие или малое количество снега приводит к жесточайшему дефициту влаги в важнейший для ростовых процессов весенний период. В условиях Камчатки, Курильских и Алеутских островов и Хоккайдо мощный снеговой покров задерживается далеко за время установления вегетационных температур, что приводит к сокращению вегетационного периода на 1–3 недели. Вдоль градиента снежных осадков при широком варьировании прочих условий располагаются сообщества *Betula ermanii*, *Alnus fruticosa*, крупнотравья (*Filipendilion*) и специфические приокеанические тундры (Крестов 2004).

Литература

- Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности северной Азии. Континентальные гемибореальные леса: классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
- Крестов П.В. Растительный покров Командорских островов // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 52–74.
- Крестов П.В. Предложения к флористическому районированию северной Азии на основе сравнительного анализа флор на родовом уровне // Комаровские чтения. 2005. Вып. 51. С. 15–56.
- Крестов П.В. Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики: Автореф. дис. ... д.б.н. Владивосток, 2006. 42 с.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Таран А.А. Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 67–90.
- Крестов П.В., Накамура Ю., Верхолат В.П. Синтаксономическое разнообразие лесов из *Picea glehnii* – редких экосистем островного сектора Восточной Азии // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 12–26.

- Синельникова Н.В. Классификация сообществ кустарниковых ив центральной и западной Чукотки (бассейны рек Анадырь, Амгуэма, Омолон) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 50–69.
- Ermakov N., Cherosov M., Gogoleva P. Classification of ultracontinental boreal forests in central Yakutia // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. P. 419–440.
- Ermakov N., Dring J., Rodwell J. Classification of continental hemiboreal forests of North Asia // Braun-Blanquetia. 2000. Vol. 28. P. 1–132.
- Geobotanica Pacifica // <http://www.geopacifica.org>. 1996–2008.
- Krestov P.V. Forest vegetation of the easternmost Russia (Russian Far East) // Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht, London, Paris, New York: Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 93–180.
- Krestov P.V., Ermakov N.B., Osipov S.V., Nakamura Y. A phytosociological study of *Larix cajanderi* and *L. gmelinii* forests of Northeast Asia // Folia Geobotanica. 2008. In Press.
- Krestov P.V., Nakamura Y. A phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // Folia Geobotanica. 2002. Vol. 37. No. 4. P. 441–473.
- Krestov P.V., Song J.-S., Nakamura Y., Verkholat V.P. A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia // Phytocoenologia. 2006. Vol. 36. No. 1. P. 77–150.
- Kucherov I.B., Daniels F.J.A. Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetia squarrosae in Central Chukotka // Phytocoenologia. 2005. Vol. 35. No. 4. P. 1019–1066.
- Nakamura Y., Krestov P.V. Biogeographical diversity of alpine vegetation in the oceanic regions of Northeast Asia // Berichte der R. Tüxen Gesellschaft. 2007. Vol. 19. P. 117–129.
- Qian H., Song J.-S., Krestov P.V., Guo Q., Wu Z., Shen X., Guo X. Large-scale phytogeographical patterns in East Asia in relation to latitudinal and climatic gradients // J. Biogeography. 2003a. 30. P. 129–141.
- Qian H., Krestov P., Fu P.-Y., Wang Q.-L., Song J.-S., Chourmousis C. Phytogeography of Northeast Asia // Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht: Kluwer, 2003b. P. 51–91.
- Rivas-Martínez S., Sánchez-Mata D., Costa M. North American boreal and western temperate forest vegetation // Itinera Geobotanica. 1999. Vol. 12. P. 5–316.
- Thornthwaite C.W. The climates of North America according to a new classification // Geogr. Rev. 1931. Vol. 21. P. 633–655.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.P. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11. P. 739–768.
- Zar J.H. Biostatistical analysis. 2nd ed. New Jersey: Prentice-Hall, Inc, 1974. 620 c.

УЧАСТИЕ НЕКОТОРЫХ СЕВЕРОКАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДОВ *LAMIAM* L. И *STACHYS* L. В СЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РЕГИОНА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Криворотов С.Б.¹, Русских И.В.²

¹Краснодар, Кубанский государственный аграрный университет

²Майкоп, Адыгейский государственный университет

На территории Северо-Западного Кавказа (СЗК) в составе мятликово-лютиковых фитоценозов встречается *Lamium purpureum*. Ценопопуляции этого вида в пределах низкогорного лесного пояса тяготеют к открытым местностям, чаще полянам. Величина среднего проективного покрытия в изученных ценопопуляциях весьма значительна, составляет 57%. Из характеристики обилия по шкале Друде (Soc) следует, что *Lamium purpureum* является важным ценообразователем полевых фитоценозов пояса низкогорных лесов территории СЗК.

Менее распространены и обильны ценопопуляции *Lamium maculatum*, зарегистрированные в составе разнотравно-купеновых лесных фитоценозов из *Alexitoxicon scandens*, *Arum orientale*, *Fragaria vesca*, *Glechoma hederacea*, видов рода *Polygonatum*, *Rubus caesius*. Процент среднего проективного покрытия небольшой (5–6%), а обилие по шкале Друде оценено как Sol-Sp. Фитоценозы, имеющие в своем составе *Lamium maculatum*, приурочены исключительно к лесам, где данный вид яснотки выступает в роли ассектатора.

В составе разнотравных лесных сообществ из *Barbarea stricta*, *Calystegia sepium*, *Elytrigia repens*, *Fragaria vesca*, *Glechoma hederacea*, *Oxalis acetosella*, *Plantago major*, *Poa compressa*, *Ranunculus repens*, *Rumex confertus*, *Taraxacum officinale* п. Каменноостовского (Хаджох) нами отмечена *Lamium album*. В данных фитоценозах *Lamium album* имеет небольшую величину покрытия – 5%, выступает в роли ассектатора (Sol) полевых, лесных растительных сообществ, иногда приуроченных к влажным местообитаниям. Выявлено, что в фитоценозах с участием *Lamium album*, произрастающих во влажных местообитаниях, роль яснотки белой как ассектатора усиливается (окрестности Мостовского и Гиагинского районов).

Установлено, что изученные ценопопуляции растений рода *Lamium* в пределах низкогорного лесного пояса чаще тяготеют к древесно-кустарниковой растительности из *Acer pseudoplatanus*, *Fagus orientalis*,

Fraxinus excelsior, *Quercus robur*, *Thelycrania australis*, реже – к *Alnus incana*, *Crataegus monogyna* и *C. pentagyna*.

Разнотравно-мятликовые фитоценозы из *Achillea biserrata*, *Alexitoxicon scandens*, *Calystegia sepium*, *Glechoma hederacea*, видов рода *Poa*, *Ranunculus repens*, *Tamus communis*, *Viola silvestris* с участием *Stachys sylvatica* занимают пологие склоны различной экспозиции или расположены под пологом леса. Чистец лесной (*Stachys sylvatica*) выступает в данных растительных сообществах в роли ассектатора (Sol), имеет небольшое проективное покрытие – 5%.

На остепненных лугах в пределах низкогорного лесного пояса встречаются растительные сообщества со *Stachys recta*. Несмотря на небольшую величину проективного покрытия – около 3%, данный вид чистеца играет роль содоминанта (Сор₂) в фитоценозах с участием растений семейства сложноцветные (*Achillea millefolium*, *Carduus uncinatus*), злаки (*Briza australis*, *Bromus mollis*, *Poa pratensis*), розоцветные (*Geum rivale*, *Potentilla erecta*), бобовые (*Lotus corniculatus*, *Trifolium strepens*, *Vicia grandiflora*). Растительные сообщества с участием чистеца прямого иногда тяготеют к агроценозам (Кошехабльский район, Адыгея).

Редко *Stachys recta* встречается совместно со *Stachys recta* subsp. *atherocalyx* (Зернов, 2006). В этих случаях немногочисленные ценопопуляции произрастают на сухих остепненных лугах, либо каменистых склонах, приуроченных к рекам и озерам СЗК (р. Курджиц, р. Дах).

В девясилово-злаково-полынно-разнотравных сообществах СЗК произрастает *Stachys germanica*. Занимая экотопы низкогорного лесного пояса до высоты 300 м над ур. м., чистец германский выступает в фитоценозах в роли содоминанта (Сор₁), имеет незначительное проективное покрытие – 2%. Совместно со злаками, *Inula britannica*, *Artemisia vulgaris*, *Stachys germanica* создают благоприятные условия для произрастания на полянах таких видов растений как *Allium rotundum*, *Betonica officinalis*, *Convolvulus arvensis*, *Erigeron annuus*, *Geranium depilatum*, *Leontodon hispidus*, *Plantago major*, *Potentilla erecta*, *Prunella grandiflora*, *Rosa spinosissima*, *Sanguisorba officinalis*.

На сухих холмах и склонах низкогорья СЗК *Stachys germanica* выполняет роль доминанта растительных сообществ (Soc). С повышением высоты над уровнем моря (окрестности ст. Ярославской Краснодарского края, 300 м) увеличивается и процент проективного покрытия чистеца германского – до 10%. Среди зарослей этого вида чистеца распространены *Alcea rosea* и *A. rugosa*, *Convolvulus arvensis*, *Carduus uncinatus*, *Echium vulgare*, *Erigeron annuus*, *Matricaria matricarioides* и *M. recutita*, *Melilotus officinalis*, *Plantago major*, *Salvia deserta*, *Thymus dimorphus*, *Verdascum thapsiforme*.

В злаково-синяково-тимьяновых фитоценозах произрастает *Stachys annua*, играющий роль содоминанта. Данный вид чистеца особенно распространен на сухих остепненных лугах, расположенных вблизи агроценозов.

Наибольшая встречаемость ценопопуляций растений рода *Stachys* наблюдается в пределах древесно-кустарниковой растительности из *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, наименьшая – в составе растительных сообществ с видами рода *Crataegus*, *Fagus orientalis*, *Quercus robur*.

Литература

Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СООБЩЕСТВ И ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗ ЛЕСОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Крылов А.Г.

Воронеж, Воронежская государственная лесотехническая академия

В основе лесного филоценогенеза лежит эволюция наиболее адаптивных экобиоморф в условиях зональных, высотнопоясных или интразональных местообитаний. В результате эволюции растительности возникли эдификаторные и сопутствующие синузии лесов северной Евразии, известные на протяжении всего неогена.

Вехами в истории анализа филоценогенеза лесной растительности являются работы П.Н. Крылова (1898), А.И. Лескова (1943), В.Н. Сукачева (1944), В.Б. Сочавы (1945), А.И. Толмачева (1954), Г.М. Зозулина (1955, 1970).

Из системы типов северной внетропической растительности Сочавы (1964) мы рассматриваем бореальную и неморальную растительность. Выполненный нами эколого-структурный анализ лесных фитоценоморф северной Азии отчетливо показал, что древними, присущими различным регионам эколого-структурными моделями лесной растительности являются бор, темнохвойная тайга, лиственничная тайга, широколиственный лес, дубрава, ивовые и тополевые пойменные леса (Крылов, 1984).

В северной Евразии все хвойные эдификаторы принадлежат 4 родам семейства сосновых (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Larix*), а лиственные эдификаторы представлены родами из семейств буковых, вязовых, липовых, маслиновых, березовых и ивовых (*Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Carpinus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Chosenia*).

В типах бореальных и неморальных лесов большим своеобразием отличаются намеченные Сочавой фратрии формаций, определяемые особенностями регионального флорогенеза и филоценогенеза. Они определяют провинциальную специфику эволюции лесных формаций. Привязке формаций к региональным флорам противостоят последствия широких миграций отдельных лесных формаций на протяжении антропогена. В современных ареалах эдификаторов лесов и видов растений из сопутствующих синузий мы видим реальное отражение такого рода миграций. Палеобореальный ареал *Pinus sylvestris* с глубоким проникновением сосны в высокогорья и среднегорья Кавказа вместе с боровой и южносибирской флорой травяных светлых лесов – наиболее заметное свидетельство сложной истории сосновой формации в неогене. Отдельные острова сосняков сохранились в степных зонах Восточной Европы, Западной Сибири, в Казахском мелкосопочнике, степях Минусинской котловины и Забайкалья.

Не столь широко распространены в Евразии лиственничники с *Larix sibirica*, но следы миграций сибирской лиственницы с ее лесостепной свитой прослеживаются в горах Средней Европы и Южного Урала. Сокращение ареала лиственничников в позднем плейстоцене и голоцене привело к формированию современных дизъюнктивных ареалов у видов трав и кустарников, характерных для горного южносибирского лесостепного комплекса. В полном составе ценофлора формации сибирской лиственницы в современных условиях наблюдается в континентальных районах Центрального Алтая.

Плейстоценовая история расселения березняков с эдификаторной синузией из *Betula pendula* или близких видов белых берез (*Betula platyphylla*, *B. kamtschatica*, *B. mandshurica*, ряда мелких видов в горах Средней и Центральной Азии) показывает возможность широких миграций бореальных лесов по территории не только северной Евразии, но и их глубокое проникновение в горы до субтропических широт. Около 30 бореально-лесных и лесо-луговых видов в Западной Сибири имеют максимальную сопряженность с березой бородавчатой. Их ареалы так же, как и ареалы белых берез, в совокупности дают представление о былом распространении белоберезняков и березово-луговых комплексов.

В умеренных широтах и южных горах Евразии с плиоцен-плейстоценового времени шло формирование травяных бореальных лесов. Темнохвойные формации (ельники и пихтарники в Европе, пихтарники в Сибири и неморальные темнохвойные леса на Дальнем Востоке) имеют крупнопапоротниковые синузии, образованные *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas* и близкими дальневосточными видами щитовника и кочедыжника. Светлые леса (сосняки, березняки, осинники и дубравы) поглотили синузию орляка (*Pteridium aquilinum*). Синузии папоротников в бореальных и неморальных лесах – наследие давно исчезнувших лесных формаций.

Подтаежные евро-сибирские и горные южносибирские ландшафты явились ареной многократных пульсаций региональных ареалов лесов, лугов, луговых степей, горных степей и тундростепей. Поглощение луговых и степных ценофлор лесными формациями послужило одним из главных источников формирования разнотравных, корневищно-злаковых, рыхлодерновинно-осочковых и крупнотравных синузий бореальных евро-сибирских лесов. Сходный синузиальный строй подчиненных ярусов травяных светлохвойных, осиново-березовых и темнохвойных лесов свидетельствует о том, что процессы поглощения и трансформации луговых, лугово-степных и иных травяных ценофлор в разнообразных синузиях лесов были ведущими механизмами ценогенеза травяных лесов с бореальными, а отчасти и неморальными эдификаторами.

При большом параллелизме в наборе доминирующих биоморф травяных и кустарниковых синузий в мелколиственных, светлохвойных и темнохвойных лесах на юге Сибири каждая формация характеризуется своими ценоэлементами. Это было показано анализом сопряженности видов растений из подчиненных синузий с эдификаторами западно-сибирских лесов (Крылов, Речан, 1967). Особенно интересные результаты дали сопоставления ареалов видов, имеющих сходную сопряженность с лесными формациями. Почти все виды, максимально сопряженные с *Larix sibirica*, имеют основной южносибирский ареал и небольшие оторванные части ареалов в горах Средней Европы или на Урале. Нужно также отметить, что при сходных ценологических связях в лесах Сибири ряд бореально-лесных видов существенно отличается по типам ареалов. Большинство видов, максимально сопряженных с березой бородавчатой, имеет обширные непрерывные ареалы в Евразии. Они нередко проникают в горы Кавказа и Средней Азии.

Ценофлоры кустарниковых и травяных сообществ при вытеснении степей, лугов, тундростепей лесами лишь частично поглощались лесными группировками. Примеры относительно легкого вхождения в состав лесных фитоценозов разного типа среди кустарников находим у *Cotoneaster melanocarpa*, *Caragana arborescens*, *C. frutex*, *Lonicera altaica*, *Rosa spinosissima*. Из луговых трав в лесах нередко *Adenophora liliifolia*,

Alfredia cernua, *Saussurea latifolia*, *Pedicularis uncinata*, *Polemonium caeruleum*, *Trisetum sibiricum*, *Helictotrichon pubescens*, *Trollius asiaticus*, *Agrimonia pilosa*, *Serratula wolffii*, *Lilium martagon*, *Cirsium heterophyllum*, *Bupleurum longifolium* и многие другие виды.

Некоторые нелесные виды, произрастая рядом с лесом в лесостепном или лесолуговом комплексах, очень редко встречаются в лесных сообществах или вообще избегают лесной обстановки. На Алтае так ведут себя *Sibiraea altaiensis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Ligularia altaica*, *L. glauca*, обильно растущие рядом с лиственничными лесами. Из европейских луговых растений с широким эколого-ценотическим диапазоном избегает лесные ценозы *Bupleurum falcatum*, хотя нередко обильно встречается на опушках березняков и лесов других формаций.

Неморальный тип растительности и его флористические особенности проанализированы по Восточной Европе в работах Ю.Д. Клеопова (1941, 1990). Маньчжурская фратрия формаций, выделенная и охарактеризованная В.Б. Сочавой (1946), также обстоятельно проанализирована Г.Э. Куренцовой (1973). Общий обзор истории травянистых растений широколиственных лесов СССР дан в монографии Р.А. Карписоновой (1985). Исторические свиты растительности, свойственные лесам лесостепной и степной зон Восточной Европы, выделил и всесторонне охарактеризовал Г.М. Зозулин (1970). По истории неморального типа растительности в северной Евразии с середины палеогена накоплены обширные палеоботанические материалы, позволившие обозначить основные рубежи палеоген-неогена и неоген-антропогена. Показано, что в неогене произошло разобщение неморальных лесов Европы и Азии. На рубеже неогена и антропогена в континентальных районах северной Азии на смену неморальной растительности пришли степи и бореальные леса, в основных чертах сложились особенности сибирской флоры.

Фитогеография антропогена в Сибири многократно и разносторонне охарактеризована в трудах палеоботаников, работавших разными методами и во всех регионах огромной территории Сибири. По Якутии материалы спорово-пыльцевых спектров проанализированы и интерпретированы в работах Р.Е. Гитерман (1960, 1968). История развития растительности внеледниковой зоны Западной Сибири в позднелиниоценовое и четвертичное время обстоятельно рассмотрена и интерпретирована в работах М.П. Гричук и Трудях Института геологии и геофизики (Вып. 92, 1970). Палинологами Института Геологии и геофизики, Всесоюзного геологического института, Новосибирского и Якутского геологических управлений был подготовлен сборник статей «Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным» (1971). В этих работах освещены основные направления развития флоры и растительности с конца палеогена до голоцена включительно. Палеогеографические, палеонтологические и палинологические материалы сопоставлены с новыми данными палеомагнитного изучения кайнозойских осадочных пород, уточняющими датировку основных этапов ботанико-географических преобразований в Сибири.

Разновременные спорово-пыльцевые спектры моховидных, плауновидных, папоротниковообразных, травянистых, полукустарничковых, кустарниковых, древесных голосеменных и цветковых растений с определением в разных группах семейств, родов, секций и некоторых доминирующих видов позволяют интерпретировать ботанико-географические особенности растительного покрова разных периодов и фаз палеогена, неогена и антропогена в различных районах Сибири. Палеоэкологические и ботанико-географические реконструкции даже в пределах господства флор кайнозоя не могут в полной мере опираться на принцип актуализма, поскольку выявленные комплексы часто не имеют ботанико-географические аналоги в современном растительном покрове. Такие комплексы, как «лесостепь с характерным присутствием пыльцы ели, тсуги, сосны, березы и широколиственных пород», «чередование заболоченных участков с еловыми лесами и степью», «лесостепные спектры с элементами перигляциальной флоры», фазы «степной ели» невозможно наблюдать в современной Сибири.

В бореальных евро-сибирских лесах выделяются три древних филогенетических комплекса: боры, темнохвойная тайга и светлохвойная (лиственничная) тайга с моховыми, лишайниковыми, кустарничковыми, папоротниковыми и мелкотравными сопутствующими синузиями.

В умеренных широтах и южносибирских горах с плиоцен-плейстоценового времени шло формирование травяных бореальных лесов. Максимальная сопряженность видов кустарников, кустарничков и трав с лесообразующими породами урало-сибирских лесов свидетельствует о том, что селектоценогенетическое обогащение лесов луговыми и степными элементами флоры давало импульсы для филогенетического развития ценофлор и синузальной структуры лесных формаций. Перестройки формационного соотношения в лесах равнин и гор сопровождалась взаимным обогащением разнотравных и крупнотравных синузий в лесах бореальных и неморальных формаций.

Восточносибирская лиственничная тайга, дальневосточная темнохвойная тайга, каменноберезовые, кедрово-широколиственные леса и дальневосточные дубравы в течение антропогена в большей степени характеризовались автохтонным филогенезом. Тем не менее и в дальневосточных лесных ценофлорах есть следы миграций лесов евро-сибирского бореального комплекса.

Литература

- Волкова В.С. Верхнеплиоценовые и нижнечетвертичные отложения юга Западной Сибири // Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. М.: Наука, 1971. С. 61–93.
- Гитерман Р.Е. Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений юга и востока Сибирской платформы // Тр. ГИН АН СССР. М., 1960. Вып. 31.
- Гитерман Р.Е., Голубева Л.В., Заклинская Е.Д., Коренева Е.В., Матвеева О.В., Скиба Л.А. Основные этапы развития растительности северной Азии в антропогене // Тр. ГИН АН СССР. М., 1968. Вып. 177.
- Гричук М.П. Вопросы изучения истории растительного покрова в Сибири в четвертичное время // Четвертичный период Сибири. М.: Наука, 1966. С. 299–308.
- Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности // Бот. журн.. 1970. Т. 55. № 1.
- История развития растительности внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности в позднелипценовое и четвертичное время // Тр. Ин-та геологии и геофизики. М.: Наука, 1970. Вып. 92. 364 с.
- Карпицкова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. М.: Наука, 1985. 205 с.
- Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. Вып. 1. С. 183–256.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
- Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 182 с.
- Крылов А.Г., Речан С.П. Типы кедровых и лиственных лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 224 с.
- Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения // Научные очерки Томского края. Томск, 1898. 15 с.
- Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
- Лесков А.И. Принципы естественной системы растительных ассоциаций // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 2.
- Сочава В.Б. Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогения // Докл. Акад. наук СССР. 1945. Т. 45. № 1.
- Сочава В.Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Т. 2. С. 283–302.
- Сочава В.Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964. С. 167–173.
- Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5. Вып. 4.
- Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 156 с.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ДИНАМИЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Крышень А.М.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

Взаимоотношения растений в сообществе – один из ключевых вопросов фитоценологии. Как в классической, так и в современной научной литературе имеется достаточно большое количество публикаций о значении и многообразии взаимоотношений ценоэлементов (Сукачев, 1972; Harper, 1977; Василевич, 1983; Работнов, 1996; Ипатов, Кирикова, 2000; Keddy et al., 2002; Grime, 2006 и др.). Не обсуждая специально вопрос разнообразия форм взаимодействия растений (он достаточно хорошо описан различными авторами (см. например Ипатов, 2007), остановлюсь на значимости ценоценологического фактора для динамичных сообществ. Отмечу, что слово «динамичный» в названии доклада имеет тройное значение. Первое указывает на принадлежность рассматриваемых сообществ к изменяющимся (нестатичным, нестационарным) системам. Связанное с первым второе значение указывает на наличие внутренней силы, побуждающей к изменчивости (указание на то, что взаимоотношения растений – это не что иное, как внутренний, ценоценологический фактор изменчивости сообщества). Третье значение слова «динамичный» в данном случае можно и нужно воспринимать как синоним определений «быстрый» и «подвижный» и именно оно указывает на объекты исследований. Динамичные сообщества могут дать исследователю интересный материал по взаимоотношениям растений, т. к. здесь постоянно идет процесс подбора видов, способных к сосуществованию в определенных условиях, и, если процесс протекает достаточно активно, то возможно применение методов, учитывающих не простое взаимное присутствие (как в стабильных ценозах), а сопряженное изменение обилий, что гораздо точнее может указать на механизмы формирования структуры сообщества. В этом случае очень важным становится вопрос четкого определения положения сообщества в пространственно-временных координатах (Крышень, 2007).

Объекты. В докладе представлены результаты исследования двух типов сообществ. Первой группой динамичных объектов были поля лесных питомников, которые характеризуются периодическими разрушениями растительного сообщества: несколько раз за сезон осуществляется частичное или почти полное уничтожение напочвенного покрова с помощью ручных прополок и иногда с применением гербицидов, а раз в 3–4 года – практически полное механическое уничтожение растительного сообщества, сопровождающееся приме-

нением химикатов. Вторая группа объектов – также очень изменчивые во времени сообщества – начальные стадии восстановления леса после сплошной рубки. Здесь идут естественные (без вмешательства человека) или регулируемые (посадка, агротехнические и лесоводственные уходы и т. п.) процессы восстановления сообщества после однократного частичного его разрушения.

Методы. Поскольку в сообществах преобладают не прямые контакты, а взаимодействия через среду, то используя геоботанические методы, мы фактически измеряем не силу воздействия вида А на вид Б, а реакцию вида Б на изменения среды, вызванные присутствием вида А. При этом, если изменения среды природными или антропогенными факторами значительно сильнее тех, которые обусловлены присутствием особей исследуемых видов, то задача определения силы взаимодействия видов геоботаническими методами становится трудноразрешимой. Понять то, как происходит взаимодействие и определить, хотя бы приблизительно, силу взаимодействия видов можно только используя комплекс методов. На всех указанных объектах применялись экспериментальные методы, долговременные наблюдения на постоянных опытных участках и математическая обработка большого количества описаний, которые группировались с учетом основных природных и антропогенных факторов, что позволяло косвенно определить их (факторов) значимость. Для определения силы связи различных видов растений в меняющихся сообществах использовались математические методы, учитывающие количественные показатели обилия (корреляционный и дисперсионный анализы). При исследовании межвидовой сопряженности видов на вырубке использовалась 9-польная таблица, т. е. изменение проективного покрытия (ПП) каждого вида было разбито на три класса: 1) ПП уменьшилось, 2) ПП вида не изменилось и 3) ПП увеличилось.

Результаты. По результатам анализов ассоциированности 18-ти наиболее распространенных на питомнике видов друг с другом для всех описаний, для описаний отдельных полей в отдельные годы и массивов, объединяющих описания по различным признакам (возраст посевов, год наблюдений, содержание микроагрегатов в почве, выращиваемая порода) были выделены четыре группы пар видов. В первую группу вошли 77 пар видов, взаимосвязь которых не была обнаружена данными методами (не получено ни одного достоверного значения коэффициентов для массивов описаний, объединенных по каким-либо признакам). Связано это в большинстве случаев с тем, что виды разделены в пространстве или во времени и, произрастая в одном сообществе, практически не взаимодействуют; в большинстве случаев эти пары сложены видами с очень высоким обилием.

Анализ пар видов с достоверной положительной связью (всего 41 пара), вошедших во вторую группу, показал, что в большинстве случаев ассоциированность видов является следствием схожих требований видов к условиям произрастания или одинаковой реакции на приемы агротехники.

Третья группа пар видов с отрицательной связью самая немногочисленная (8 пар). Если один из видов в паре имеет крупные размеры (*Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Chamaenerion angustifolium*), то отрицательные связи могут объясняться физическим вытеснением им других видов. В других случаях (*Achillea millefolium* – *Senecio vulgaris*, *Agrostis tenuis* – *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens* – *Polygonum lapathifolium*, *Elytrigia repens* – *Spergula arvensis*) взаимодействия носят более сложный характер. Многие пары из этой группы составлены видами, доминирующими на полях с сеянцами различного возраста: *Senecio vulgaris*, *Spergula arvensis*, *Polygonum lapathifolium* – первого года; *Achillea millefolium*, *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens* – второго; *Agrostis tenuis* – третьего. Фактически имеется система видов, доминирование которых разделено во времени. Одной из причин такого разделения могут являться взаимоотношения растений, на что указывают результаты эксперимента, в котором искусственное сдерживание развития малолетних сорняков привело к бурному развитию уже в посевах первого года видов многолетников, доминирующих, как правило, только на второй год (Крышень, 2007).

Четвертую группу пар видов (всего 12) составляют наиболее распространенные в лесных питомниках Карелии виды: *Elytrigia repens* – *Viola arvensis*, *Achillea millefolium* – *Rumex acetosella*, *Achillea millefolium* – *Spergula arvensis*, *Agrostis tenuis* – *Chamaenerion angustifolium*, *Chamaenerion angustifolium* – *Viola arvensis*, *Elytrigia repens* – *Vicia cracca*, *Equisetum arvense* – *Spergula arvensis*, *Linaria vulgaris* – *Senecio vulgaris*, *Senecio vulgaris* – *Spergula arvensis*, *Achillea millefolium* – *Cirsium setosum*, *Chamomilla suaveolens* – *Linaria vulgaris*, *Rumex acetosella* – *Spergula arvensis*. В этих парах нет постоянного «лидера», характер взаимоотношений между видами в этой группе меняется в зависимости от внешних факторов.

Анализ взаимовлияния наиболее распространенных и обильных видов в объединенном массиве данных (описания более 1200 площадок за многие годы на различных участках) показал, что доля вида А в сумме факторов, влияющих на обилие вида В, может быть оценена (условно) как 2–4%. Много это или мало? Поскольку речь идет о взаимодействии только 2-х видов с высоким обилием (а их несколько), то в совокупности значимость внутреннего (ценотического) фактора хоть и меньше, но сравнима с влиянием почвенного и агротехнического факторов, определяющих структуру сообщества сорных растений лесного питомника в среднем на 20–25% (Крышень, 1994).

Таким образом, результаты анализа взаимоотношений видов растений статистическими методами указывают на то, что положительные корреляции в большей степени обусловлены одинаковой реакцией растений на изменение среды, при этом нельзя игнорировать ценотические отношения, которые могут играть определенную роль в формировании структуры сообщества. Взаимоотношения между одинаково хорошо приспособленными к существованию в лесных питомниках видами имеют антагонистический характер или, как правило, результат их взаимодействия зависит от конкретных условий, в т. ч. и от стадии развития сообщества.

Эксперименты, поставленные на полях питомников, подтвердили сложный характер взаимоотношений растений. Было показано, что химические выделения служат не для подавления одного вида другими, а являются носителями информации о состоянии пространства, на которое претендует растение – занято оно или свободно (Крышень, 1996). Информационное взаимодействие, ключевым моментом которого является реакция на то или иное воздействие, особенно важно в меняющейся ситуации.

Одним из способов сравнить конкурентную силу видов является использование фитомеров. На полях питомника идеальными фитомерами являются сеянцы сосны и ели. У этих видов нет выраженных приспособлений для произрастания в сообществах сорных растений (их существование обеспечивается специальной агротехникой) и поэтому они достаточно чувствительны к воздействию сорняков. Оценка зоны влияния отдельно расположенных сорных растений различных видов показала, что состояние сеянцев не определяется размерами близко расположенных сорных растений. Влияние, главным образом, опосредовано – происходит через перераспределение ресурсов среды, изменение микробиологической обстановки и т. п. Так, анализ сохранности и биомассы сеянцев сосны в зависимости от расстояния до корневища пырея показал, что влияние последнего распространяется на 4–6 см, что на порядок превышает диаметр корневища.

Другим принципиально отличающимся от полей питомника растительным сообществом является вырубка. Вырубка – это стадия восстановления лесного сообщества, продолжающаяся от момента рубки древостоя до смыкания крон древесных растений. Основное отличие от питомника заключается в том, что здесь нет периодических разрушений сообщества, а идет его восстановление – направленное изменение. В целом результаты исследований взаимоотношений доминантов злаковых вырубок ельников черничных подтвердили закономерности, выявленные на питомниках. Во-первых, более или менее правдоподобную картину взаимоотношений видов в сообществе можно получить, только применяя комплекс методов. Во-вторых, исследования показали, что характер взаимоотношений видов непостоянен и зависит как от условий биотопа, так и от стадии развития и состава сообщества. К примеру, анализ сопряженного изменения обилий *Calamagrostis arundinacea* и других доминантов напочвенного покрова показал независимое варьирование его обилия и обилий *Agrostis tenuis* и *Avenella flexuosa*. В то же время можно говорить о тенденции его вытеснения *Chamaenerion angustifolium* и древесными породами, что в целом согласуется с данными факторного анализа, но не подтверждается дисперсионным анализом (критерии Фишера и Kruskal-Wallis) и анализом многочисленных описаний, полученных в маршрутных исследованиях. Долговременные наблюдения на пробных площадях и масштабные маршрутные исследования показали, что на рубках независимо от условий формируется олигодоминантное сообщество, состав и соотношение доминантов которого определяется конкретными условиями среды и, что особенно важно, положением сообщества в сукцессионном ряду.

Таким образом, исследования в динамичных сообществах показали, что взаимоотношения видов не имеют постоянного характера: меняется как «знак» взаимодействия (меняется обилие одного вида по отношению к изменению другого), так и чувствительность видов к воздействию друг друга (меняется интенсивность реакции или сила отклика на изменение обилия соседа). Ключевым в динамичных (нестабильных) сообществах является информационное взаимодействие, проявляющееся в реакции одного вида на присутствие в непосредственной близости особей другого вида. В целом же для успешного существования вида в сообществе (наборе сообществ) важно не то, как он реагирует на воздействие другого конкретного вида, а то, какие у него приспособления для совместного существования с определенным набором видов в определенных условиях и каков вклад этого вида (за счет разветвленных связей) в устойчивость и развитие всего сообщества.

Исследования проводились при поддержке РФФИ (02-04-48467, 06-04-48599)

Литература

- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.
 Ипатов В.С. Взаимоотношения растений // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 145–156.
 Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 92–100.

- Крышень А.М. Изучение структуры растительного покрова лесного питомника. Ч. 1. Влияние агротехники, почвенных и погодных условий // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1994. Вып. 2. С. 40–48.
- Крышень А.М. Изучение структуры фитоценоза лесного питомника. Ч. 2. Использование дисперсионного и корреляционного анализов для изучения взаимоотношений сорных растений // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1995. Вып. 1. С. 97–99.
- Крышень А.М. Фитоценологические особенности *Spergula arvensis* (Caryophyllaceae) // Бот. журн. 1996. № 10. С. 45–52.
- Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М., 2006. 264 с.
- Крышень А.М. К вопросу о механизмах устойчивости и развития растительных сообществ // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 157–175.
- Работнов Т.А. Влияние одних растений на другие при совместном произрастании в фитоценозах // Журн. общей биологии. 1996. Т. 57. № 3. С. 376–380.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Л., 1972. Т. 1. 418 с.
- Grime J.P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences // J. Veget. Sc. 2006. Vol. 17. № 2. P. 255–260.
- Harper J. L. Population Biology of Plants. London; NY; San Francisco, 1977. 892 p.
- Keddy P., Nielsen K., Weiher E., Lawton R. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants // J. Veget. Sc. 2002. Vol. 13. № 1. P. 5–16.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ НЕМОРАЛЬНО-БОРЕАЛЬНОГО ЭКОТОНА ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Крюкова М.В.

Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

Экотоны представляют собой переходные, граничные пространства между различными природными, антропогенными системами, средами, зонами, характеризующиеся специфическим составом, структурой, режимами функционирования, механизмами устойчивости и условиями развития. Это и определяет актуальность исследований экотонов с целью познания их места в структуре биогеоценотического покрова планеты, значения в эволюции органического мира, а также как индикаторов состояния природных систем и выявления тенденций их динамики (Walter, Vox, 1976; Коломьш, 1988; Эктоны в биосфере, 1997; Delcourt, Delcourt, 1992 и др.).

Экотон как переходная, дискретная система растительного покрова изучался нами на территории Нижнего Приамурья в пределах зоны контакта Циркумбореальной и Восточноазиатской хвойно-широколиственной ботанико-географических областей. В сочетании со сложной дифференциацией рельефа, климата он определяет сложную иерархию структуры растительного покрова, сферу контакта различных по генезису формаций: берингийской, охотской, маньчжурской, восточносибирской, монголо-даурской и горно-тундровой, – представленных на сравнительно небольшом пространстве (Сочава, 1980).

Зональное значение в Нижнем Приамурье имеет лесной комплекс видов, так как леса являются преобладающими как по занимаемой площади, так и полному соответствию их современным климатическим условиям. Он включает 996 видов сосудистых растений, что составляет 57,5% от индигенной флоры региона (Крюкова, 2003). Распределение видов растений лесного комплекса зависит от многих факторов и в пределах Нижнего Приамурья имеет специфические черты, нигде в других частях Евразии так отчетливо не повторяющиеся. Эта специфика выражается в сочетании зональности с высотной поясностью, которая представлена амурским вариантов (Сочава, 1980). Горные системы, имеющие преимущественно субширотное направление, смещают пояса и подпояса растительного покрова, которые продолжаются к югу широкими полосами, вытянутыми вдоль осевых линий хребтов (Колесников, 1955). Эти условия способствуют развитию на горных и равнинных водоразделах и на склонах бореальных, северных типов растительного покрова – темнохвойных и светлохвойных лесов, представленных в видовом разнообразии берингийского, охотского и восточносибирского флороценогенетических комплексов. Они отесняют к югу теплолюбивые формации неморальных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов маньчжурского флороценогенетического комплекса.

Область распространения формаций хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, представляющих северный вариант растительного покрова Восточноазиатской области, на территории Нижнего Приамурья расположена в наиболее теплых районах Муссонной лесной климатической области. Естественным рубежом, ограничивающим их распространение, является долина р. Амур в пределах 51–52° с. ш. и 134–137° в. д. Видовое разнообразие хвойно-широколиственных и широколиственных лесов составляет 693 таксона. Они содержат наивысшие по численности показатели видового разнообразия в локальных и конкретных флорах (от 120 до 270 таксонов). Разнообразие экологических, экотопических условий определяет разнообразие маньчжурских флороценогенетических комплексов, объединяющих комплекс горных и предгорных хвойно-широколи-

венных мезофильных лесов, комплекс хвойно-широколиственных и широколиственных мезогигрофильных лесов днищ речных долин, пологих шлейфов склонов и древних речных террас, комплекс дубовых ксерофильных лесов аллювиальных высоких надпойменных террас и золовых гряд (релок), комплекс прирусловых, ивовых, ивово-тополевых мезогигрофильных лесов, сочетающихся с кустарниково-луговыми формациями поймы р. Амур. Основу этих флороценогенетических комплексов составляют растения амурской и амуро-японской ареалогической группы (181 таксон), которые представляют собой автохтонный элемент флоры региона. Это виды растений отдела *Polypodiophyta* (*Athyriaceae*, *Dryopteridaceae*, *Hemionitodaceae*, *Osmundaceae*), семейств *Asteraceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*, *Poaceae*, *Apiaceae*.

Формирование предковых форм этих формаций в регионе началось со второй половины мелового периода и максимального расцвета они достигли в период оптимальной климатической эпохи на северо-востоке Азии в конце раннего – начале среднего эоцена (Васильев, 1958; Ахметьев, 1977; Буданцев, 1999), когда в состав флоры тургайских широколиственных арктотретичных лесов внедрилось большое число растений из более южных областей, что привело к развитию необыкновенной для высоких широт, богатой и разнообразной по составу палеофлоры со значительным участием теплоумеренных и субтропических растений. Последующее становления флоры широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в четвертичный период происходило в условиях сложных и значительных дислокаций рельефа и изменения конфигурации материка с опусканием и поднятием суши, колебаниями уровня моря, неоднократными охлаждениями и потеплениями климата, широким распространением к югу многолетней мерзлоты на равнинах и оледенения горных систем, усилением фактора континентальности. Это способствовало изменению границ и роли в растительном покрове хвойно-широколиственных, широколиственных, темнохвойных и светлохвойных формаций, сокращению ареалов теплолюбивых видов растений, часть из которых сохранились в незначительных по площади рефугиумах в пределах южной части долины р. Амур. Основной массив реликтовых видов, которые объединяют более половины таксонов лесного комплекса, растет в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Северного Сихотэ-Алиня: *Coniogramme intermedia*, *Lunathyrium pterorachis*, *Phyllitis japonica*, *Panax ginseng*, *Ampelopsis brevipedunculata*.

Большая часть этих видов сосредоточена в южной части долины р. Амур и только небольшое число представителей неморальной флоры приспособилось к существованию в субокеаническом секторе бассейна Нижнего Амура: *Taxus cuspidata*, *Schisandra chinensis*, *Vitis amurensis*, *Oreorchis patens*, *Caulophyllum robustum*. Островные хребты левобережья этой реки (Вандан, Джаки-Унахта-Якбыяна) и юго-восточные отроги Буреинского нагорья сохраняют в составе неморальных формаций реликтовую флору, но уже в сильно обедненном варианте.

В составе растительного покрова южной, равнинной части долины р. Амур незначительное участие принимают представители монголо-даурской флоры, которые, находясь здесь на восточной границе распространения, вне зоны экологического оптимума не формируют самостоятельных формаций, а входят в состав ксерофильных растительных группировок скал и каменистых осыпей, сухих разнотравных лугов, дубовых лесов аллювиальных высоких надпойменных террас и золовых гряд: *Cynoctonum purpureum*, *Ixeridium gramineum*, *Leontopodium leontopodioides*, *Carex nanella*, *Dictamnus dasycarpus*. Всего в составе лесных формаций эта группа представлена 68 таксонами, основная часть ареала которых связана с лесостепной зоной Сибири и Дальнего Востока.

Автохтонный элемент флоры Циркумбореальной области представляют флороценогенетические комплексы субальпийских (высокогорных) стелющихся лесов из кедрового стланика крутых и пологих склонов, плато водоразделов, субальпийских (высокогорных) мезогигрофильных каменноберезовых лесов крутых и пологих склонов, седловин, тальвегов ручьев берингийской флоры, горных и предгорных темнохвойных мезофильных лесов и темнохвойных мезогигрофильных лесов днищ речных долин, древних речных и приозерных террас, пологих шлейфов гор охотской флоры. Эти формации не отличаются высоким разнообразием видового состава. В субальпийских (высокогорных) стелющихся лесах из кедрового стланика отмечено 25 видов сосудистых растений, в каменноберезовых лесах – 57. Это представители семейств *Asteraceae*, *Ericaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*. Более разнообразны по видовому составу формации темнохвойных лесов – 213 таксонов. Это представители семейств *Asteraceae*, *Ranunculaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*. Около 35% видов растений этих формаций характеризуются обширным ареалом, охватывающим бореальную зону Европы, Азии, Северной Америки: *Maianthemum bifolium*, *Chamaepericlymenum canadense*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Goodyera repens*. Широкий ареал этих видов растений свидетельствует о значительном периоде формирования темнохвойных лесов, о былом широком распространении на континентах Северного полушария. Однако, по мере возрастания похолодания в плейстоцене, этот комплекс, как и формация темнохвойных лесов, был смещен значительно южнее.

Автохтонное ядро составляют виды с дальневосточным, охотско-японским, охотско-амурским типами ареала: *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, *Ostericum maximowiczii*, *Artemisia maximovicziana*, *Saussurea triangulata*, – всего 142 таксона. В южной части Нижнего Приамурья, в зонах контакта с хвойно-широколи-

венными и широколиственными лесами видовое разнообразие темнохвойных формаций увеличивается за счет обогащения неморальными элементами древесных ярусов, подлеска, травяного покрова: *Pinus korajensis*, *Betula costata*, *Eleutherococcus senticosus*, *Corylus mandshurica*, *Carex camphylorhina*, *Dryopteris crassirhizoma*. Неморальные темнохвойные формации с примесью кедра и широколиственных пород встречаются в нижней полосе горных склонов до высоты 400 м над ур. м. В верхней части они занимают горные склоны, осуществляя высотный и экологический переход от широколиственно-кедровых лесов к мшистым ельникам охотского комплекса; в нижней части этой полосы они приурочены к шлейфам склоном, террасам и незаливаемым участкам современной поймы, отграничивая кедровники склонов от мшистых и заболоченных темнохвойных лесов пониженных частей рельефа. Флороценогенетические комплексы берингийского и охотского типа представляют собой древний, реликтовый элемент, формирование и развитие которого на востоке Азии шло одновременно с формациями хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, начиная с третичного периода (Васильев, 1958; Толмачев, 1954).

Относительно молодым образованием во флоре региона являются флороценогенетические комплексы субальпийских (высокогорных) криофильных, гигромезофильных стелющихся лесов из ольховника пологих склонов, поверхностей водоразделов, тальвегов ручьев, гигромезофильных лиственничных редколесий и лесов крутых склонов, заболоченных плато и плоских водоразделов среднегорий и низкогорий, мезофильных лиственничных лесов и редколесий древних речных террас и плоских междуречий, гигрофильных лиственничных ерничково-сфагновых, олиготрофно-кустарничковых, кустарниковых, осоково-сфагновых заболоченных лесов и редколесий пойменных террас и морских побережий, прирусловых, ивовых, ивово-тополево-лиственничных мезогигрофильных лесов, сочетающихся с лугово-кустарниковыми формациями надпойменных и высоких речных долин, гигрофильных прирусловых ольховых лесов днищ речных долин восточносибирской флоры. Они объединяют 237 видов сосудистых растений. Сведения по видовому разнообразию лесных формаций восточносибирских флорогенетических комплексов неоднородны, что связано с крайними условиями, в которых они существуют. Наиболее бедна флора лиственничников заболоченного ряда, марей и подгольцовых редин, насчитывающая 40–50 видов растений. Это представители семейств *Cyperaceae*, *Ericaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, характеризующиеся преимущественно восточносибирско-дальневосточным, восточносибирско-амурским, азиатским типами ареала. Формации лиственничников брусничных, вейниково-разнотравных, приуроченных к средним и нижним частям склонов гор и предгорий, склонам террас содержат в 1,5–2 раза больше видов сосудистых растений.

Таким образом, разнообразие флористических комплексов, их пограничное положение в растительном покрове неморально-бореального экотона, богатство флоры реликтовыми видами растений, а также таксонами, находящимися здесь на пределах своего распространения, делает территорию Нижнего Приамурья уникальным объектом исследований и одним из ключевых участков с точки зрения сохранения генофонда растительного мира Восточной Азии. Усиление хозяйственного освоения территории способствует все большей фрагментации ареалов, раздроблению популяций реликтовых растений, что приводит к еще большей экотонизации природных экосистем и возникновению экологических кризисных ситуаций. Число редких таксонов Нижнего Приамурья – 206 видов, что составляет 11,9% флоры региона, из них 166 включены в Красную книгу Хабаровского края (Постановление..., 2006).

Литература

- Ахметьев Н.П. Палеогеография Нижнего Приамурья. М.: Наука, 1977. 110 с.
 Буданцев Л.Ю. Реконструкция кайнозойских климатов на востоке Северной Азии по палеоботаническим данным // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 36–45.
 Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Наука, 1958. Вып. III. С. 361–457.
 Колесников Б.П. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, 1955. 141 с.
 Коломыц Э.Г. Экотон – как объект физико-географических исследований // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1988. № 5. С. 24–36.
 Крюкова М.В. Флора бассейна Нижнего Амура // «Ботанические исследования в азиатской России»: Мат-лы XI съезда Русского ботанического общества (18–22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул). Барнаул: Изд-во «АзБука», 2003. Т. 1. С. 355–356.
 Постановление Правительства Хабаровского края «Об утверждении перечней объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Хабаровского края» № 163-пр от 27.10.2006 г.
 Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 254 с.
 Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.
 Экотоны в биосфере / под ред. В.С. Залетаева. М.: РАСХН, 1997. 329 с.
 Delcourt P.A., Delcourt H.R. Ecotone dynamics in space and time // Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Landscape Flows. Ecol. Stud., 1992. Vol. 92. P. 19–54.
 Walter H., Box E. Global classification of natural terrestrial ecosystem // Vegetatio. 1976. № 2. P. 75–81.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Куваев В.Б.

Москва, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

К истории вопроса

Родоначальником исследований высотного распределения растений (далее – ВРР) может считаться А. Гумбольдт (Humboldt, 1817; Гумбольдт, 1936), впервые применивший инструментальную оценку ВРР в поездке по Ю. Америке при восхождении на г. Чимборазо в 1802 г. Одной из наиболее важных работ по ВРР после этого явилась монография В. Kotula (1891) по исследованиям в Татрах. В том же году издана работа G. Radde по Кавказу. Весомый вклад в изучение ВРР в Скандинавской Лапландии внес Е. Du Rietz (1925). Глобальные работы опубликовал в середине XX в. австрийский географ С. Troll (1941, 1961). Очень важны исследования польских и чехословацких ботаников по Бескидам и др. горам (Piekos', 1968; Slavik, 1983; Mirek, 1989); среди них выделяется монография J. Bogysiak (1984). У нас основополагающая по ВРР работа выполнена в предвоенный период И.Г. Серебряковым (1945) по Заилийскому Алатау. Более подробно здесь освещаются работы по Северу с моим участием, как более мне известные и последовательные. Они начаты под руководством И.Г. Серебрякова в 1946 г. в Хибины (Серебряков, Куваев, 1951/1952); затем проводились мной на Приполярном Урале, в Пutorане, Верхоянском и Колымском хр., на В. Камчатке. Заключение этого цикла – исследование гор области Тромсё в С. Норвегии в 1995 г. (Куваев, 1999).

Материалы

За 1946–1995 гг. проложено 3 мегапрофиля: долготный и 2 меридиональных – уральский и приенисейский. Долготный профиль включает 130 конкретных профилей и 973 полных описания (Куваев, 2006), уральский (Южный – Полярный Урал), за вычетом Приполярного Урала – 44 конкретных профиля, 310 описаний, приенисейский (З. Саян – Бырранга), за вычетом Пutorаны – 40 профилей, 469 описаний. Итого в 3 мегапрофилях: 214 конкретных профилей, 1966 полных описаний. Таким образом, горные системы России охвачены более или менее репрезентативно, исключая Кавказ и Д. Восток (по Кавказу – описания вне профилей; для Д. Востока профилей по Колымскому хр. и В. Камчатке недостаточно).

Методика

Первоначально считалось, что ВРР зависит только от высоты н. у. м. В дальнейшем установлены важность влияния фитоценотической среды, генетической основы видов, связанной с их принадлежностью к определенным геоэлементам (по зонам) и типам ареалов (по долготным секторам), а также типов горных систем. Под типами подразумеваются: континентальный («нормальный»), горно-озерный с обширными озерами в экзарационно-ледниковых (Хибины) и тектонических впадинах (Пutorана) и приокеанический. Эти положения использовались как основа в наших работах. Конкретные профили прокладывались от оснований склонов (или от речных долин) до вершин. Геоботанические описания проводились на площадках 100 м²; в условиях Субарктики – с интервалом через 100 м н. у. м. В камеральный период составлялись сводные таблицы, а по ним – графики ВРР на протяжении всего профиля.

Результаты

Выявлено, что все виды в зависимости от факторов, указанных в Методике, распределяются по высотно-ценотическим группам (далее – ВЦГ). Основных групп на профиле северного и умеренного поясов Евразии в горах континентального типа – 8:

- I ВЦГ – растения (далее – р.) подпояса горной тайги;
- II « – р. лесного пояса;
- III « – р. лесного пояса с захождениями в высокогорья;
- IV « – р. высотные убиквисты;
- V « – р. верхнего предела древесной растительности;
- VI « – р. тундрового пояса с захождениями в монтанный;
- VII « – р. тундрового пояса;
- VIII « – р. гольцовых пустынь.

В горах с экссессивно-континентальным климатом (Верхоянье) развивается горно-степной пояс.

В горно-озерном типе выхолаживающее действие температурных инверсий обуславливает наличие безлесного пояса в приозерьях. В нем обильны холодостойкие сосудистые растения – арктические и арктоальпийские психрофиты, мохообразные и, в меньшей степени – лишайники. Другая специфическая группа образована видами, представленными как в приозерьях, так и в тундровом поясе.

В приокеаническом типе гор сильно выражена ВЦГ прибрежных растений (как в горно-озерном типе) и существует (особенно на Д. Востоке) ВЦГ р., выклинивающихся в средней части склонов. На Камчатке и, отчасти, на Колымском хр., она обусловлена мощной конкуренцией ольховниково-кедровникового пояса, включающего произрастание здесь видов, растущих ниже и выше названного пояса. Виды, способные сосуществовать с этими крупными кустарниками, образуют особую ВЦГ подгольцового высокотравья («камчатское высокотравье»). На западном фланге материка эти особенности выражены слабее.

Исследование зависимости ВРР от экспозиции склонов дало несколько неожиданные результаты. Ее влияние в условиях равнин изучалось Н.А. Бушем (1917(1918)) и В.В. Алехиным (1926, 1936, и др.). Установлено, что на пределе ареала южные виды сосредоточиваются на южных склонах, северные – на северных (правило предварения Алехина). В горах (в частности Приполярного Урала) в лесном поясе с господством бореальных и гипарктобореальных видов в 1-й группе – р., избегающих северных склонов – 109 видов, во 2-й – с умеренной встречаемостью на северных склонах – 47, в 3-й – предпочитающих северные склоны – 9. Это в основном согласуется с правилом предварения. Но в высокогорьях, где господствуют холодостойкие арктические и арктоальпийские виды, в 5-й группе – р. избегающих северных склонов – 60 видов, в 6-й – р. с умеренной встречаемостью на северных склонах – 4, а в 7-й – р., предпочитающих северные склоны, где по правилу их должно быть большинство, – их всего 6. Это резко расходится с правилом предварения в условиях равнин. Но суть не в том, на какой именно экспозиции сосредоточиваются бореальные и арктические виды, а в том, что их размещение определяет именно э к с п о з и ц и я. Конкретное же выражение ее действия может варьировать в зависимости от широты, высоты местности и т.д. Амплитуда действия экспозиции оказывается шире, чем предусмотрено правилом предварения, которое также нуждается в уточнении. Исходя из этого, следовало бы выработать новую формулировку, придав правилу статус з а к о н а п р е д в а р е н и я Алехина-Буша.

Исследования ВРР вынуждают принять положение, высказывавшееся в отечественной ботанике ранее, но особенно отчетливо сформулированное С. Troll (1941, 1961, и др.): ареал вида – не площадь, а трехмерное пространство («Areal in dreidimensionaler Sicht»). Если это пространство трехмерно, возникает вопрос о форме его сечения. Наше рассмотрение показало, что сечения ареалов подчиняются определенным закономерностям, но эти сечения очень вариабельны. Более единообразны меридиональные сечения, в северном полушарии чаще имеющие форму вытянутого параллелограмма с восходящим южным углом и нисходящим северным. Однако северная окраина ареала чаще не нисходит к равнинам, как предполагалось ранее (Куваев, 1952, и др.), а приподнята к верхнему пределу древесных растений с его особенно благоприятными обитаниями. В истолковании формы долготного сечения обилие материала пока не помогает в решении вопроса о причинах именно данной его формы, а препятствует ему – зависимость слишком многофакторна. Логическое объяснение возможно, напр., в отношении *Carex sabyriensis* Less. ex Kunth (подгруппа II.2 – центрально-континентальная = сибирская). Но хотя бы предположительное истолкование формы долготного сечения, напр., у *Equisetum arvense* L. (повторяющейся и у ряда др. видов), пока не может быть предложено.

Систематическую дифференциацию таксонов с возрастанием широты и высоты местности, вероятно, можно считать установленной. На севере наиболее распространенным представляется пантопное формообразование (в отличие от моно- и политопного), в обосновании которого особенно важен вклад И.К. Пачоского (1910, 1925) и Л.С. Берга (1922, 1977). На севере это – преобразование исходного таксона в новый при его продвижении на более значительные широты и высоты. Оно происходит на всем ареале или на значительной его части и направленность его у данного вида обычно всюду одинакова. Нами этому посвящена особая публикация (Куваев, 2000).

П р а к т и ч е с к и высотные исследования значимы прежде всего в заготовках лекарственных и др. полезных растений. Так, используемый в медицине алкалоид эфедрин накапливается в эфедре горной *Ephedra equisetina* Vge. в интервале высот 1600–2000 м н. у. м. в среднем в сумме 0,46% от сухого веса сырья, 2000–2300 – 0,66%, 2300–3050 – 0,37%. Таким образом, наиболее выгодна заготовка сырья эфедры горной на высотах 2000–2300 м: меньше затраты и уничтожение вида для получения требуемого количества эфедрина. Но особенно большое значение могут иметь высотные данные для спасения редких и исчезающих видов горной флоры. Для их репатриации и размножения прежде всего необходимо знать высотные пределы и уровень их максимума высотной приуроченности. Мною подобраны такие высотные данные для угрожаемых видов по Полярно-альпийскому бот. саду-институту, Природному парку Югыд-Ва, Путоранскому, проектировавшемуся Верхоянскому, Магаданскому и Кроноцкому заповедникам. Эти данные представлены в нашей монографии (Куваев, 2006).

Изложенный материал опубликован более чем в 50 работах, включая 3 монографии (основное суммировано в монографии 2006 г.).

Исследования горной биоты у нас, в общем, пока отстают. Позитивное изменение этой ситуации невозможно без улучшения физической подготовки в вузах и в частности – получения студентами начальной альпинистской подготовки; крайне важно также материально-техническое обеспечение горных экспедиций. Но основное – создание кадров ботаников – энтузиастов горных исследований.

Литература

- Алехин В.В. Современное состояние вопроса о классификации русских степей // Дневн. Всесоюзн. Съезда ботаников. М., 1926. С. 23–24.
- Алехин В.В. Растительность СССР в ее основных зонах // Основы ботанической географии. М.-Л., 1936. С. 306–394.
- Берг Л.С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. 1922. VIII + 306 с.
- Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1977. Л. С. 95–311.
- Буш Н.А. Главнейшие термины флористической фитогеографии // ЖРБО. 1917 (1918). Т. 2. С. 19–21.
- Гумбольдт А. Идеи о географии растений // География растений. М.-Л., 1936. С. 51–74.
- Куваев В.Б. Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. н. М., 1952. 15 с.
- Куваев В.Б. Высотное распределение сосудистых растений в северной Норвегии // Бот. журн. 1999. Т. 24. № 9. С. 82–100.
- Куваев В.Б. Особенности формообразования у растений в субарктических горах и арктической зоне // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 5. С. 53–59.
- Куваев В.Б. Динамика высотного распределения растений и трехмерность пространства ареала // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 3. С. 35–43.
- Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 568 с.
- Куваев В.Б. Данные к сосудистой флоре Полярного Урала и ее высотному распределению. В печати.
- Пачоский И.К. Основные черты развития флоры юго-западной России. Херсон, 1910. 430 с.
- Пачоский И.К. Ареал и его происхождение // ЖРБО. 1925. Т. 10. С. 135–138.
- Серебряков И.Г. Анализ высотного распределения растений горных ельников Заилийского Алатау // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 50. Вып. 5–6. С. 126–137.
- Серебряков И.Г., Куваев В.Б. Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. Тр. каф. ботаники. 1951/1952. Т. 19. Вып. 1. С. 49–74.
- Borysiak J. Skale i liczby ecologiczne ros'lin naczyniowych pieter reglowych masywu Babiej go'ry. Poznan. 1984. 149 p.
- Du Rietz G. E. Studien über die Höhengrenzen der hochalpinen Gefäßpflanzen im nördlichen Lappland // Veröffentl. Geobot. Inst. Rubel. Zürich. 1925. Hf. 3. S. 67–86.
- Humboldt A. De distributione geographica plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium // Prolegomena. Lutetiae Parisiorum et Lübeck. 1817. 190 p.
- Kotula B. Rosmieszczenie ros'lin naczyniowych w Tatrach // Wyd. Mat.-Przyr. AU. Krakow. 1891. 1. P. 26–44 (495 p.).
- Mirek Z. Zasiegi wysokos'ciowe ros'lin naczyniowych w Karpatach i ich klasyfikacja // Wiadom. Botan. 1989. Vol. 33. № 2. P. 57–64.
- Piekos' H. Rosmieszczenie ros'lin regla dolnego i gornego na Samiej Skale, Krokwi i Zysankach w Tatrach // Fragm. flor. et geobot. 1968. Vol. 14. № 3. P. 317–393.
- Radde G. On the verticale range alpine plants in the Caucasus // Linn. J. Bot. 1891. Vol. 28. P. 255–288.
- Slavik B. Vys'kova' minima a maxima v rozs'ireni druhu ce'vnaty'ch rostlin ČSR. 1 // Zpr. Cs. bot. Spolec. 1983. Vol. 18. № 2. P. 89–98.
- Troll C. Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. Bonn. 1941. S. 49–96.
- Troll C. Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht // Naturwissensch. 1961. Jg. 48. Hf. 9. S. 332–348.

СУДЬБА ОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *HOLCUS LANATUS* L.

Кузнецов Л.А.

Санкт-Петербург, Ленинградский областной институт развития образования

Средиземноморско-европейский злак *Holcus lanatus* в Ленинградской области имеет северо-западную границу ареала и обычно рассматривается как вид, встречающийся довольно редко («Флора...», 1955; Цвелев, 2000; Аверьянов и др., 2006). Он явно может быть отнесен к категории уязвимых, хотя и не включен в «Красную книгу Ленинградской области» (2000). Для уязвимых видов необходим контроль популяций, что осуществляется по разным причинам достаточно редко, и достаточно часто его отсутствие приводит к исчезновению многих популяций. Сосредоточим свое внимание на популяции *Holcus lanatus*, существовавшей в течение нескольких десятков лет в районе 12 км шоссе Толмачево – Красные Горы (Лужский район). Луга, на которых встречается *Holcus lanatus*, возникли не позже тридцатых годов XX века на месте вырубленного леса на второй надпойменной террасе р. Луга и постоянно использовались в качестве сенокосов. Сенокосение стало нерегулярным в послевоенное время, а к концу пятидесятых годов и вовсе прекратилось. С 1965 по 1995 гг. нами проводились периодические наблюдения за популяциями бухарника шерстистого. В наблюдениях последних лет принимала участие Ирина Егорова. Уже в начале наблюдений были выделены его возрастные группы. Приводим их описание.

Прегенеративный период.

1. *Проросток* (р). Растение не более 3 см, сохраняющее связь с зерновкой. На начальной стадии сохраняется колеориза, отмирающая после появления первого листа.

2. *Ювенильное растение* (j). Высота до 5 см с двумя-четырьмя листьями, по форме иными, чем у взрослого растения. Первые листья сохраняются, а колеориза отмирает, теряется связь с зерновкой. Ветвление побега отсутствует.

3. *Имматурное растение* (im). Высота до 7 см. Листья узкие, корневая система полувзрослого типа. Первые листья отмирают. Развита придаточная корневая система.

4. *Виргинильное растение* (v). Растение взрослого типа до 15 см высотой. Листья линейно-ланцетовидные. Начинается кущение. Хорошо развита корневая система. Генеративных побегов нет.

Генеративный период.

5. *Молодое генеративное растение* (g₁). Молодые побеги и корни преобладают над отмирающими. Сформирован первый генеративный побег, чаще их 1–5, высотой до 20–45 см.

6. *Средневозрастно-генеративное растение* (g₂). Генеративных побегов от 1 до 11, высотой 15–35 см. Процессы новообразования и отмирания побегов уравновешены.

7. *Старое генеративное растение* (g₃). Нарастает масса отмерших побегов, хотя сохраняются генеративные побеги.

Постгенеративный период.

8. *Субсенильное растение* (ss). Генеративных побегов нет, отмершие части резко преобладают. Могут появляться листья переходного (имматурного) типа. Дернина сохраняет целостность.

9. *Сенильное растение* (s). Дернина распадается, живых вегетативных побегов мало.

Распространение бухарника было ограничено небольшой территорией. Описанные нами фитоценозы приурочены к тыловому шву второй надпойменной террасы. Здесь в условиях интенсивного высачивания грунтовых вод возникают «висячие болотца» с участками ассоциаций *Eriophorum polystachyum* L., *Scirpus silvaticus* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. Именно над ними в условиях болотно-лугового увлажнения располагаются асс. *Holcus lanatus* + *Carex muricata* L. + *Sphagnum warnstorffii* Russ. и асс. *H. l.* + *Carex nigra* (L.) Reichard, а также асс. *Alchemilla* sp. + *H. l.* Обилие бухарника здесь сор³ – сор¹, в других – сол – сп.

1. **Асс. *Holcus lanatus* + *Carex nigra*** занимает небольшое болотце, примыкающее к кустам черной ольхи. Наиболее обильны бухарник (сор³) и осока черная (сор¹), *Briza media* L. (сор¹), *Geum rivale* L. (сор¹), *Centaurea jacea* L. (sp.), *Carex muricata* L. (sp), *Veronica chamaedrys* L. (sp). Встречаются *Hypericum perforatum* L. (sol), *Stellaria palustris* Retz. (sol), *Eriophorum vaginatum* L. (sol), *Poa pratensis* L. (sol), *Cirsium palustre* (L.) Scop. (sol), *Rumex acetosella* L. (sol), *Anthoxanthum odoratum* L. (sol), *Trollius europaeus* L. (sol), *Carex vesicaria* L. (sol), *Leucanthemum vulgare* Lam. (sol), *Trifolium repens* L. (sol) и др.

Общее проективное покрытие – 95%. Густой покров образуют мхи (80%) – *Sphagnum warnstorffii* Russ., *Aulacomium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst.

2. **Асс. *Holcus lanatus* + *Carex muricata* + *Sphagnum warnstorffii*** связана с наиболее влажными участками – «висячими болотцами». Грунтовые воды на глубине 30 см. Господствуют бухарник (сор³), сфагнум (сор³), пр. покр. 90%. На пробной площади зарегистрировано 44 вида, среди которых *Briza media* (sp), *Potentilla erecta* (L.) Hampe (sp), *Geum rivale* (sp), *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill (sp), *Hypericum perforatum* (sp), *Ranunculus acer* L. (sp), *Equisetum pratense* Ehrh. (sp), *Succiza pratensis* Moenh (sol), *Leucanthemum vulgare* (sol), *Polygala amarella* Crantz (sol), *Centaurea jacea* (sol), *Juncus conglomeratus* L. (sol), *Carex leporina* L. (sol), *C. pallescens* L. (sol), *C. nigra* (sol), *C. vulpina* L. (sol), *C. flava* L. (sol), *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. (sol), *Cerastium caespitosum* Gilib (sol), *Inula britannica* L. (sol), *Vaccinium vitis-idaea* L. (un), *Viola palustris* L. (sol), *Campanula patula* L. (sol), *Parnassia palustris* L. (sol), *Listera ovata* (L.) R. Br. (sol), *Melica nutans* L. (sol) и др. Общее проективное покрытие – 95%. Встречены варианты этой ассоциации со значительным участием душистого колоска и *Polytrichum commune* Hedw., а с другой стороны – пушицы многоколосковой и *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. Они приурочены к менее влажным участкам и постепенно сменяются фитоценозами с господством *Helictotrichon pubescens* (Huds) Pilger.

3. **Асс. *Alchemilla* sp.+ *Holcus lanatus*** с общим проективным покрытием 110% и флорой численностью 46 видов. Бухарник имеет обилие сор¹ и проективное покрытие 5%. Наиболее обильна манжетка (сор²), *Briza media* (sp), *Centaurea jacea* (сор¹), *Polygala amarella* (sp), *Rhinanthus major* L. (sp), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (sp), *Trifolium strepens* Cranz (sp), *Nardus stricta* L. (sp gr.), *Vicia cracca* L. (sp), *Potentilla erecta* (сор¹), *Rumex acetosella* (сор¹), *Climacium dendroides* (L.) Web. et Mohr.

В качестве малообильного (sol) бухарник зарегистрирован в 4. **Асс. *Briza media* + *Alchemilla* sp.** и в 5. **Асс. *Deschampsia caespitosa* + *Scirpus silvaticus*.**

Снижение обилия связано со смещением бухарника в сторону местообитания со свежо-луговым или влажно-луговым увлажнением. Состав ценопопуляции уже названных видов свидетельствует об их полночисленности (Таб.: 1–3) и нормальном характере. Нормальными являются популяции в трясуновом и щучковом

фитоценозах, но они становятся неполночленными (Таб.: 4–5). В течение нескольких лет существенных изменений в популяциях не отмечалось. Однако уже в начале наших наблюдений было отмечено зарастание лугов лесом – появилось возобновление клейкой ольхи и березы. К началу восьмидесятых годов на месте лугов возник молодой смешанный лес с участием *Picea abies* (L.) Karst., *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth., *Betula* sp., *Pinus sylvestris* L. Это привело к коренной перестройке фитоценозов, а к началу 80-х годов к исчезновению ценопопуляций *Holcus lanatus*.

Механизм изменения возрастного состава ценопопуляций достаточно однотипен. Сначала популяции сохраняли в своем составе генеративные плодоносящие особи, но появившиеся прегенеративные растения погибали, не переходя в следующую группу. Постепенно под воздействием подавляющих факторов угнетались и исчезали генеративные растения. В таких случаях постгенеративная группа даже не была выражена.

Поиски особей бухарника не давали результата, пока в середине 80-х годов единичные генеративные особи не были встречены по обочине дороги, проходившей по надпойменной террасе, занятой зеленомошным сосняком. Другие возрастные состояния бухарника не были встречены. Наконец, в начале девяностых годов небольшие участки популяции *Holcus lanatus* были обнаружены на противоположной стороне шоссе, пересекавшего лесную дорогу. Они располагались узкой полосой по обочине шоссе – опушке сосняка зеленомошно-черничного в условиях сухо-лугового увлажнения. Были описаны ассоциации *Calluna vulgaris* L. + *Deschampsia caespitosa*, *Deschampsia caespitosa* + *Equisetum arvense* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill. + *Dactylis glomerata* L., *Festuca gigantea* + *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Большинство популяций в них неполночленные, хотя и нормальные по возрастному составу (Таб.: 6–9). Наибольшей устойчивостью обладает ценопопуляция в щучниках.

6. Ass. *Festuca gigantea* + *Dactylis glomerata* + *Equisetum arvense*. В фитоценозе 24 вида высших растений, покрытие 60%. Доминанты имеют обилие cop^2 – cop^3 , *Agrostis capillaris* L. (cop^1), *Phleum pratense* L. (cop^1), *Lysimachia vulgaris* L. (sp), *Coccyanthe flos cuculi* (L.) Fourr. (sp), *Plantago media* (sp), *Vicia cracca* L. (sp), *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam., *Antoxanthum odoratum* (sp), *Calluna vulgaris* (sol) и др.

7. Ass. *Festuca gigantea* + *Chamaenerion angustifolium*. Во флоре 24 вида, проективное покрытие 70%. *Holcus lanatus* sp, покрытие 10%. Среди доминирующих видов *Chamaenerion angustifolium* (cop^2), *Festuca gigantea* (cop^2), много *Melampyrum pratense* (cop^1), *Agrostis capillaris* (sp), *Prunella vulgaris* L. (sp), *Gallium mollugo* L. (sp), *Carex leporina* L. (sp), *Linaria vulgaris* Mill. (sp), *Calluna vulgaris* (sp) и др.

8. Ass. *Calluna vulgaris* + *Deschampsia caespitosa*. В составе флоры 33 вида покрытосеменных, среди которых доминанты имеют обилие cop^2 – cop^3 . Общее проективное покрытие 40%. Бухарник имеет обилие sp (покрытие 8%). Обычны *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (cop^1), *Dactylis glomerata* L. (cop^1), *Antoxanthum odoratum* (cop^1), *Taraxacum officinale* Wigg. (cop^1), *Trifolium pratense* L. (sol), *Achillea millefolium* L. (sol gr), *Plantago media* L. (sol), *Veronica chamaedrys* L. (sol) и др. Мхи *Pleurozium Schreberi* (Brid.) Mitt. и *Polytrichum commune* Hedw. Покрытие 30%.

9. Ass. *Deschampsia caespitosa* + *Equisetum arvense*. Проективное покрытие 79%. В составе флоры 30 видов. Бухарник имеет обилие sol, проективное покрытие 15%. Обычны *Calamagrostis arundinacea* (cop^1), *Rumex acetosella* L. (sp), *Pilosella officinarum* Vaill. (sp) и др. Мхи *Sphagnum* sp. и *Pleurozium Schreberi*. Покрытие 20%.

Итак, в указанном районе *Holcus lanatus* формировал устойчивые ценопопуляции на почвах разной степени богатства (от лугово-дерновых до среднеподзолистых) и по характеру увлажнения от болотно-лугового до сухо-лугового. Столь широкие экологические предпочтения бухарника определялись ценотическими возможностями вида, испытывавшего конкурентное давление со стороны деревьев на зарастающих лугах и со стороны крупных злаков на опушках. Таким образом, ценопопуляции проявились как части единой территориальной популяции, где целое устойчивее частей. Изменение ценотической ситуации привело к плавному перемещению популяции в новые сообщества и тем самым позволило поддерживать свое существование при разном уровне богатства почв и особенно режима увлажнения.

Состояние популяций *Holcus lanatus*

Год	Ass.	Увлажнение	Видов семен./мхов	Пр. пок.	<i>Holcus lanatus</i>									
					Обилие / плотн. на 100 м ²	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
1970	1	Бол.-луг.	38/3	95/80	$\text{cop}^3/335$	2	8	18	12	27	18	12	3	–
	2	Бол.-луг.	44/3	95/90	$\text{cop}^3/310$	5	7	14	9	34	18	10	–	3
	3	Бол.-луг.	46/2	110/75	$\text{cop}^1/220$	3	2	20	7	41	17	8	2	–
	4	Свеж.-луг.	36/3	80	sol/140	–	–	–	11	18	60	11	–	–
	5	Влаж.-луг.	30/3	67	sol/146	–	–	9	11	51	22	3	4	–
1995	6	Свеж.-луг.	24/2	60	sp/112	–	–	–	–	78	16	6	–	–
	7	Сухо-луг.	24/2	70	sp/144	–	9	10	12	48	14	7	–	–
	8	Сухо-луг.	33/2	40	sp/148	1	11	22	–	57	6	3	–	–
	9	Сухо-луг.	30/2	79	sp/178	–	2	2	5	48	18	23	2	–

Популяция перемещалась в пространстве. Преодолеть расстояние в 250 м бухарник сумел за 25 лет. Переселение шло семенами, минуя обязательное формирование популяций по маршруту перемещения. Существование популяции прекратилось в 2007 г., когда было уничтожено последнее местообитание в результате его распахки мощной противопожарной полосой. Таким образом, популяция бухарника просуществовала более полувека.

Литература

- Аверьянов Л.В., Буданцев А.Л., Гельтман Д.В., Конечная Г.Ю., Крупкина Л.И., Сенников А.Н. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М.: КМК, 2006. 799 с.
Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы. СПб, 2000. 672 с.
Флора Ленинградской области / Под ред. Б.К. Шишкина. Вып. 1. Л., 1955. 288 с.
Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб, 2000. 781 с.

РЕДКИЕ ВИДЫ И РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА БОЛОТ КАРЕЛИИ И ИХ ОХРАНА

Кузнецов О.Л.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Растительный покров болот Карелии характеризуется высоким разнообразием, как на видовом, так и ценотическом уровнях. Это обусловлено широким спектром типов болотных экосистем и историей формирования флоры региона в послеледниковое время.

Флора болот республики включает 300 видов сосудистых растений и 133 вида листостебельных мхов (Кузнецов, 2006), среди которых более 70 видов являются в той или иной степени редкими и нуждаются в различных формах охраны или ботанического надзора. В Красную книгу Республики Карелия (2007) внесены 36 видов сосудистых растений и 6 видов листостебельных мхов, встречающихся на болотах, и имеют статус охраняемых, из них 7 видов в перечне охраняемых растений России для нового издания Красной книги РФ (Приказ..., 2005). Большинство этих видов являются строго или преимущественно болотными с III-V классами «верности» болотным местообитаниям, поэтому их сохранение в регионе возможно только путем охраны естественных болотных экосистем. Многие из этих видов имеют охраняемый статус также в прилегающих областях России и в Финляндии.

Редкость и угроза исчезновения охраняемых видов болотной флоры в регионе обусловлены рядом естественных и антропогенных факторов. Большинство этих видов имеют небольшое число и малочисленность популяций в связи с нахождением у границ ареалов. границ в республике произрастают *Liparis loeselii* (L.) Rich. (1,3)*, *Betula humilis* Schrank (3,-), *Carex acutiformis* Ehrh. (2,-), *C. disticha* Huds. (1,-), *C. pseudocyperus* L. (3,-), *C. riparia* Curt. (3,-), *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova (0,2), *Ophrys insectifera* L. (1,2); у западных – *Trisetum sibiricum* Rupr. (3,-); у восточных – *Myrica gale* L. (3,2), *Rhynchospora fusca* (L.) Ait. fil. (3,3), *Drosera intermedia* Hayne (3,-), *Utricularia stygia* Thor (4,-), *Sphagnum molle* Sull. (2,2), *S. auriculatum* Schimp. (2,-), *S. affine* Renault et Cardot (2,-), у южных – *Carex adelostoma* V. Krecz. (3,-), *C. media* K. Br. (3,-), *Epilobium alsinifolium* Vill. (3,-), *E. davuricum* Fish. ex Hornm. (3,-), *E. hornemannii* Reichenb. (3,-), *Juncus triglumis* L. (3,-), *Pinguicula alpina* L. (3,-), *Sanguisorba polygama* F. Nyl. (3,-), *Saxifraga aizoides* L. (3,-), *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. (3,-). Редкие и угрожаемые виды болотной флоры являются, в основном, стенотопными, они приурочены к ограниченному числу биотопов, редко встречающихся в Карелии. В первую очередь, это участки болот, снабжающиеся жесткими водами, к которым приурочены многие кальцефильные виды (*Cypripedium calceolus* L. (3,3), *Dactylorhiza cruenta* (O.F. Mull.) Soo (3,-), *Schoenus ferrugineus* L. (3,-), *Archangelica officinalis* (L.) Hoffm. (3,-), *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey (4,-); *Carex bergrothii* Pallm. (3,-), *C. laxa* Wahlenb. (3,-), *C. jemtlandica* (Pallm.) Pallm. (3,-), *Ophrys insectifera*).

Большинство видов болотной флоры, включенных в Красные книги, охраняются в республике на ООПТ различного ранга, наибольшее их число представлено в национальных парках «Паанаярви» и «Калевальский», заповеднике «Кивач», заказнике «Кижский». Однако 8 видов не представлены на ООПТ, среди них и очень редкие, охраняемые в России *Myrica gale*, *Liparis loeselii* и *Ophrys insectifera*, известные в Карелии по 2–3 находкам, местообитания которых необходимо срочно взять под строгую охрану. В разрабатываемой Карельским научным центром РАН программе по оптимизации сети ООПТ республики, в рамках которой планируется создание ряда новых ООПТ, выделение экологических коридоров для миграции видов, эти данные будут учтены. Большое внимание будет уделено охране естественных болот в составе ООПТ различного ранга.

* Первая цифра означает категорию вида в Красной книге РК (2007), вторая – в России (Приказ..., 2005).

Большинство нуждающихся в охране и редких видов во флоре болот Карелии являются ассектаторами и не выступают в роли ценозоообразователей, для решения вопросов их охраны необходимо выявление их фитоценоотических ареалов и спектров синтаксонов, в которых они встречаются. Практически все эти виды являются в регионе довольно стенотопными и приурочены к мезотрофным и евтрофным местообитаниям, открытым или слабооблесенным (Кузнецов, Дьячкова, 2005). Известно, что вблизи границ географических ареалов изменяется экология и сокращаются фитоценоотические оптимумы видов. Это приводит к тому, что в центре ареала вид имеет крупные популяции и доминирует в различных сообществах, а на границе ареала часто не образует доминирующих синузид, что обуславливает редкость синтаксонов, с доминированием таких видов. Так, в Карелии не выявлены сообщества с доминированием или высоким обилием *Carex disticha*, *C. riparia*, *Myrica gale*, *Sphagnum molle*, *S. auriculatum*, *S. affine*, *S. rubellum*.

Для характеристики ценоотического разнообразия растительного покрова болот Карелии разработана тополого-экологическая классификация растительности (Кузнецов, 2005, 2006, 2007). Она является четырехступенчатой, включает ассоциации, группы и классы ассоциаций, высшая ступень – типы растительности, их всего два: минеротрофный и омбротрофный. При выделении синтаксонов на разных ступенях используется сочетание различных признаков и критериев: экологических (тип водного питания и трофность местообитаний), фитоценоотических и топологических (уровень грунтовых вод местообитаний, приуроченность сообществ к элементам микрорельефа).

Ассоциации, как низшие единицы классификации, выделены с использованием целого ряда эколого-фитоценоотических критериев и признаков: представленность и роль в сообществах отдельных ЭЦГ, доминирующие и диагностические виды. Каждая ассоциация (их 57) характеризуется преобладанием в травяно-кустарничковом и моховом ярусах одного вида или группы экологически близких видов, замещающих друг друга в конкретных сообществах. Выделенные таким образом ассоциации являются довольно крупными, многие из них легко сопоставляются с таковыми в эколого-флористических классификациях (Dierssen, 1982; Боч, Смагин, 1993).

Основные ценозоообразователи болотных сообществ имеют очень обширные географические ареалы в Евразии и даже Голарктике, а также довольно широкие экологические ареалы, поэтому для многих ассоциаций, выделенных по их доминированию, присущи обширные ареалы, например, асс. *Caricetum lasiocarpae* Osvald 23. При этом состав и структура сообществ, относимых к одной ассоциации, в пределах обширного ареала имеют значительные различия, которые можно хорошо отразить через систему более низких синтаксонов (субассоциаций, фаций, вариантов, географических рас), ареалы которых более узкие и позволяют отразить региональную специфику растительного покрова болот.

Во многих ассоциациях нашей классификации по доминантам отдельных ярусов выделены субассоциации и варианты ассоциаций, которые и позволяют полнее отразить ценоотическое разнообразие в экологически близких местообитаниях, а также учесть редкие сообщества, придать им синтаксономический статус и решать вопросы их охраны путем включения в региональную Зеленую книгу и созданием различных ООПТ.

Все ассоциации, выделенные на болотах Карелии, встречаются за ее пределами, из них 7 находятся в республике вблизи границ ареалов. Сообщества некоторых ассоциаций распространены в регионе широко и играют важную роль в растительном покрове болот: асс. *Molinia caerulea*–*Sphagnum papillosum*, *Molinia caerulea*–*S. warnstorffii*, а других – спорадически: сообщества *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn, *Carex omskiana* Meinsh. Очень редко встречаются сообщества с *Rhynchospora fusca*, *Schoenus ferrugineus* и *Epilobium hornemannii* Rchb., которые имеют узкие фитоценоотические ареалы в регионе.

Состав ассоциации на границах ареалов часто имеет значительные отличия от типичных сообществ, они часто обеднены, а также включают виды, не характерные для них в центре ареала. При этом сокращается и набор местообитаний ассоциации.

Ассоциация *Rhynchospora fusca* – *Drosera anglica* является редкой в Карелии и находится здесь на северной и восточной границах. Ее сообщества встречаются в нескольких точках республики в мочажинах заповедных болот и на приозерных болотах. Охраняются они только в заказнике «Толвоярви». Она близка по видовому составу и экологии местообитаний с ассоциацией *Rhynchosporietum fuscae* Braun 68, встречающейся в Скандинавии (Dierssen, 1982). Ассоциация *Rhynchosporietum fuscae*, описанная на СЗ России (Боч, Смагин, 1993), значительно отличается по составу от сообществ *Rhynchospora fusca* в Фенноскандии, включая и наши данные.

Ассоциация *Schoenus ferrugineus*–*Campylium stellatum*, приуроченная к евтрофным кальциефильным болотам, встречается только в нескольких точках Карелии и здесь тоже ее северная и восточная границы. Она близка по составу к сообществам с *Schoenus ferrugineus* из Швеции и Финляндии, включенным в асс. *Trichophoro*–*Schoenetum ferruginei* Görs 64 (Dierssen, 1982), при этом значительно отличается от сообществ, описанных в Норвегии. Сообщества с *Schoenus ferrugineus* в Вологодской области (асс. *Primulo*–*Schoenetum ferruginei* Oberd. 62 subass. *caricetosum lasiocarpae* (Боч, Смагин, 1993) имеют большие отличия в видовом составе от сообществ в Карелии. Ассоциация охраняется только на самом севере республики в НП «Паанаярви», для ее лучшей охраны необходимо придать статус памятников

природы ряду уникальных евтрофных ключевых болот на западном побережье Онежского озера, а также на берегах оз. Шуэзера в Беломорском районе.

В Карелии находятся на границах ареалов также целый ряд субассоциаций, выделенных по доминирующим видам мхов. Таковы субассоциации *Sphagnum lindbergii* (южная граница), *S. cuspidatum*, *S. pulchrum*, *S. subfulvum* (восточная граница), каждый из них образует сообщества в нескольких ассоциациях с различными доминантами травяного яруса. Из них только сообщества со *Sphagnum cuspidatum* являются в Карелии редкими.

В республике проведена большая работа по созданию сети охраняемых болот, которая включает около 120 тыс. га, однако эта сеть еще не обеспечивает сохранения всего разнообразия болотных экосистем и должна быть значительно расширена, что и было запланировано (Антипин, Кузнецов, 1998). Многие болота Карелии представляют собой ценные водно-болотные угодья, ряд из них признаны имеющими международное значение и включены в Перспективный список Рамсарских угодий (Водно-болотные..., 2000), но некоторые из них необходимо придание охраняемого статуса. Однако в течение последних 10 лет в Карелии не создавались региональные ООПТ, только в 2006 году создан новый национальный парк «Калевальский», в котором охраняется значительное количество аапа и мезотрофных болот, типичных для подзоны северной тайги. Сейчас в республике возобновилась деятельность по оптимизации сети ООПТ и созданию новых, предложения по охране разнообразия болот будут включены в эти разработки.

Литература

- Антипин В.К., Кузнецов О.Л. Охрана разнообразия болот Карелии // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998. С. 10–30.
- Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 225 с.
- Водно-болотные угодья России. Т.3. Теневой список перспективных угодий, для включения в Рамсарскую конвенцию. М., 2000. 490 с.
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск, 2007. 368 с.
- Кузнецов О.Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Труды КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск, 2005. С. 15–46.
- Кузнецов О.Л. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2006. 53 с.
- Кузнецов О.Л. Основные методы классификации растительности болот // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 241–269.
- Кузнецов О.Л., Дьячкова Т.Ю. Редкие и охраняемые сосудистые растения болот // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Труды КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск, 2005. С. 133–137.
- Приказ МПР России «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)» от 25 октября 2005 г. N 289.
- Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW Europas. Geneve, 1982. 382 S.

О ГЕОБОТАНИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ ПОЙМ РАВНИННЫХ РЕК (НА ПРИМЕРЕ Р. САБУН)

Кукуричкин Г.М.

Сургут, Сургутский государственный университет

Геоботаническое районирование речных пойм всегда носит комплексный характер и проводится не только по признакам самой растительности, но и признакам вмещающего ее ландшафта; более того, геоботанические районы, выделенные в поймах рек, часто интерпретируются как ландшафтные и наоборот (Миркин, 1974; Прокопьев, 1978; Петров, 1979; Растительный покров..., 1985; Титов, Овечкина, 2000; Титов, Потокин, 2001 и мн. др.).

Среди значимых для районирования параметров отмечаются: наличие и характер вторичной гидросети, меженные ширина и глубина русла, скорость течения и уклоны поверхности, протяженность подпорного участка в устьевой части, характер притоков (структура гидрографической сети и бассейновые условия). Максимальные высоты пойменных берегов (относительно меженного уровня речных вод) определяют возможность заселения определенных видов пионерных растений и условия для возникновения того или иного ряда аллювиальных сукцессий. Ширина поймы – показатель ее разработанности. Наличие яров и отмытых останцов надпойменной террасы связано с шириной поймы и указывает на интенсивность процессов меандрирования.

Доля яров, сложенных теми или иными по литологии отложениями (пески, суглинки, торф и т. п.), определяет особенности деформации русла и формирования твердого стока. С особенностями транспортировки твердого стока связано наличие русловых островов и обнаженных в межень перекастов. Скорость сукцессионных процессов, комплексность и мозаичность растительности определяются морфологией рельефа пойменных сегментов и массивов (шаг излучины, ширина и высота прирусловых валов и промоин, выраженность швов причленения и т.п.). Тип поймы (Еленевский, 1936; Шанцер, 1951) отражает возрастную стадию развития долины и соотношение процессов эрозии и аккумуляции аллювия. На поперечном профиле поймы можно выделить дискретно-разновозрастные участки (ступени), соотношение площадей которых индицирует скорость ландшафтообразующих процессов, набор возможных фитоценозов и специфику их смен.

Интегральный показатель процессов, происходящих на пойме – тип руслового процесса (Попов, 1968, 1977 и др.). Он меняется от верховьев к устью и представлен на разных участках широким спектром типов или их сочетаний: ограниченное, свободное и незавершенное меандрирование, пойменная многорукавность, реже – ленточногрядовый, осередковый, побочневый типы, русловая многорукавность.

В структуре почвенного покрова отмечаются показатели, меняющиеся вниз по течению реки (гранулометрический состав отложений, глубина подстилания русловым аллювием, выраженность дернового, подзолистого, болотного процессов и др.).

Растительный покров поймы представлен серийными сообществами, динамика которых укладывается в несколько сравнительно детерминированных типов сукцессионных рядов. Наиболее показательны сукцессии на положительных элементах рельефа. Набор возможных сукцессионных рядов, их представленность, пойменный субклимакс определяются всеми вышеперечисленными параметрами. Границы распространения некоторых видов растений и синтаксонов в пойменном ландшафте являются вспомогательным критерием для районирования поймы. Анализ ботанико-географических границ необходимо проводить параллельно в пойме и на водоразделе – для вычленения климатогенного тренда изменений.

Необходимо также учитывать особенности хозяйственного использования территории поймы, ее нарушенность, принятые меры охраны и другие сведения.

Данный подход применялся при изучении растительного покрова поймы р. Сабун (крупнейший приток р. Вах, Западная Сибирь). Общая протяженность изученного участка составила около 430 км по руслу или 190 км по прямой (с северо-востока на юго-запад).

По комплексу признаков, в первую очередь, по типу руслового процесса и растительности были выделены три геоботанических района. Ботанические эпитеты в названиях районов указывают на преобладающие формации растительности современной поймы.

1. Пойменный лиственнично-кедровый район.

Охватывает участок протяженностью более 180 км от верховий Глубокого Сабуна до устья р. Чем-Кул-Игол. Характерны ограниченное и свободное меандрирование.

Молодая аллювиальная суша заселяется первоначально несомкнутыми группировками длиннокорневых растений – хвоща полевого (*Equisetum arvense purum*), вейника наземного (*Calamagrostidetum epigei equisetosum arvense*). Первичные вейниковые луга в этом районе отнесены к субасс. *varioherbosum* и отличаются недолговечностью и относительно высоким видовым богатством. Кроме основных константных и массовых видов (*Calamagrostis epigeios*, *Hieracium umbellatum*, *Equisetum arvense*, *Rumex thyrsiflorus*), здесь обычны *Artemisia vulgaris*, *Tanacetum boreale*, *T. bipinnatum*, *Solidago virgaurea*, *Aster sibiricus*, *Erigeron acris*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca*, *Festuca rubra*, *Bromopsis inermis*, *Poa pratensis*, *Calamagrostis langsdoerffii*, *Elymus fibrosus*.

Первичные луга активно зарастают кустарником (*Duschekia fruticosa*, *Swida alba*, *Rosa acicularis*) и молодняками древесных растений. На высоком уровне поселяется лиственница, реже сосна, на среднем – сосна или береза, на нижнем – береза или ива. Ивовые заросли рано или поздно сменяются березняками. Таким образом, на положительных элементах рельефа формируются три сукцессионных ряда: березовый, сосновый и лиственничный, названные по пионерным формациям на молодых аллювиях.

В ходе эндоэкогенеза на фоне созревания пойменного ландшафта разница между характеристиками подчиненных ярусов пионерных лесных ценозов размывается. С поселением и развитием темнохвойного полога идут процессы конвергенции, которые проявляются как в структуре и составе фитоценозов, так и в особенностях почвенного профиля. В результате формируется пойменный субклимакс – *Pinetum sibiricae parviherboso-hylocomiosum*.

При ограниченном меандрировании между первичными лесами и субклимаксowymi образуются переходные полосы елово-пихтовых с перестойными лиственницами насаждений. При возникновении низовых пожаров темнохвойный ярус выгорает и образуются разреженные лиственничные леса. Существенной особенностью участков ограниченного меандрирования является отсутствие старой (унаследованной) поймы и соответствующих ей растительных сообществ.

На участках свободного меандрирования структура растительного покрова близка к березово-кедровому району, отличаясь только наличием лиственничного ряда.

Исключительно этим районом ограничено распространение некоторых видов (*Aster sibiricus*, *Tanacetum bipinnatum*, *Thymus serpyllum*, *Actaea erythrocarpa*, *Sambucus sibirica* и др.) и сообществ (формации *Lariceta sibiricae* и *Festuceta rubrae*).

Своеобразие растительного покрова этого района в значительной степени определяется расположением всей гидрографической сети в пределах южного макросклона Сибирских увалов: для флоры характерно распространение гипоарктических и арктобореально-монтанных видов, на фитоценотическое разнообразие оказывают воздействие относительно интенсивное отложение тонкодисперсного аллювия, локальная дислокация валунно-галечного материала при подмыве моренных отложений.

2. Пойменный березово-кедровый район.

Среднее и большая часть нижнего течения р. Сабун, до устья р. Еловая (около 235 км). Преобладает свободное меандрирование, ближе к устью – незавершенное.

Снижается флористическое богатство молодой поймы; первичные луга представлены обедненными сообществами (*Calamagrostidetum epigei equisetosum arvensis* субасс. *tipicum*): к доминантам примешивается только *Hieracium umbellatum* и *Rumex thyrsiflorus*.

Общим для первых двух районов является значительное участие первичных сосновых лесов на молодых аллювиях. Но во втором районе выпадает лиственничный ряд аллювиальных сукцессий. Береза аспектирует в растительном покрове молодой поймы; она же формирует вторичные насаждения на грядах зрелой поймы. В качестве субклимакса сохраняется *Pinetum sibiricae parviherboso-hylocomiosum*.

При спрямлении излучин происходит резкое изменение эдафических условий, что увеличивает дискретность растительного покрова по поперечнику поймы. Пойма расширяется, формируется старая пойма по мере миграции поясов меандрирования, увеличивается фитоценотическое разнообразие, но преимущественно за счет появления гигрофильных сообществ (*Pinetum sylvestris menyanthoso-sphagnosum*, *Pinetum sibiricae polytrichosum* и др.).

В связи с образованием старичных озер активно проявляется болотный ряд аллювиальных сукцессий. Травяные и кустарниковые сообщества бывших прирусловых кос быстро заболачиваются, старицы теряют связь с руслом; здесь формируются травяные и сфагновые болота (формации *Cariceta aquatilis*, *Herbosphagneta*, *Sphagneta cuspidati*).

В этом районе проходят границы распространения некоторых видов в пойме: верхняя граница – для *Frangula alnus*, *Rosa majalis*, *Ptarmica cartilaginea*, *Lysimachia vulgaris*, *Lathyrus pratensis*, *L. palustris*, *Stachys palustris*, нижняя – для *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Paris quadrifolia*, *Festuca ovina* и др. В пределах района последовательно (вниз по течению) исчезают сообщества формаций *Padeta aviae*, *Calamagrostidetum epigei*, *Abietietum sibiricae*, а в самом нижнем участке этого района резко сокращаются площади всех хвойных лесов, но появляются ценозы формации *Saliceta lapponum*.

В общих чертах растительный покров березово-кедрового района поймы р. Сабун является типичным для пойм средних рек Сургутского и Вахского полесий. Эти поймы формируются при размыве беднейших задровых отложений. На реках Сургутского полесья ярче представлен сосновый ряд сукцессий, а кедровники очень редки.

3. Пойменный луговой долгопоемный (примерно 15 км) район.

Это так называемый «Ларьякский сор» – общая сабунско-вахская пойма.

Состав флоры и растительности здесь определяется влиянием очень длительной поемности, усугубляющейся подпором вод со стороны р. Вах. Основной тип руслового процесса – пойменная многорукавность. Плановые деформации русла незначительны; молодая пойма весьма стабильна в своих очертаниях. Местобитаний для поселения хвойной растительности практически нет. Широко распространены травяные сообщества формаций *Cariceta gracilis*, *Cariceta aquatilis*, *Cariceta cespitosae*, *Phalaroideta arundinaceae*, *Calamagrostideta langsdorffii*. Если в первых двух районах прирусловые луга «обречены» на облесение, то в низовьях они весьма стабильны, а ивняки (из *Salix viminalis*, *S. dasyclados*) часто распадаются и через стадию лесолугов трансформируются в травяные, а не в лесные ценозы. Конечным этапом аллювиальных сукцессий на положительных элементах рельефа в современной пойме являются разновозрастные порослевые березняки (*Betuletum pubescentis caricosum acutae*). Судьба растительных сообществ во многом зависит от человека. При необходимости расширения сенокосно-пастбищных угодий березняки сводятся. Наибольшим видовым разнообразием отличаются косимые варианты сообществ ассоциации *Caricetum gracilis varioherbosum*. Заброшенные сенокосы постепенно зарастают древесно-кустарниковой растительностью. Наиболее удаленные от русла участки заняты березовыми согами и кустарниковыми зарослями с кочкарным микрорельефом. Это наиболее древние участки аллювиальной суши.

Очень четко зональность растительности проявляется в сообществах прирусловья. Интересно, что при компьютерной ординации прирусловых лугов программа ECOMPHOTO расположила описания строго в той

последовательности, как они были сделаны – сверху вниз по течению. В то же время сообщества низкого экологического уровня (*Equiseteta fluviatilis*, *Cariceta aquatilis*, *Herbosphagneta*, гигрофильные сообщества формации *Saliceta viminalis*) остаются практически неизменными на всем протяжении реки. Однако их относительное участие в растительном покрове поймы меняется.

Литература

- Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения речных пойм. М., 1936. 100 с.
 Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 250 с.
 Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М., 1974. 176 с.
 Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель). Новосибирск, 1979. 136 с.
 Попов И.В. Типы речных пойм и их связи с типами руслового процесса // Тр. ГГИ. Л., 1968. Вып. 155. С. 39–55.
 Попов И.В. Загадки речного русла. Л., 1977. 168 с.
 Прокопьев Е.П. Геоботаническое районирование поймы Иртыша // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 5. С. 752–758.
 Титов Ю.В., Овечкина Е.С. Растительность поймы реки Вах. Нижневартовск, 2000. 123 с.
 Титов Ю.В., Потокин А.Ф. Растительность поймы реки Таз. Сургут, 2001. 141 с.
 Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. Ин-та геолог. наук. 1951. Геолог. сер. (№ 55). Вып. 135. 275 с.

ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЛЕНТОЧНЫХ БОРОВ АЛТАЙСКОГО КРАЯ ПОСЛЕ ПОЖАРОВ

Куприянов А.Н.

Кемерово, Институт экологии человека СО РАН

Лесные пожары приводят к значительному изменению растительного покрова на горях. Ход вторичных пиогенных сукцессий имеет свои особенности для каждой климатической зоны. Глобальное изменение климата, усиление антропогенных факторов на природные экосистемы приводят к изменению направленности и скорости сингенетических сукцессий.

В 1997–98 гг. в ленточных борах Алтайского края сгорело около 140 тыс. га, лесных насаждений. Главным образом пострадали от пожаров равнинные сосновые леса: ленточные боры, Верхнее-Обской, Средне-Обской боры. Отдельные пятна гарей после комбинированных пожаров составляли более 30 тыс. га. Катастрофические пожары обусловили необходимость проведения стационарных ботанических и экологических исследований на месте крупномасштабных гарей. Наиболее трудно идет восстановление лесных экосистем в сосновых борах, проникающих в сухостепную зону (юго-западная часть ленточных боров). Для изучения процессов демутации гарей в 1998 году (на следующий год после пожаров) были заложены мониторинговые полигоны в зоне сухой степи (на территории Тополинского лесхоза), в зоне южной лесостепи (Волчихинский лесхоз), на территории Верхнее-Обского бора (Бобровский лесхоз), Средне-Обского бора (Ларичихинский лесхоз). Каждый полигон состоит из двух частей: гари и не горелого леса. Площадь каждого участка полигона – составляет около 100 га. Внутри участков размещены пробные площади 0,5 га. Для изучения изменений в растительном покрове на разных элементах рельефа проводились стандартные геоботанические описания; кроме того в пределах пробной площади закладывались по 100 учетных площадок 1 м² на которых определялось общее проективное покрытие (%), количество появившихся растений (шт/м²), встречаемость (%). При количественном подсчете растений за единицу у моноцентрических видов (мелколепесник канадский, латук татарский) брались генеты, у полицентрических видов (вейник наземный, мятлики) – раметы. Весовые учеты, а также исследования, связанные с выкопкой растений, проводились за пределами пробных площадей. Флористические исследования проводились первые пять лет ежегодно во второй половине августа, в последующие годы – раз в два года. Одновременно в пределах учетных площадок проводился почвенный анализ (один раз в пять лет), определение влажности почвы, измерения температурных режимов почвы и воздуха, освещенности (Куприянов и др. 2002).

В результате устойчивого верхового пожара уничтожается горизонт А₀ – лесная подстилка дерново-подзолистых почв; увеличивается в верхнем десятисантиметровом слое почвы содержание подвижных соединений кальция, магния, калия и фосфора; рН смещается из кислого диапазона (4,2–5,0) в слабокислый или нейтральный (5,7–7,0); валовое содержание элементов питания (фосфора и калия) существенно не изменяется; отмечается в золе лесной подстилки повышенное содержание золе свинца (4–5 ПДК), что связано с современным антропогенным накоплением; содержание других тяжелых металлов находится ниже ПДК.

Влажность верхнего слоя почвы на горях на всех мониторинговых полигонах в первые годы после пожара несколько выше, чем на нетронутых пожаром участках, что объясняется уменьшением расхода воды на

транспирацию. В зоне южной лесостепи (Волчихинский лесхоз) на третий год после пожара наблюдалось заболачивание гари. Уровень грунтовых вод на выровненных участках поднялся до 0,9 м, а в понижениях вода вышла на поверхность. Через девять лет после пожара уровень грунтовых вод уменьшался незначительно, до сих пор сохранились значительные площади болот. На мониторинговом участке последние три года уровень грунтовых вод стабилизировался на шестой год после пожара и находится на глубине 0,95 м. В контроле, расположенном рядом глубина грунтовых вод не поднималась за годы наблюдений выше 1,8–2,3 м.

Гари в юго-западной части ленточных боров довольно быстро, за 2–3 года заселяются растениями. Растительный покров свежих гарей формируется из глубоко-стержневых и корневищных видов, сохранивших почки возобновления после пожара (*Equisetum hyemale*, *Veronica spicata*, *Linaria genistifolia*), а также из видов анемохоров, налёт семян которых происходит за десятки километров. В снежных пробах, взятых в начале апреля на гари обнаружено 450 шт/м² семян. В основном это семена *Corispermum sibiricum*, *Lactuca serriola*, *Erigeron canadensis*.

Более всего уязвимыми к действию огня оказались гемикриптофиты с неглубоким заложением почек. Обмечено медленное восстановление стержнекорневых (*Gypsophila altissima*, *Pulsatilla patens*) и плотнодерновинных (*Stipa pennata* ssp. *sabulosa*, *Koeleria glauca*, *Festuca beckeri* ssp. *polesica*) видов растений. Восстановление мохово-лишайникового покрова, характерного для контроля, отмечено на третий год после пожара в понижениях. Восстанавливаются мхи *Pleurozium schreberi*, *Funaria hygromethrica* и др., лишайники за период наблюдений не отмечены.

Травянистые растения в условиях ленточных боров является конкурентом за влагу древесным породам, иссушая верхний слой почвы (хотя не исключается биохимическое воздействие – аллелопатия). Вместе с тем, роль травянистой растительности для лесовосстановления не однозначно отрицательна. Травянистая растительность гораздо быстрее, чем древесная, закрепляет поверхность от дефляции, что особенно важно на крупных гарях в сосновых лесах, произрастающих на дерново-подзолистых супесчаных почвах.

Исходным типом сосняков в юго-западной части ленточных боров являются сосняки лишайниковые, площадь которых на изучаемой территории достигает 93%. После устойчивого верхового пожара в зоне сухой степи образуется пионерное сообщество на которой не зависимо от формы рельефа формируется верблюдково-мелколепестниковая (*Corispermum sibiricum*+*Erigeron canadensis*) гарь. Из многолетних растений отрастают только те, почки возобновления которых находятся глубже 5–6 см (Ишутин, Куприянов, 1999). Отсутствие конкуренции приводит к изменению габитуса некоторых растений. Например, *Linaria genistifolia* на пионерном типе гарей представлена плагиотропными вегетативными побегами, что не встречается в не горелой части леса.

Пионерная стадия продолжается 1–2 года. Следующий тип гари отражает этап формирования группово-зарослевых сообществ: ковыльно-тонконогового (*Stipa sabulosa*+*Koeleria glauca*) и вейниково-осокового (*Calamagrostis epigeios*+*Carex supina*). Эти типы гарей существуют несколько лет и сменяются разнотравно-ковыльным типом гари.

По иному происходит формирование типов гарей в зоне южной лесостепи. На первом этапе так же не зависимо от элемента рельефа формируется мелколепестниково-вейниковая (*Erigeron canadensis*+*Calamagrostis epigeios*) гарь, которая существует 1–2 года. На следующем этапе возрастает роль *Calamagrostis epigeios*. На вершинах бугров, в верхней части склонов формируются вейниково-ковыльные (*Calamagrostis epigeios*+*Stipa pennata* subsp. *sabulosa*), вейниково-осоковые (*Calamagrostis epigeios*+*Carex ericetorum*) сообщества. Следующим сукцессионным типом гари на буграх является маршалово-полынно-ковыльный (*Artemisia marschalliana*+*Stipa pennata* subsp. *sabulosa*). Наблюдения на мониторинговом полигоне показало, что в течение 8 лет после пожара на буграх не появились лишайники, хотя в контроле на этом типе рельефа они имеют до 40–50% проективного покрытия.

В понижениях, где наблюдалось заболачивание, в течение одного года произошли структурные перестройки всех растительных сообществ. Выпали характерные псамофитные виды (*Artemisia marschalliana*, *Euphorbia subcordata*, *Festuca beckeri*, *Veronica spicata*, *Gypsophila altissima*, *Pulsatilla patens*). Их место заняли лугово-болотные виды: *Bolboschoenus maritimus*, *Epilobium palustris*, *Scirpus tabernaemontani*, *Typha angustifolia*. Проективное покрытие увеличилось с 45% до 100%, количество видов сократилось с 31 до 17. На месте мелколепестниково-вейниковой гари с поселяющимися на ней элементами степного разнотравья (*Artemisia marschalliana*, *Stipa pennata* subsp. *sabulosa*, *Achillea asiatica*) появляется осоково-рогозовая (*Carex riparia*+*Typha angustifolia*) и вейниково-осоковая гари (*Calamagrostis epigeios*+*Carex ericetorum*). После семи лет после пожара здесь сформировалась вейниково-хвощевая (*Calamagrostis epigeios*+*Equisetum hyemale*), вейниково-ястребинковая (*Hieracium umbellatum*) типы гарей. На этом этапе появляются в составе сообществ некоторые зеленые мхи, всходы ив (*Salix cinerea*, *S. triandra*), незначительное количество всходов осин и берез.

Произошла смена экотипа сосны. На гари 1997 года всходы сосны появились на следующий год. Через три года подрост достигал в высоту до 0,5 м, с хорошо развитой корневой системой, превосходящей

корневую систему сосны в контроле. Главный стержневой корень достигал глубины 60–100 см. В течение четвертого года весь образовавшийся подрост погиб. Причиной гибели стало вымокание корневой системы. В местах заболачивания появился новый самосев сосны, для растений новой волны самосева характерным было развитие приповерхностной корневой системы, которая углублялась в возрасте 3 лет не более 10 см, но имела диаметр более 200 см. Можно предположить, что смена экологических условий привела к смене экотипа сосны, различающихся разной формой корневых систем, поскольку предыдущий экотип, со стержневым главным корнем, не смог приспособиться к новым условиям.

Необходимо отметить, что вторичное заболачивание не возникает южнее в зоне сухой степи, и не отмечено в Верхнее-Обском и Следне-Обском борах, расположенных севернее.

На месте крупных гарей, протяженность которых составляет 10 и более км занос семян сосны для успешного лесовосстановления, впрочем так же и травянистых растений значительно затруднен. В зоне сухой степи простая организация послепожарных фитоценозов растягивается на многие годы. Антропогенная нагрузка, которая имеет отрицательное воздействие на состояние напочвенного покрова, ещё более замедляет процессы формирования лесных экосистем. С другой стороны быстрый оборот огня, который в юго-западной части ленточных боров составляет не более 20 лет (Фуряев, Заблоцкий и др., 2005) не позволяет сформироваться зональному типу растительности в этой части боров и большинство типов леса, выделяемых на основании фитоценологических данных, представляют сингенетические этапы гарей. Ускоренное искусственное облесение гарей приводит к быстрому формированию сосновых насаждений, но это еще более замедляет процесс формирования естественных лесных экосистем в этой части ленточных боров.

Литература

Куприянов А.Н., Трофимов И.Т., Заблоцкий В.И. и др. Восстановление лесных экосистем после пожаров. Кемерово, 2003. 262 с.

Фуряев В.В., Заблоцкий В.И., Черных В.А. Пожароустойчивость сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 2005. 170 с.

Ишутин Я. Н. Куприянов А.Н. Восстановление растительности ленточных боров после пожаров // Пожары в лесу и на объектах лесотехнического комплекса. Томск-Красноярск, 1999. С. 74–75.

РЕКОНСТРУКЦИЯ СОСТАВА ПАЛЕОЦЕНОЗОВ БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ СОСНОГОРСКОГО РАЙОНА РЕСПУБЛИКИ КОМИ ПО ДАННЫМ СТРАТИГРАФИИ ТОРФЯНОЙ ЗАЛЕЖИ

Кутенков С.А.¹, Стойкина Н.В.¹, Кучеров И.Б.²

¹Петрозаводск, Институт биологии Карельского НЦ РАН

²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В ходе комплексных исследований растительного покрова и стратиграфии торфяных отложений болотных лесов в р-не пос. Нижний Одес (63°40' с.ш. 54°50' в.д.) в 2007 г. был проведен послыйный отбор образцов торфа из 12 торфяных скважин с интервалом 5–20 см. Всего отобрано 109 образцов из широкого спектра сообществ, от травяно-болотных до сфагновых. В лабораторных условиях проведен анализ торфа на ботанический состав, определена степень разложения и наличие примесей минеральных частиц. Полученный материал послужил основой для выявления состава палеоценозов болотных лесов и общих закономерностей их динамики.

Считается, что при содержании > 40% остатков древесины торф относится к древесной группе и не типизируется по содержанию остатков трав и мхов (Классификация..., 1953). Однако строгое использование данного критерия не позволило бы выявить отдельные группы палеоценозов болотных лесов, поскольку подавляющее большинство анализируемых образцов торфа пришлось бы отнести к одному древесному виду. В настоящей работе мы относим все торфа с содержанием древесных остатков более 15% к древесно-травяным и древесно-моховым группам. Кроме того, при малом содержании остатков травянистых растений критерий их включения в название вида торфа снижен (до 20%). В результате, в рамках общепринятых древесных видов торфа удалось выявить древесно-осоковый, древесно-вахтовый, древесно-хвощовый и древесно-травяной (с высоким содержанием остатков разнотравья) «подвиды». Далее мы используем их в рамках видов торфа. Всего выделено 8 видов, к которым относятся 84 образца из анализируемой группы. Состав и характеристика полученных видов торфа приведены в таблице. Образцы всех указанных видов встречены как минимум в двух торфяных скважинах на удаленных участках, что подтверждает правильность их выделения. Торфа каждого вида являются производными сходных палеоценозов, которые возможно объединить в одну растительную ассоциацию или группу ассоциаций.

Еловый торф характеризуется явным доминированием остатков ели (табл.). Весьма обильны также остатки березы, осоки дернистой и хвощей. Обычны остатки разнотравья, *Sphagnum warnstorffii* и других растений. Сообщества, отложившие торф данного вида, обладали сомкнутым еловым древостоем, развитым травяным ярусом и разреженным моховым ярусом из гидрофильных евтрофных мхов; характеризовались крайне медленной скоростью торфонакопления. Торф образует глубокие (80 см) слои в средних частях двух исследованных скважин из приручевых сообществ, выше сменяется древесно-травяным и древесно-осоковым. Учитывая, что оба этих вида торфа имеют сходный состав с еловым и отличаются меньшим содержанием древесных остатков, можно предположить имевшие место разреживание древесного яруса и увеличение роли разнотравья в первом и *Carex cespitosa* во втором случае.

Древесно-осоковый низинный торф отложен сообществами со смешанным елово-березовым древесным ярусом и доминированием *Carex cespitosa* в травяном ярусе. Состав торфа близок к еловому, в комбинации с которым они встречаются в залежах приручевых лесов. Для обоих видов торфа характерна примесь песка (табл.), свидетельствующая о постоянно идущем аллювиальном процессе.

Древесно-травяной торф близок по составу к двум предыдущим видам. Отмечен в верхних частях залежей приручевых лесов, причем в одном случае слой явно глубже деятельного горизонта (80 см) и может рассматриваться как уже вполне сформировавшийся. Торф является производным гидрофильно-травяных приручевых сообществ со смешанным древостоем из ели и березы, обилием разнотравья (таволга, вейник, сабельник и др.) и разреженным моховым ярусом из *Sphagnum warnstorffii* и евтрофных гидрофильных бриевых мхов.

Древесно-вахтовый торф выделяется среди низинных торфов преобладанием березы при постоянном присутствии сосны среди остатков древесных видов, а также широким спектром видов различной экологии, входящих в его состав, что наблюдается и в современных лесных вахтово-сфагновых сообществах. Доминируют остатки вахты и хвощей. Состав торфа свидетельствует о развитом нанорельефе, обильном проточном увлажнении пониженных участков, а редкая встречаемость песка в образцах – об отсутствии значимого отложения аллювия. Данный вид торфа в нескольких случаях отмечен с самого нижнего слоя залежи и иногда составляет большую часть последней.

Низкое содержание древесных остатков (в среднем 24%) в **переходном древесно-вахтовом торфе** свидетельствует о разреженности древесного яруса в материнском сообществе. В нем так же, как и в евтрофном древесно-вахтовом, преобладает береза; сосна и ель встречаются в примеси. Среди трав доминирует вахта, однако значительную роль играют оксилофиты (*Carex rostrata*, *Eriophorum vaginatum*), что указывает на слабопроточный характер увлажнения. Незначительное участие сфагнов (*Sphagnum fallax*, *S. russowii*, *S. centrale*) в торфе свидетельствует о сохранении эдификаторной роли трав в напочвенном покрове. Торф данного вида встречен 20-сантиметровыми слоями в средних частях двух залежей. Он подстилается низинным древесно-вахтовым, а в вышележащих слоях сменяется переходными древесно-осоковым и древесно-сфагновым, что указывает на переходную роль сообществ в ряду от проточных вахтовых к слабопроточным осоковым и сфагновым.

В **древесно-осоковом переходном торфе** преобладают остатки *Carex rostrata*, весьма обильны *Betula nana* и *Eriophorum vaginatum*. Остатков древесных растений немного. Мхи представлены сфагнами (*Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. aongstroemii* и др.). Отложившие данный торф сообщества имели разреженный древесный ярус, густой травостой из осок, пушицы и кустарничков и рыхлый обводненный сфагновый ковер. В трех случаях торф данного вида слагает нижние слои залежей, еще в одном – слои в центральной части; выше сменяется древесно-пушицевыми и древесно-сфагновыми переходными торфами.

В **древесно-пушицевом торфе** также немного древесных остатков. В среднем около половины всех растительных остатков составляет *Eriophorum vaginatum*, достаточно много *Carex rostrata* и *Betula nana*. Среди остатков мхов много *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum* и *S. fallax*. Этот вид торфа встречен в четырех скважинах, при этом в трех случаях он сменил древесно-осоковый переходный торф, а один раз встречен в нижнем слое залежи. Во всех случаях в верхней части залежи он сменяется древесно-сфагновым, причем чаще всего это объясняется скорее незавершенностью процесса формирования торфа, нежели сукцессией растительности, поскольку в составе последней пушица обильна и по настоящий момент. Все это указывает на устойчивость подобных сообществ и сильную эдификаторную роль пушицы.

Древесно-сфагновый торф преимущественно сложен остатками сфагновых мхов (*Sphagnum angustifolium*, *S. russowii* и др.) а также *Polytrichum* sp. Древесных остатков немного (15%); они представлены елью, березой, реже сосной. Состав травянистых остатков варьирует, чаще других видов преобладают *Carex globularis* и *Eriophorum* sp. Древесно-сфагновые торфа имеют низкую (20–25%) степень разложения; встречаются в верхних частях залежи, зачастую перекрываясь тонким слоем сфагнового очеса; образуют также неглубокие залежи ельников чернично-сфагновых. Сильное варьирование содержания отдельных торфообразователей не позволяет выявить однородную группу материнских сообществ, а разделить данный вид торфа на более мелкие группы невозможно из-за малого количества образцов.

ГЕОБОТАНИКА

Характеристики видов торфа

Остатки растений	Участие (%)	Встречаемость (баллы)	Растения с низкой встречаемостью	
Еловый: n = 10, H = 96 (30–160), R = 40 (40–45), часто с примесью песка				
<i>Picea obovata</i>	48	V	<i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Calliergon</i> spp., <i>Sphagnum girgensohnii</i> , <i>S. teres</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Calamagrostis</i> spp., <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Mniaceae</i> , <i>Drepanocladus</i> spp., <i>Polytrichum</i> spp., <i>Dicranum</i> spp., <i>Meesia</i> spp., <i>Helodium blandowii</i> , <i>Tomenthypnum nitens</i>	
<i>Betula pubescens</i>	18	V		
<i>Equisetum</i> spp.	4	V		
<i>Carex cespitosa</i>	16	V		
<i>Pinus sylvestris</i> ; <i>Carex rostrata</i>	3	IV		
<i>Salix</i> spp.; <i>Sphagnum warnstorffii</i>	2	IV		
Древесно-вахтовый: n = 22, H = 88 (10–165), R = 38 (25–45), часто с примесью песка				
<i>Betula pubescens</i>	23	V	<i>Eriophorum</i> spp., <i>Calliergon</i> spp., <i>Ericaceae</i> , <i>Sphagnum warnstorffii</i> , <i>S. angustifolium</i> , <i>S. fallax</i> , <i>S. girgensohnii</i> , <i>S. teres</i> , <i>S. russowii</i> , <i>S. aongstroemii</i> , <i>S. centrale</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Polytrichum</i> spp., <i>Helodium blandowii</i> , <i>Tomentypnum nitens</i> , <i>Alnus</i> sp., <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>C. chordorrhiza</i> , <i>C. limosa</i> , <i>C. globularis</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Bryum</i> sp., неопр. травы и бриевые мхи	
<i>Pinus sylvestris</i>	9	V		
<i>Picea obovata</i>	8	IV		
<i>Menyanthes trifoliata</i>	28	V		
<i>Equisetum</i> spp.	12	V		
<i>Salix</i> spp.	2	V		
<i>Carex cespitosa</i>	6	IV		
<i>C. rostrata</i>	4	V		
Древесно-осоковый: n = 5, H = 136 (20–195), R = 43 (40–50)				
<i>Betula pubescens</i>	24	V	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Calliergon</i> spp., <i>Comarum palustre</i> , <i>Sphagnum girgensohnii</i> , <i>Calamagrostis</i> spp., <i>Mniaceae</i> , <i>Carex nigra</i> , неопределенные листовенные кустарники	
<i>Picea obovata</i>	29	V		
<i>Salix</i> spp.; <i>Equisetum</i> spp.	3	IV		
<i>Carex cespitosa</i>	31	V		
<i>C. rostrata</i>	2	IV		
Неопределенные травы	4	IV		
<i>Sphagnum (S.) warnstorffii</i>	+	III		
Древесно-травяной: n = 10, H = 30 (0–80), R = 37 (25–40)				
<i>Betula pubescens</i>	23	V	<i>Carex rostrata</i> , <i>C. nigra</i> , <i>C. rhynchophysa</i> , <i>Mniaceae</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Calliergon</i> spp., <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Eriophorum</i> spp., <i>Ericaceae</i> , <i>Drepanocladus</i> spp., неопределенные гипновые мхи	
<i>Picea obovata</i>	21	V		
Неопределенные травы	8	V		
<i>Filipendula ulmaria</i>	9	V		
<i>Comarum palustre</i>	4	V		
<i>Carex cespitosa</i>	5	IV		
<i>Calamagrostis</i> spp.	6	IV		
<i>Salix</i> spp.+ Неопр. кустарники	12	V		
<i>Equisetum</i> spp.; <i>S. warnstorffii</i>	2	III		
Древесно-вахтовый переходный: n = 4, H = 55 (10–90), R = 31 (25–35)				
<i>Betula pubescens</i>	18	V	Неопределенные травы, <i>Calliergon</i> spp., <i>Polytrichum</i> spp., <i>Carex limosa</i> , <i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>S. russowii</i> , <i>S. centrale</i>	
<i>Pinus sylvestris</i>	5	V		
<i>Picea obovata</i> ; <i>Salix</i> spp.	2	III		
<i>Menyanthes trifoliata</i>	45	V		
<i>Carex rostrata</i>	13	V		
<i>Eriophorum vaginatum</i>	4	V		
<i>Sphagnum fallax</i>	1	V		
<i>Equisetum</i> spp.	2	IV		
<i>Ericaceae</i>	+	IV		
<i>Carex lasiocarpa</i>	2	III		
<i>S. aongstroemii</i>	6	III		
Древесно-осоковый переходный: n = 12, H = 94 (20–160), R = 45 (25–60), часто с примесью песка				
<i>Pinus sylvestris</i>	4	V	<i>Salix</i> spp., <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Equisetum</i> spp., <i>Polytrichum</i> spp., <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>C. limosa</i> , <i>C. chordorrhiza</i> , <i>C. paupercula</i> , <i>Sphagnum russowii</i> , <i>S. girgensohnii</i> , <i>S. sect. Subsecunda</i> , <i>S. magellanicum</i>	
<i>Betula pubescens</i>	5	III		
<i>Picea obovata</i>	4	III		
<i>Carex rostrata</i>	29	V		
<i>Eriophorum vaginatum</i>	16	V		
<i>Betula nana</i>	11	V		
<i>Sphagnum angustifolium</i>	6	V		
<i>S. fallax</i>	3	IV		
<i>Ericaceae</i>	+	IV		
<i>Carex globularis</i>	6	III		
<i>C. cespitosa</i> ; <i>S. aongstroemii</i>	1	III		
Древесно-пушицевый переходный: n = 15, H = 53 (10–90), R = 37 (25–60)				
<i>Pinus sylvestris</i>	10	V		<i>Polytrichum</i> spp., <i>Sphagnum aongstroemii</i> , <i>S. russowii</i> , <i>Calliergon</i> spp., <i>Carex globularis</i> , <i>Chamaedaphne calyculata</i> , <i>Vaccinium</i> spp., <i>Rubus chamaemorus</i>
<i>Betula pubescens</i>	5	III		
<i>Picea obovata</i>	4	III		

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Остатки растений	Участие (%)	Встречаемость (баллы)	Растения с низкой встречаемостью
<i>Sphagnum angustifolium</i>	7	V	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	47	V	
<i>Carex rostrata</i> ; <i>Betula nana</i>	11	V	
<i>Ericaceae</i>	+	IV	
<i>S. magellanicum</i>	2	IV	
<i>S. fallax</i>	5	III	
Древесно-сфагновый переходный (n= 6; H = 19 (0–40); R = 22 (20–25))			
<i>Picea obovata</i> .	15	V	<i>Equisetum</i> spp., <i>Betula nana</i> , <i>Salix</i> spp., <i>Carex rostrata</i> , <i>C. lasiocarpa</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Sphagnum fallax</i> , <i>S. magellanicum</i> , <i>S. girgensohnii</i>
<i>Betula pubescens</i>	2	IV	
<i>Pinus sylvestris</i>	7	III	
<i>Sphagnum angustifolium</i>	17	V	
<i>S. russowii</i>	14	IV	
<i>Polytrichum</i> spp.	13	V	
<i>Carex globularis</i>	8	IV	
<i>Vaccinium</i> spp. + <i>Ericaceae</i>	2	V	
<i>Eriophorum</i> spp	2	III	

Примечание: n – число образцов; H – глубина залегания, среднее (min-max), см; R – степень разложения, среднее (min-max), %.

Мы не обладаем данными по палинологическому и углеродному датированию исследованных сообществ. Тем не менее, используя имеющиеся данные по скорости торфонакопления в болотных лесах Северо-Западного региона России (Елина и др., 1984; Кутенков, 2004 и др.), можно оценить примерный возраст исследуемых торфов. Наиболее глубокие слои исследованного низинного торфа, вероятно, имеют возраст порядка 7–9 (возможно, и более) тыс. лет, переходного торфа – 2–3,5 тыс. лет. В нескольких случаях слои однородного низинного торфа имеют толщину 80–140 см, что свидетельствует об отсутствии в составе отложившихся их сообществ существенных изменений на протяжении 4–7 тыс. лет.

Исследования проведены при поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Классификация видов торфа и торфяных залежей. М., 1951. 68 с.

Кутенков С.А. Эколого-ценотическая структура и динамика болотных лесов Карелии: Автореф. дис.... канд. биол. наук, Петрозаводск, 2004. 23 с.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВОГО СОСТАВА АКОНИТОВЫХ ЕЛЬНИКОВ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Кучеров И.Б.

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

Ельник аконитовый (*Aconito-Piceetum*) – ассоциация с господством *Aconitum septentrionale* и сочетанием мезофитов и гигромезофитов в травяном покрове (Василевич, 2004). Будучи приурочена к нижней трети склонов и дну долин ручьев, надпойменным и высоким пойменным террасам, распадкам горных склонов в лесном поясе, карстовым логам, она широко распространена в таежной зоне Евразии от Скандинавии до Прибайкалья. По данным исследований 1995–2007 гг., аконитовым ельникам средней и северной тайги Европейской России присуща региональная неоднородность в силу совокупности климатических, ландшафтно-литологических и исторических причин. Методом доминантно-детерминантной классификации выделены следующие подчиненные синтаксоны (см. табл.), для разграничения которых по каждой из детерминантных групп применен критерий Кокрена (Василевич, 1995).

1. *Subass. aegopodietosum podagrariae* с комплексом бореонеморальных и неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*) в качестве детерминантов. Свойственна преимущественно средней (а также южной) тайге, с рядом анклавов реликтовой (атлантической; Нейштадт, 1957) природы в подзоне северной тайги. Выделяются 2 варианта. 1.1. Карельско-кенозерский (с единичными находками в нижнем течении р. Онеги; распространен также в Скандинавии; Pålsson, 1994) var. Convallaria majalis. Наряду с последним видом и снытью, обильны *Calamagrostis arundinacea*; великопостоянство *Galium triflorum*. Сообщества развиты в основном на силикатных отложениях валдайского возраста.

1.2. Кенозерско-важско-устьянско-северодвинский, с анклавом в среднем течении р. Пинеги, *var. Atragene sibirica*. В числе детерминантов данного синтаксона неморальные виды (*Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*) сочетаются с представителями евросибирского высокотравья (*Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus*, *Valeriana wolgensis*). Если присутствие неморальных видов можно объяснить поволжским влиянием в атлантическом и суббореальном периодах голоцена (Нейштадт, 1957), то многие из евросибирских растений за время послеледниковья, видимо, не успели в своем расселении достигнуть Фенноскандии в силу фактора времени. Сообщества развиты на обнажениях карбонатных или сульфатных горных пород либо в области залегания карбонатной морены, что благоприятствует условиям минерального питания многих требовательных к этому видов, входящих в состав обеих детерминантных групп. Данный вариант особенно типичен для южной тайги Европейской России (где встречается и на силикатных породах; Василевич, 2004), Западной Сибири и далее Алтая (Клеопов, 1990); вероятно, является флороценотически исходным при формировании остальных (в той или иной мере обедненных).

2. *Subass. typicum* отмечена нами как в средней, так и в северной тайге. Неморальные и бореонеморальные виды в ее составе отсутствуют, за исключением *Lathyrus vernus*. Также выделяются два варианта. 2.1. *Var. Cacialia hastata* встречается в бассейнах рек Пинеги и Кулоя, в верховьях р. Печоры, известен также с р. Мезенской Пижмы (Корчагин, 1956) и из верховий р. Вычегды (Колесников, 1985). Для данного синтаксона характерно наибольшее разнообразие представителей евросибирского высокотравья (а также с ним общностью истории расселения чернево-таежных видов типа *Diplazium sibiricum*; Клеопов, 1990) в составе детерминантных групп. На юге региона типична также *Abies sibirica*, на востоке – *Pinus sibirica*. По долине р. Печоры вариант в своем распространении достигает предтундровых редколесий (Самбук, 1932).

**Флористическая дифференциация аконитовых ельников (*Aconito-Piceetum*)
средней и северной тайги Европейской России**

Названия растений	Синтаксоны									
	1 (11)		2 (71)		3 (46)		4 (13)		5 (4)	
<i>Rosa majalis</i>	1	36	0	7	0	6	0	0	0	0
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	8	91	1	21	0	0	0	0	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	5	82	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Galium triflorum</i>	0	45	0	6	0	0	0	0	0	0
<i>Daphne mezereum</i>	1	64	0	63	0	37	0	0	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	1	100	1	68	0	26	0	0	0	0
<i>Carex digitata</i>	1	64	1	73	0	15	0	0	0	0
<i>Lonicera xylosteum</i>	0	36	1	49	0	0	0	0	0	0
<i>Aegopodium podagraria</i>	3	55	6	59	0	4	0	0	0	0
<i>Rhynchospora triquetra</i>	8	91	24	89	22	83	0	31	0	0
<i>Lathyrus vernus</i>	2	73	2	87	1	35	1	8	0	0
<i>Paris quadrifolia</i>	0	55	0	72	0	54	0	8	0	0
<i>Rubus idaeus</i> s. l.	1	45	3	66	1	57	0	0	0	0
<i>Padus avium</i>	1	45	0	45	1	46	0	0	0	0
<i>Rhodobryum roseum</i>	0	55	0	32	0	28	0	8	0	0
<i>Oxalis acetosella</i>	8	100	13	99	14	98	7	62	0	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	7	100	3	94	4	85	4	69	0	0
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	11	91	6	73	7	87	4	62	0	0
<i>Melica nutans</i>	2	82	1	82	1	43	2	69	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	1	91	0	48	0	52	1	92	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	36	0	77	0	22	0	85	0	0
<i>Viola mirabilis</i>	0	9	1	49	0	2	0	0	0	0
<i>Pulmonaria obscura</i>	0	0	2	46	0	0	0	0	0	0
<i>Actaea spicata</i>	0	0	0	38	0	9	0	0	0	0
<i>Ajuga reptans</i>	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0
<i>Asarum europaeum</i>	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0
<i>Crepis sibirica</i>	0	0	1	28	1	35	0	0	0	0
<i>Dryopteris expansa</i> s. l.	0	0	1	39	0	24	0	0	0	0
<i>Stellaria bungeana</i>	0	0	1	10	2	46	0	0	0	0
<i>Atragene sibirica</i>	0	0	3	76	5	93	4	46	0	0
<i>Ribes spicatum</i> s. l.	0	18	2	66	1	59	0	54	0	0
<i>Thalictrum minus</i> s. l.	0	0	1	24	2	67	2	85	0	0
<i>Valeriana wolgensis</i>	0	0	0	13	1	59	2	85	0	0
<i>Ranunculus borealis</i>	0	0	0	34	0	46	4	92	4	100
<i>Veratrum lobelianum</i>	0	0	0	10	1	52	3	77	1	100
<i>Delphinium elatum</i>	0	0	0	17	0	41	0	0	1	75

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ ХХІ ВЕКА

Названия растений	Синтаксоны									
	1 (11)		2 (71)		3 (46)		4 (13)		5 (4)	
<i>Diplazium sibiricum</i>	11	18	2	6	9	35	0	0	0	0
<i>Abies sibirica</i>	0	0	0	14	3	52	0	0	0	0
<i>Cacalia hastata</i>	0	0	0	3	1	54	0	0	0	0
<i>Pleurospermum uralense</i>	0	0	0	6	0	30	0	0	0	0
<i>Pinus sibirica</i>	0	0	0	0	1	20	0	0	0	0
<i>Senecio nemorensis</i>	0	0	0	3	1	41	0	31	0	0
<i>Rhytiadelphus subpinnatus</i>	0	0	0	4	1	20	4	77	0	0
<i>Conioselinum tataricum</i>	0	0	0	1	0	28	0	31	0	0
<i>Viola biflora</i>	0	0	0	1	0	13	1	31	0	0
<i>Ligularia sibirica</i>	0	0	0	1	0	0	1	38	0	0
<i>Rubus arcticus</i>	0	9	0	8	0	31	1	85	1	100
<i>R. chamaemorus</i>	0	0	0	0	0	4	0	23	1	100
<i>Parnassia palustris</i>	0	0	0	0	0	0	0	31	1	75
<i>Salix jenisseensis</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	1	100
<i>Trisetum sibiricum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	100
<i>Salix glauca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	75
<i>Betula nana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	75
<i>Picea abies</i> s. l.	36	100	44	99	43	100	49	100	22	100
<i>Betula pubescens</i>	3	18	11	79	9	72	7	92	29	100
<i>Rosa acicularis</i>	3	45	1	65	3	91	1	85	3	75
<i>Lonicera pallasii</i> s. l.	0	36	1	56	2	83	3	92	0	0
<i>Aconitum septentrionale</i>	13	100	18	99	14	81	4	85	1	100
<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	3	91	3	83	3	83	7	100	4	100
<i>Rubus saxatilis</i>	6	91	7	96	5	83	0	38	0	50
<i>Trientalis europaea</i>	1	100	1	85	2	80	2	92	1	100
<i>Equisetum pratense</i>	2	45	18	86	11	87	1	38	0	50
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3	100	3	82	3	54	8	92	3	100
<i>Filipendula ulmaria</i>	3	36	2	77	1	57	2	92	1	50
<i>Equisetum sylvaticum</i>	5	73	4	58	4	67	8	92	5	100
<i>Trollius europaeus</i>	1	55	1	79	1	43	3	92	1	100
<i>Solidago virgaurea</i> s. l.	2	91	0	55	1	57	2	100	2	75
<i>Orthilia secunda</i>	1	45	1	68	1	52	0	85	1	75
<i>Linnaea borealis</i>	0	45	1	44	3	74	1	62	1	75
<i>Cirsium heterophyllum</i> s. l.	1	82	1	54	1	31	6	100	3	100
<i>Milium effusum</i>	1	36	1	55	1	46	2	54	3	100
<i>Calamagrostis purpurea</i> s. l.	2	27	0	30	5	46	9	100	7	100
<i>Hylocomium splendens</i>	7	73	5	63	15	72	7	69	35	100
<i>Pleurozium schreberi</i>	3	82	2	45	4	41	10	77	4	100
<i>Climacium dendroides</i>	0	0	1	42	1	24	4	62	0	0

Примечание: Синтаксоны (в скобках после номера – количество описаний): 1, 2 – subass. *aegopodietosum*: 1 – var. *Convallaria majalis*, 2 – var. *Atragene sibirica*; 3, 4 – subass. *typicum*: 3 – var. *Cacalia hastata*, 4 – var. *inops*; 5 – subass. *calamagrostietosum*. В левой части колонок – среднее проективное покрытие, в правой – постоянство видов.

2.2. «Обедненный» var. *inops* свойствен югу Тиманского кряжа (Андреев, 1932), а также равнинному водоразделу рек Ижмы и Печоры. Из состава этого синтаксона, по сравнению с предыдущим, «выпадает» ряд представителей высокотравья (*Crepis sibirica*, *Cacalia hastata*, *Pleurospermum uralense*) при одновременном слабовыраженном росте постоянства и обилия *Calamagrostis langsdorffii* (*C. purpurea* s. l.) и *Vaccinium vitis-idaea*. Var. *Cacalia hastata* и var. *inops* отмечены на одних и тех же широтах, притом в сопредельных ландшафтах; оба они известны как на силикатных, так и на карбонатных породах. Возможно, причина их флористической дифференциации кроется в различном уровне стояния весенних вод в поймах больших и малых рек. Расселение преимущественно барохорных видов типа *Pleurospermum uralense* в поймах крупных рек ускоряется благодаря вторичной гидрохории. Вдоль малых водотоков этого не происходит в силу намного меньших масштабов половодья; в результате преимущество при расселении получают анемохорные и эндозоохорные растения.

3. Subass. *calamagrostietosum langsdorffii* описана из района ст. Сивая Маска на северо-востоке Республики Коми (Катенин, 1972). Здесь обилие *Aconitum septentrionale* снижается при сохранении высоких значений постоянства; доминируют *Calamagrostis langsdorffii* и *Geranium sylvaticum*. Исчезают *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium* и ряд других таежно-лесных мезофитов; одновременно диагностическую роль начинают играть гипоарктические виды (*Salix glauca*, *Betula nana* и т. д.). Дифференциация этого синтаксона, очевидно, обусловлена климатически. Однако мы не склонны относить его к иной ассоциации, поскольку позиции евросибирского высокотравья отчетливо выражены и здесь (см. табл.), что указывает на

вероятную общность происхождения (либо, как минимум, сходство путей формирования) упомянутых выше синтаксонов. Видимо, этот же тип сообществ свойствен бассейнам рек Усы и Адзвы.

Для ряда территорий из числа обследованных характерен более чем один синтаксон. Так, в среднем течении Пинеги произрастают как subass. *aegopodietosum* var. *Atragene sibirica* (в известных наперечет логах, в сочетании с дриадово-толокнянковыми сосняками и иными реликтовыми сообществами), так и subass. *typ.* var. *Cacalia hastata* (повсеместно). Для юго-запада Архангельской обл. характерны одновременно var. *Convallaria majalis* (на силикатных супесях) и var. *Atragene sibirica* (на карбонатных суглинках). «Белыми пятнами» на карте распространения перечисленных выше субассоциаций и вариантов остаются район низовий р. Вычегды и практически весь бассейн р. Мезени. Без дополнительных данных нельзя однозначно предположить, какие синтаксоны там представлены.

Автор признателен М.Д. Люблинской (ИЛИ РАН) и С.А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН) за участие в полевых исследованиях, В.И. Василевичу (БИН РАН) за ценные замечания. Работа поддержана грантом РФФИ № 04-04-49280.

Литература

- Андреев В.Н. Лесная растительность южного Тимана // Тр. Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.
 Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28–39.
 Василевич В.И. Травяные ельники Европейской России // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 13–27.
 Катенин А.Е. Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., 1972. С. 118–259.
 Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.
 Колесников Б.П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л., 1985. 216 с.
 Корчагин А.А. Еловые леса западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы // Уч. записки ЛГУ. Сер. геогр. 1956. Вып. 11. С. 111–239.
 Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 405 с.
 Самбук Ф.В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
 Pålsson L. (ed.) Vegetationstyper i Norden. Köbenhavn, 1994. 627 s.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ КАРЕЛИИ

Лаврова Н.Б.

Петрозаводск, Институт геологии Карельского НЦ РАН

Сведения о растительности позднеледниковья приводятся в трудах многих авторов, наиболее полно они освещены в монографии «Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии» (Елина и др., 2000). Но вопросы, касающиеся растительного покрова позднеледникового времени в этих работах не были преобладающими. На территории Карелии представляется возможность проследить начальные этапы ее колонизации растительностью в разнообразных климатических и геолого-геоморфологических условиях.

Для выяснения особенностей формирования растительности позднеледниковья Валдайского оледенения проведен спорово-пыльцевой анализ отложений из донных осадков озер, расположенных в областях развития морен разных стадий оледенения: от вепсовско-крестецкой на юго-востоке до стадий сальпаусселькя на северо-западе республики (Лаврова, 2005), то есть данные по изученным спорово-пыльцевым диаграммам (СПД) рассматривались в хронологическом порядке, отвечающем последовательному освобождению территории Карелии от материкового льда последнего оледенения.

В то время как освобождение южной и юго-восточной Карелии от материкового льда произошло 13 000–14 000 л. н., большинство озер юго-восточной Карелии, расположенных между краевыми образованиями вепсовско-крестецкой (~15 000–14 000 л. н.) и лужской (~13 000 л. н.) стадий оледенения, начали формироваться в начале голоцена и только некоторые – в аллерёде. В озерах южной Карелии, на Олонецкой возвышенности, находящихся между краевыми образованиями лужской и невской стадий (~12 000 л. н.) оледенения, седиментогенез начался не ранее середины аллерёда – начала голоцена (11 500–9 100 л. н.).

Большинство из исследованных водоемов располагаются в областях широкого развития форм рельефа вытаивания мертвого льда, занимающих обширные площади и сформировавшихся при ареальном типе дегляциации. Водоемы возникали не вслед за отступающим краем ледника, а по мере таяния крупных массивов мертвого льда. Таяние массивов погребенного льда в условиях холодного климата позднеледниковья и существования вечной мерзлоты продолжалось в течение тысячелетий и в значительной степени задерживало формирование ландшафтов, развитие гидросети и растительности на обширных территориях. Образование массивов мертвого льда особенно характерно для ранних стадий дегляциации, когда край ледника находился в пределах развития малопрочных песчано-глинистых осадочных пород.

В результате спорово-пыльцевого анализа донных отложений озер выявлены палинологические зоны, соответствующие стадиям среднего дриаса (12 000–11 800 л. н.), межстадиям аллерд (11 800–10 800 лет назад) и позднего дриаса (10 800–10 200 л. н.). Как доминирующий компонент во всех спорово-пыльцевых спектрах позднеледниковья присутствует пыльца древесных. Учитывая данные по концентрации пыльцы (Wohlfarth et al., 2002), особенности формирования позднеледниковых отложений, дальность разноса пыльцы (Лийвранд, 1990), результаты палеоэкологического анализа, разработанного под руководством В.П. Гричука (Гричук и др., 1969), отсутствие макрофоссилий древесных пород, пыльцу *Picea*, *Pinus*, *Betula* sect. *Albae* следует считать дальнезаносной и переотложенной. О формировании спектров в условиях интенсивного переотложения свидетельствует постоянное участие в них дочетвертичных спор.

Доминантом спорово-пыльцевых спектров для времени аллерд является дальнезаносная и переотложенная пыльца *Betula* sect. *Albae*, но при этом субдоминантами палиноспектров юго-восточной Карелии выступает, главным образом, пыльца *Betula nana*, а палиноспектров южной Карелии – пыльца *Artemisia* и разнотравья.

Анализ экологической приуроченности, ценоотических связей и современных ареалов видов растений, определенных по пыльце и макрофоссилиям в разрезах позднеледниковых отложений показал, что ископаемая флора принадлежит разным экологическим группам и характерна для разнообразных местообитаний. Для более полного анализа ископаемой флоры привлечены роды, объединяющие виды со сходной эколого-ценоотической приуроченностью (*Ephedra*, *Larix*). Выяснилось, что первое место занимают виды, характерные для тундровых и лесотундровых сообществ, второе место – виды лесных сообществ, причем половина из них присуща также и тундровым сообществам. Третье место принадлежит видам, тяготеющим к каменистым и щебнистым субстратам, затем следуют виды, свойственные степным сообществам, временным сообществам на грунтах с несформированным или нарушенным почвенным покровом и замыкают ряд виды болотных, прибрежных сообществ и сообществ водоемов.

Анализ распределения видов по географическим элементам флоры показал, что первое место среди пыльцы, обнаруженной в отложениях позднеледниковья Карелии, занимает пыльца бореальных видов растений, что в значительной степени связано с аллохтонным ее характером, на втором месте – пыльца арктоальпийских и гипоарктических видов, менее богато представлены арктические, степные и плюризональные виды.

Большинство определенных по пыльце и макроостаткам видов имеют циркумполярное распространение, на втором месте – виды растений, характеризующиеся европейским ареалом, третье место делят голарктические, циркумбореальные, евразийские виды.

Среди ископаемой флоры присутствуют ксерофиты, мезофиты, гидрофиты, гигрофиты, псаммофиты, петрофиты, гелиофиты.

Хотелось бы отметить, что в настоящее время представители 8 видов и 2 родов растений, определенных по пыльце и макроостаткам, не встречаются на территории Карелии: *Kochia laniflora*, *Kochia prostrata*, *Eurotia ceratoides*, *Melandrium angustifolium*, *Potentilla nivea*, *Saxifraga oppositifolia*, *Thalictrum alpinum*, *Hippophaë rhamnoides*, растения из родов *Ephedra*, *Pleurospermum*. Ограниченное распространение имеют *Cryptogramma crispa*, *Betula cherepanovii*, *Diphasiastrum alpinum* (север республики), *Dryas octopetala* (горно-тундровый пояс лесной зоны), *Sanguisorba officinalis*, *Larix* (юго-восток республики), *Helianthemum*. *Atriplex nudicalis*, *Salicornia herbaceae* произрастают ныне на побережье Белого моря. Как сорные растения встречаются виды рода *Chenopodium* (*C. album*, *C. rubrum*, *C. polyspermum*, *C. foliosum*).

Как явствует из анализа спорово-пыльцевых спектров и эколого-ценоотического анализа ископаемой флоры, растительный покров Карелии имел сложный мозаичный характер и представлял собой сочетание самых разнообразных по экологии палеосообществ (ПС). Судя по низкой концентрации пыльцы, находкам *Cenococcum geophilum* (индикатора оголенных субстратов) (Wohlfarth et al., 2002), пыльцы растений-гелиофитов, растительный покров не был сомкнутым – участки, занятые ПС чередовались с оголенными субстратами.

Видовые определения пыльцы и спор позволили более детально, объективно и достоверно реконструировать ПС позднеледникового времени, природные условия которого не имеют аналогов в современности. Благодаря близости ледникового покрова и крупных приледниковых водоемов, а также вследствие незакрепленности грунтов растительностью, процессы ветровой эрозии и аккумуляции были намного интенсивней, чем в наши дни. Таяние массивов мертвого льда и многолетней мерзлоты сопровождалось процессами солифлюкции – скольжения и оползания грунтовых масс по вечной мерзлоте. Протаивание мерзлых грунтов и захороненных блоков мертвого льда приводило к формированию гляцио- и термокарстового рельефа – сложного сочетания воронок, провалов, холмов и гряд. Таким образом, на обширных участках земная поверхность была не стабильна и быстро изменялась под воздействием солнца, ветра и гравитации. Отметим также, что уровень приледниковых водоемов быстро менялся при общей тенденции к понижению. В результате осушались участки мелководий, как песчаных, так и каменистых.

Отложения среднего дриаса (12 000–11 800 л. н.) выделены лишь в центральной части Онежского озера на основании варвометрических исследований (Демидов, 1993). По палеогеографическим реконструкциям, основанным на строении поверхностных отложений и слагаемых ими форм рельефа, в южной и юго-восточной Карелии в бёллинге и среднем дриасе были чрезвычайно широко распространены поля мертвых льдов (Демидов, 2005). На свободной от блоков мертвого льда территории основной фон ландшафта был представлен оголенными минеральными субстратами с участками ПС с видами, приуроченными к щебнистым и каменистым грунтам и к субстратам с несформированными и нарушенными почвами, а также тундровыми дриадовыми, ерниково-зеленомошными и перигляциальными полярно-маревыми ПС со злаками и набором арктоальпийских ксерофитов.

В аллерёде (11 800–10 800 л. н.), характеризующемся наиболее четким потеплением в рамках позднеледникового времени, по-прежнему широко развиты поля мертвых льдов. Оголенные минеральные субстраты чередовались с участками, занятыми ПС. В юго-восточной Карелии преобладали тундровые (ерниковые и ерниково-зеленомошные), тогда как в южной Карелии, на Олонецкой возвышенности – перигляциальные полярно-маревые, ксерофильные травянистые ПС. Такая дифференциация определена рядом причин – преобладанием суглинистых субстратов в юго-восточной Карелии, наиболее благоприятных для распространения тундровых ПС. Кроме того, таяние массивов мертвого льда, активизировавшееся в условиях относительно теплого климата аллерёда, обеспечивало здесь повышенное увлажнение грунтов. Преобладание на Олонецкой возвышенности песчаной и супесчаной разновидностей морены, обладающей значительной дренирующей способностью, определило преимущественное развитие ксерофильных ПС. В отложениях аллерёда как южной, так и юго-восточной Карелии не были обнаружены макроостатки древесных пород, при этом в спорово-пыльцевых спектрах разрезов южной Карелии отмечается более высокое содержание пыльцы *Betula sect. Albae*. Возможно, в аллерёде здесь уже распространялись редкостойные березовые ПС, что определялось, вероятно, смягчающим влиянием на климат Онежского и Шуйского приледниковых озер. Возможности распространения березовых ПС обусловил и преобладающий здесь вещественный, гранулярный состав морены, оттаивающей быстрее и на большую глубину, чем глинистая и суглинистая морена юго-восточной Карелии.

Новое и значительное похолодание в позднем дриасе (10 800–10 200 л. н.) вызывает очередное наступление ледникового края, известное как стадия сальпаусселькя. Глобальное изменение климата в сторону понижения тепло- и влагообеспеченности привело к деградации редкостойных березовых ПС. В юго-восточной Карелии сократились площади, занятые тундровыми ПС в пользу полярно-маревых. В южной Карелии, на Олонецком плато, доминирующие позиции по-прежнему занимали перигляциальные ксерофильные травянистые ПС.

Таким образом, освобождение южной и юго-восточной Карелии от материкового льда произошло 13 000–14 000 л. н., а распространение растительности началось не ранее среднего дриаса – начала аллерёда (около 12 000–11 800 л. н.). Лимитирующее воздействие на распространение растительности оказывало длительное существование массивов мертвого льда и многолетней мерзлоты.

В центральной и западной Карелии, освободившейся ото льда на протяжении аллерёда и позднего дриаса (11 800–10 200 л. н.), развитие растительности началось почти синхронно времени отступления ледника. Причина кроется в следующем: на заключительных этапах дегляциации Карелии ледник продвигался по прочным кристаллическим породам Балтийского щита и был незначительно обогащен обломками горных пород. В результате не возникало условий для формирования наледникового комплекса отложений и относительно чистый лед таял быстро, без формирования обширных полей мертвого льда.

Начало пребореала было важным рубежом в изменении всей физико-географической обстановки и ознаменовалось нарастанием тепло- и влагообеспеченности, вызвав необратимые последствия в растительном покрове, выразившиеся в распространении древесных ПС. Тем не менее, связь с предыдущей эпохой продолжала существовать и отразилась она в сохранении перигляциальных и тундровых ПС, существовавших вплоть до бореального времени, что во многом объясняется длительной консервацией мертвого льда и многолетней мерзлоты.

Литература

- Гричук В.П., Малыгина Е.А., Моносзон М.Х. Значение палеоботанических материалов для стратиграфии валдайских отложений // Последний ледниковый покров на Северо-Западе Европейской части СССР. М., 1969. С. 57–105.
- Демидов И.Н. Строение ленточных глин и особенности дегляциации Центральной Карелии // Вопросы геологии докембрия Карелии. Петрозаводск, 1993. Вып. 7. С. 127–153.
- Демидов И.Н. Деградация поздневалдайского оледенения в бассейне Онежского озера // Геология и полезные ископаемые Карелии. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 134–142.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковые и голоцен восточной Фенноскандии (Палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 242 с.

Лаврова Н.Б. Флора и растительность позднеледниковья Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.

Wohlfarth B., Filimonova L., Bjorkman L., Brunnberg L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G. Late-Glacial and Early Holocene Environmental and Climatic Change at Lake Tambichozero, Southeastern Russian Karelia // Quaternary Research. 2002. Vol. 58. P. 261–272.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М., Батова Ю.В., Титов А.Ф.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

В последние десятилетия антропогенное воздействие на растительный покров стало серьезной экологической проблемой. В значительной степени оно связано с увеличением выброса в атмосферу различных загрязнителей, в том числе тяжелых металлов (Zn, Mn, Pb, Co, Ni и др.), которые оказывают негативное влияние на растения и могут выступать одной из причин деградации биоценозов. Влияние техногенного загрязнения на лесные экосистемы Карелии исследовано довольно хорошо (Мазная, Лянгузова, 1997; Федоренко и др., 1998; Биоэкологические ..., 2001; Шильцова, Ласточкина, 2004), тогда как луговые фитоценозы в этом отношении практически не изучены. В связи с этим целью нашей работы явилась оценка состояния травянистых сообществ, существующих на загрязненных территориях Карелии.

Для проведения исследования были выбраны сообщества, сформировавшиеся на участках, расположенных вблизи крупных промышленных предприятий и транспортных магистралей г. Петрозаводска и г. Кондопоги. Контролем служил условно «чистый» участок, расположенный в 7 км от центра г. Петрозаводска на территории Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН. Состояние сообществ оценивали по следующим показателям: флористический состав, биоморфологическая и экологическая структура, обилие видов, продуктивность надземной биомассы. О состоянии растений в сообществах судили по изменению морфологических признаков генеративного побега у одного из доминирующих видов – *Dactylis glomerata* L.

В результате проведенных исследований установлено, что в целом на изученных участках произрастает 73 вида сосудистых растений, относящихся к 55 родам и 22 семействам. Высоким видовым разнообразием характеризуются семейства *Asteraceae* (17 видов), *Poaceae* (13 видов), *Fabaceae* (8 видов) и *Rosaceae* (6 видов). Соотношение аборигенных и адвентивных видов составляет 4:1, что свидетельствует о преобладании в этих сообществах видов местной флоры. Из числа адвентивных видов 4 относятся к сегетально-рудеральным, 8 – к рудеральным и 2 – к заносным видам. Среди жизненных форм преобладают травянистые многолетники (85%), доля двулетних и однолетних трав невелика и составляет 4 и 11%, соответственно. По отношению к экологическим факторам большинство видов относятся к мезофитам (78%), мезотрофам (73%) и гелиофитам (78%).

На загрязненных территориях формируются своеобразные по флористическому составу, биоморфологической и экологической структуре травянистые сообщества. В частности, в них отмечается снижение (на 27–40%, по сравнению с контролем, в зависимости от участка) общего количества видов, причем уменьшение видового разнообразия происходит, в основном, за счет представителей лугового разнотравья. Анализ флористического состава показал, что в сообществах, существующих в условиях техногенного загрязнения, также как и в контрольном районе преобладают аборигенные виды (76–88% и 86%, соответственно). В этой группе видов в сообществе из «чистого» района ведущие семейства представлены в следующем порядке: *Asteraceae* = *Poaceae* > *Fabaceae* > *Rosaceae*, тогда как на загрязненных участках он несколько иной: *Poaceae* > *Asteraceae* > *Fabaceae* > *Rosaceae*. На участках вблизи промышленных предприятий доля адвентивных видов оказалась в 2 раза выше (по сравнению с другими участками) и составила 24%. В указанной группе порядок ведущих семейств в сообществах, находящихся вблизи промышленных предприятий, следующий: *Asteraceae* > *Fabaceae* > *Polygonaceae*. Около дорог преобладают виды семейства *Fabaceae*. В «чистом» районе ведущие семейства не выявляются, поскольку каждое семейство представлено равным числом видов. Наиболее активную ценоотическую роль (высокая встречаемость и доминирование) в формировании всех изученных сообществ выполняют *D. glomerata* и *Trifolium pratense* L. На участках около промышленных предприятий усиливается роль таких видов как *Amoria hybrida* (L.) C. Presl, *Arctium lappa* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Melilotus albus* Medik., а на участках около дорог – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *M. albus*, *Tanacetum vulgare* L.

Следует также отметить, что на участках около промышленных предприятий наблюдается изменение биоморфологической и экологической структуры сообществ. В частности, уменьшается (на 17%) доля гемикриптофитов, тогда как доля криптофитов и терофитов, наоборот, несколько возрастает (на 7 и 11%, соответственно). Наряду с этим отмечается увеличение (на 10%) доли видов нетребовательных к уровню минерального питания (олигомезо- и мезоолиготрофов).

Проведенный морфометрический анализ показал, что у растений *D. glomerata*, произрастающих около дорог, наблюдается уменьшение (по сравнению с контролем) высоты побега (на 9–14%, в зависимости от участка), длины и площади листовой пластинки (на 13–43%) и длины соцветия (на 9–20%). Вместе с тем, у растений вблизи промышленных предприятий изученные параметры оказались на уровне контроля или несколько выше. Обнаружено также, что в условиях загрязнения возрастает уровень варьирования таких морфологических показателей как длина и площадь листа, длина соцветия (табл.).

Продуктивность надземной биомассы сообществ, существующих на участках вблизи промышленных предприятий, оказалась на уровне контроля, в то время как на участках около дорог – на 26% ниже.

Вариабельность морфологических признаков (V,%) репродуктивного побега растений *Dactylis glomerata* L.

Признаки	Контроль	Загрязненные участки
Высота генеративного побега	11,6	4,8–12,2
Длина листовой пластинки	11,6	15,6–29,8
Площадь листовой пластинки	25,2	19,6–35,9
Длина соцветия	12,2	17,9–28,8

Таким образом, на основании проведенных исследований установлено, что в условиях техногенного загрязнения формируются своеобразные травянистые сообщества, для которых характерно обеднение видового состава, повышение ценотической роли отдельных видов, усиление уровня варьирования морфологических показателей растений. В сообществах, существующих вблизи промышленных предприятий, изменения затрагивают, главным образом, флористический состав: увеличивается доля адвентивных видов, изменяется биоморфологическая и экологическая структура. В сообществах, расположенных вблизи дорог, происходит уменьшение морфологических параметров растений и продуктивности надземной биомассы, тогда как их состав и структура меняются в меньшей степени.

Работа выполнена при финансовой поддержке Подпрограммы «Биоразнообразие» (Проект 3.5.1.).

Литература

- Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем северо-запада России. Петрозаводск, 2001. 308 с.
 Мазная Е.А., Лянгузова И.В. О репродуктивной способности ягодных кустарничков сосновых лесов северной Карелии в условиях атмосферного загрязнения // Растит. ресурсы. 1997. Т. 33. Вып. 2. С. 45–50.
 Федорев Н.Г., Дьяконов В.В., Литинский П.Ю., Шильцова Г.В. Загрязнение лесной территории Карелии тяжелыми металлами и серой. Петрозаводск, 1998. 47 с.
 Шильцова Г.В., Ласточкина В.Г. Химический состав атмосферных выпадений в зоне влияния Костомукшского железнорудного горно-обогатительного производства (Северная Карелия). Петрозаводск, 2004. 59 с.

ГЕОБОТАНИКА В ФИНЛЯНДИИ ПОСЛЕ А.К. КАЯНДЕРА

Линдхольм Т., Хейккиля Р.

Хельсинки, Институт окружающей среды Финляндии

Введение. А.К. Каяндер основал школу лесной типологии более ста лет назад, примерно в то же самое время, когда в России начал свои работы профессор Морозов. Будучи ботаником, Каяндер использовал мерил лесной продуктивности растительность. Морозов же, как лесник, основывал свою классификацию на свойствах почв, применяя идеи профессора Докучаева. Каяндеровские принципы классификации лесов, а немного позже, и болот, получили широкую известность во всем мире (Sukatshev, 1960).

В Финляндии, находящейся на стыке русской и скандинавской школ геоботаники, существующие традиции отличаются от обеих соседей. Основателем финской геоботаники был Йохан Петер Норрлин (1842–1917). Его идеи (Norrlin, 1871) могут быть замечены в финской классификации лесов (Cajander, 1909) и болот (Cajander, 1913). Затем работы были продолжены многими геоботаниками следующих поколений. Р. Руухиярви (Ruuhijärvi, 1960) и С. Эурола (Eurola, 1962) проводили геоботанические исследования болот. Общее геоботаническое районирование было распространено за границы Финляндии на всю северо-западную Европу (Ahti et al., 1968). Наконец, финские геоботанические исследования были расширены на всю циркумбореальную зону (Tuhkanen, 1984). Согласно финскому подходу, лесная и болотная растительность формируют континуум (Ruuhijärvi & Lindholm, 2006). Окрайковые участки болот с ботанических позиций классифицируются как болота, если там доминируют болотные виды и присутствует торф, даже если в лесоводстве они классифицируются как лес на основе сомкнутости, размеров и прироста древесного яруса.

Классификация лесов и районирование растительности. Финское ботаническое, геоботаническое и лесозоологическое мышление, так же как и болотоведческое, базируются на типологической школе Норрли-на-Каяндера. Базовое определение лесного типа Каяндера (1909, 1949) таково: «Все участки лесной растительности, которые, при условии нормальной густоты и готовности к рубке или близком к тому состоянию более или менее схожи по составу видов растений, должны быть включены в один тип. Сходным образом, все участки леса, чья растительность отличается временно, но не постоянно, от описанных выше лесных типов, только по причинам, например, разницы, происходящей из-за возраста, изреживания или выборочных рубок или смен доминантных видов деревьев и т.д., должны быть включены в тот же тип. Постоянная разница выражается в выделении нового типа леса; если разница заметна, но не столь существенна, то в подтип леса».

Финская система типов леса основана на заключении, что присутствие разных видов растений вызывается экологией местообитаний. Лесные местообитания постоянны, но растительность может меняться, например, в результате лесного пожара или вырубок. Начальная растительность может различаться в некоторой степени, но окончательную структуру растительности всегда будет определять *первичный фактор среды*. Эти факторы не меняются. Вторичными факторами являются состояние древесного яруса, виды деревьев, освещённость и др., и они могут влиять на растительность, не меняя при этом сам лес. Местообитание, характеризующее определённую растительность, также может характеризоваться определённой продуктивностью. На практике идентификация типов леса проходит проще в зрелых лесах, где воздействие вторичных факторов слабее.

Таким образом, все растительные сообщества, которые характеризуются одной продуктивностью, и которые имеют более или менее стабильное состояние в развитии, так называемую, «*нормальную стадию*», могут быть учтены как относящиеся к одному типу леса.

Типы леса изначально были описаны для южной Финляндии, но вскоре стало очевидно, что лесная растительность и продуктивность лесов в северной Финляндии отлична. Сын А.К. Каяндера, Аарно Калела (Kalela, 1961) разработал районирование лесной растительности, которое затем было развито Т. Ахти с соавторами (Ahti et al., 1968) (рис. 1). Районирование лесных типов, принятое в настоящее время, опубликовано Р. Каллиолой (Kalliola, 1973) (табл.).

Основные серии типов леса в разных растительных зонах (по: Kalliola, 1973, с изменениями)

Группы типов леса	зоны				
	Гемибореальная и южная бореальная	Средняя бореальная	Северная бореальная		
			южная подзона	средняя подзона	субальпийская подзона
Бедные сухие	<i>Cladina</i> тип	<i>Cladina</i> тип	<i>Cladina</i> тип	<i>Cladina</i> тип	Субальпийский <i>Empetrum-Lichenes</i> тип
Сухие	<i>Calluna</i> тип	<i>Empetrum-Calluna</i> тип	<i>Vaccinium myrtillus-Calluna-Cladina</i> тип	<i>Vaccinium uliginosum-V. vitis-idaea-Empetrum</i> т.	Субальпийский <i>Empetrum-Lichenes-Pleurozium</i> тип
Умеренно сухие	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> тип	<i>Empetrum- Vaccinium vitis-idaea</i> тип	<i>Empetrum-Vaccinium myrtillus</i> тип	<i>Vaccinium uliginosum-Empetrum-V. myrtillus</i> т.	Субальпийский <i>Empetrum- Vaccinium myrtillus</i> тип
Умеренно увлажненные	<i>Vaccinium myrtillus</i> тип	<i>Vaccinium vitis-idaea- V. myrtillus</i> т. т	<i>Hylocomium-Vaccinium myrtillus</i> тип	<i>Ledum- Vaccinium myrtillus</i> тип	Нет типа
Умеренно богатые травяные	<i>Oxalis-Vaccinium myrtillus</i> тип	<i>Geranium sylvaticum-Oxalis -Vaccinium myrtillus</i> тип	<i>Geranium sylvaticum-Vaccinium myrtillus</i> тип	Нет типа	Нет типа
Богатые травяные	<i>Oxalis-Maianthemum</i> тип и другие	<i>Geranium sylvaticum-Oxalis- Maianthemum</i> тип и другие	<i>Geranium sylvaticum-Dryopteris</i> тип и другие	Нет типа	Нет типа

Районирование болот. Типы болотных массивов Финляндии в основном также были определены Каяндером (Cajander, 1913), затем система типов была доработана Р. Руухиярви (Ruuhijarvi, 1960) и С. Эуролой (Eurola, 1962). После того, как появились аэрофотоснимки хорошего качества, покрывшие всю страну в конце 1970-х годов, районирование болот было пересмотрено (Ruuhijarvi, 1983, Lindholm & Heikkila, 2006) (рис. 2).

Массивы верховых болот разделены на три климатические зоны. В дополнение, также существуют азональные массивы верховых болот, находящиеся в определённых условиях по всей стране, например верховые болота со *Sphagnum fuscum* и болота, облесенные сосной.

Плоские верховые болота типичны для юго-западной Финляндии. Слабо развитые низкие кочки, гряды и мочажины неясно ориентированы на плоском центре массива. Концентрических структур нет. В центре крупных плоских болот есть болотные озёрки. На краях центрального плато ориентация кочек, гряд и мочажин более ясная.

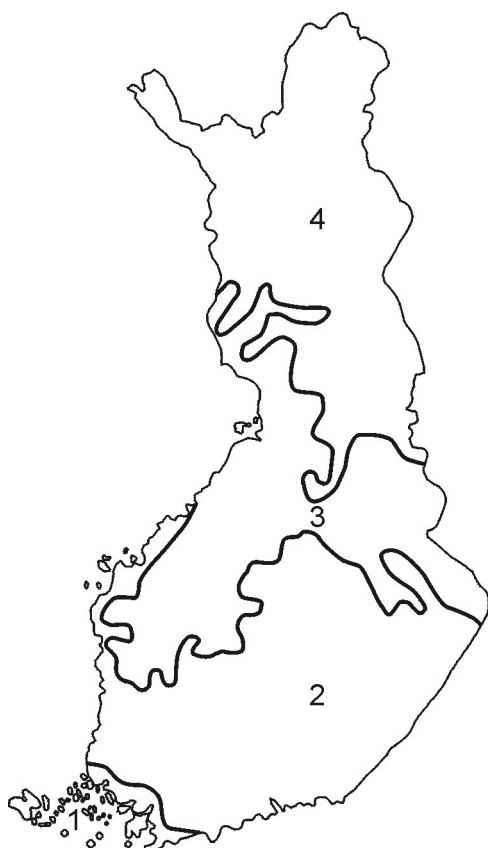


Рис. 1. Лесорастительные зоны Финляндии и смежных территорий (по: Ahti et al., 1968, с изменениями)
1. Гемибореальная, 2. Южнобореальная, 3. Среднебореальная, 4. Северобореальная, 5. Орогемиарктическая.



Рис. 2. Зональное распределение болотных массивов Финляндии (Ruuhijarvi, 1983)

1. Кольцевые и плоские верховые болота, 2. Эксцентрические болота, 3. Осоковые аапа-болота, 4. Мочажинные аапа-болота, 5. Мелкобугристые аапа-болота, 6-7. Бугристые болота и орогемиарктические болота.

Концентрические болота – это выпуклые болотные массивы, образовавшиеся в плоских или слегка наклонённых котловинах. Кочки, гряды и мочажины формируют круги вокруг наиболее высокой точки болота. В самых ровных частях концентрических болот мочажины широкие, а в более наклонённых частях они узкие и вытянутые по контуру.

Эксцентрические болота имеют слабый наклон, следуя за формами минерального дна. Центр не возвышается над окраинами. Кочки, гряды и мочажины направлены перпендикулярно наклону болота.

Аапа-болота – это болотные массивы, которые являются минеротрофными в центральной части, и преимущественно имеют мощную торфяную залежь. На аапа-болота в больших количествах стекает вода с окружающих участков минеральных почв. Несмотря на торфонакопление, аапа-болота могут сохранять свой минеротрофный статус благодаря обильным талым водам, вымывающим гуминовые кислоты весной. Весенний паводок быстро стекает в водотоки с болот, а частично остаётся на них. Когда водяное зеркало стабилизируется в летний период благодаря эвапотранспирации, поверхность болота затвердевает, закрывая поверхность воды, что затрудняет рост кочковых видов сфагновых мхов (см. Tahvanainen, 2005).

На среднетаёжных осоковых аапа-болотах, особенно в южной части зоны, доминирует поверхность в виде сравнительно сухих минеротрофных ровных лужаек. Обычно гряды очень низкие или просто отсутствуют. На крупнейших болотах, особенно в северной Остроботнии, имеются обширные топяные участки с чётко выраженной грядовой структурой. Чем далее к северу, тем структура топей на аапа-болотах выражена чётче.

Для аапа-болот типа «поуникко» характерно, что топи обширны и увлажнены, а гряды формируют неоднородные сетевидные структуры. На окраинах болот также есть верховые участки со *Sphagnum fuscum* и кочки «поуну», сформированные почвенной мерзлотой, полностью не оттаивающей каждое лето.

«Висячие» болота обычно являются частями массивов аапа-болот или отдельными образованиями в холмистых и гористых районах с холодным и влажным климатом и обильными осадками.

Бугристые болота – это гемиарктический тип болотных массивов (Seppälä, 2006). Бугристые болота формируются в условиях континентального климата с холодными зимами, средней годовой температурой ниже -1°C и коротким вегетационным периодом. Осадки немногочисленны и из-за сильных ветров снеговой покров обычно неравномерен. Бугристые болота названы так из-за бугров с ядром вечной мерзлоты.

Понятие **орогемиарктических болот** включает все болота выше границ леса в низкогорьях. Они характеризуются тонким слоем торфа и постоянным влиянием грунтовых и талых вод.

Литература

- Ahti T., Hämet-Ahti L. & Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Ann. Bot. Fennici. 1968. V. 5: P. 169–211.
- Cajander A.K. Über Waldtypen // Fennia. 1909. B. 28. № 2. 175 S.
- Cajander A.K. Studien über die Moore Finnlands // Acta Forest. Fennica. 1913. B. 2–3. 208 S.
- Cajander A.K. Forest types and their significance // Acta Forest. Fennica. 1949. V. 56. 71 p.
- Eurola S. Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1962. B. 33. № 2. 243 S.
- Kalela A. Waldvegetationszonen und ihre klimatischen Paralleltypen // Arch. Soc. Zool.- Bot. Fenn. «Vanamo». 1961. B. 16. Supplementum. S. 65–83.
- Kalliola R. Suomen kasvimaantiede. [The geobotany of Finland]. Porvoo – Helsinki, 1973. 308 p.
- Lindholm T., Heikkilä R. Geobotany of Finnish forests and mires: the Finnish approach / Lindholm T. & Heikkilä R. (eds.). Finland – Land of Mires. The Finnish Environment. 2006. № 23. P. 95–103.
- Norrlin J.P. Om Onega-Karelens vegetation och Finlands jemte Skandinaviens naturhistoriska gräns i öster. [On the vegetation of Onega Karelia and the nature historical eastern boundary of Scandinavia] // Notiser ur Sällskapet pro Fauna et Flora Fennica Förhandlingar. 1871. B. 11. 132 s.
- Ruuhijärvi R. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1960. B. 31. № 1. 360 S.
- Ruuhijärvi R. The Finnish mire types and their regional distribution // Gore A.J.P. (ed.). Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor. Ecosystems of the World 4B. Amsterdam, 1983. P. 47–67.
- Ruuhijärvi R., Lindholm T. Ecological gradients as the basis of Finnish mire site type system // Lindholm T. & Heikkilä R. (eds.). Finland – Land of Mires. The Finnish Environment. 2006. № 23. P. 119–126.
- Seppälä M. Palsa mires in Finland / Lindholm T. & Heikkilä R. (eds.). Finland – Land of Mires. The Finnish Environment. 2006. № 23. P. 155–162.
- Sukatšev V. Metsätyyppien tutkimisen opas [Forest site type guide] // Silva Fennica, 1960. B. 99. 182 p.
- Tahvanainen T. Diversity of water chemistry and vegetation of mires in the Kainuu region, middle boreal Finland / University of Joensuu, 2005. PhD Dissertations in Biology 33. 26 p.
- Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic phytogeographical regions // Acta Botanica Fennica, 1984. V. 127. P. 1–50.

ГАЛОФИТНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ В ПОВОЛЖЬЕ

Лысенко Т.М.

Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна РАН

В лесостепном Поволжье галофитные сообщества встречаются в южной его части. Известны их местонахождения из Ульяновской, Самарской и Саратовской областей, причем в левобережных районах ценозы галофитов имеют большее распространение, чем в правобережных. В более северных регионах Поволжья галофиты встречаются редко и главным образом как заносные растения (Бакин и др., 2000; Гафурова, 2006), не формируя самостоятельных галофитных сообществ.

Проведенные нами в 1994–2007 гг. в лесостепном Поволжье полевые исследования показывают, что ценозы галофитов здесь не переходят на водораздельные пространства и распространены в поймах рек и на понижениях речных террас. Характерной их особенностью является то, что они не занимают больших площадей и образуют растительный покров сложной структуры, формируя экологические ряды, комплексы и сочетания сообществ. В связи с этим возникают сложности их отображения на картах растительности (Никольская, 1984, 1985).

Галофитные сообщества в условиях лесостепной зоны (мы принимаем выделение Е.М. Лавренко (1947) лесостепной области (зоны) как самостоятельной зоны) в Поволжье образованы однолетними и многолетними травянистыми растениями; кроме того, в их составе присутствуют и полукустарнички. Наиболее часто в ценозах доминируют *Glaux maritima* (латинские названия растений приводятся по книге С.К. Черепанова (1995)), *Potentilla anserina*, *Triglochin maritimum*, а также *Camphorosma songorica*, *Plantago cornuti*, *Puccinellia distans*, *Salicornia perennans*, *Suaeda corniculata*, *Suaeda prostrata*, *Tripolium pannonicum*, *Atriplex intracontinentalis* (название этого вида приводится согласно мнению А.П. Сухорукова (2007)); содоминантами – *Artemisia santonica*, *Atriplex patens*, *Cirsium esculentum*, *Geranium collinum*, *Limonium gmelinii*, *Plantago salsa*, *Puccinellia tenuissima*, *Taraxacum bessarabicum*. Кроме того, довольно часто на засоленных почвах в растительных сообществах отмечаются *Allium paniculatum*, *Amoria fragifera*, *Crypsis schoenoides*, *Juncus gerardii*, *Psammophiliella muralis*; редко – *Althaea officinalis*, *Artemisia nitrosa*, *Bassia*

sedoides, *Chartolepis intermedia*, *Kochia prostrata*, *Lepidium latifolium*, *Saussurea amara*, *Spergularia salina*. На черноземах карбонатных и солонцеватых встречаются *Artemisia austriaca*, *Festuca valesiaca*, *Galatella tatarica* и *G. villosa*.

Одним из главных компонентов растительного покрова засоленных почв лесостепи в Поволжье являются сообщества на солончаках луговых с содово-хлоридным и сульфатно-содовым типами засоления, встречающиеся, однако, редко. В поймах рек к ним приурочены ценозы самых солелюбивых растений – сведово-солеросовые (*Salicornia perennans*, *Suaeda prostrata*), млечниково-сведовые (*Suaeda prostrata*, *Glaux maritima*) и торичниково-бескильницевые (*Puccinellia distans*, *Spergularia salina*). В понижениях террас на солончаках встречаются бескильницево-камфоросмовые (*Camphorosma songorica*, *Puccinellia tenuissima*), камфоросмово-бескильницевые (*Puccinellia tenuissima*, *Suaeda prostrata*) ценозы.

Сообщества солончаков образуют экологические ряды и комплексы с ценозами галофитных лугов. В поймах рек лесостепной зоны в Поволжье большее распространение, чем солончаки, получили луговые засоленные почвы. К ним приурочены подорожничково-сантонинопольные (*Artemisia santonica*, *Plantago cornuti*), подорожничково-бескильницевые (*Puccinellia tenuissima*, *Plantago salsa*), полевицево-триостренниковые (*Triglochin maritimum*, *Agrostis stolonifera*), млечниково-триостренниковые (*Triglochin maritimum*, *Glaux maritima*) и одуванчиково-бескильницевые (*Puccinellia distans*, *Taraxacum bessarabicum*) сообщества.

На понижениях речных террас на луговых солонцеватых почвах распространены кермеково-сантонинопольные (*Artemisia santonica*, *Limonium gmelinii*), бескильницево-сантонинопольные (*Artemisia santonica*, *Puccinellia tenuissima*) ценозы. Кроме того, на террасах рек на черноземах солонцеватых отмечались типчаково-понтийскопольные (*Artemisia pontica*, *Festuca valesiaca*) сообщества.

В нижних частях склонов невысоких холмов в Высоком Заволжье на черноземах карбонатных и солонцеватых встречаются солонечничково-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*) и австрийскопольно-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca*) сообщества, представляющие собой галофитный вариант богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степей в Поволжье.

Следует отметить, что с позиций эколого-флористического подхода галофитные сообщества лесостепной зоны в Поволжье изучены недостаточно; в настоящий момент можно лишь сказать, что они могут быть отнесены (высшие синтаксономические единицы приводятся по списку SynBioSys Europe (<http://www.synbiosys.alterra.nl/eu>)) к классам **Thero-Salicornietea** Tx. in Tx. et Oberd. 1958 (порядок **Thero-Salicornietalia** Pignatti 1953, союзы **Salicornion herbaceae** Soy 1933 и **Camphorosmo-Suaedion corniculatae** Freitag et al. 2001), **Festuco-Puccinellietea** Soy 1968 (порядок **Artemisio santoniciae-Limonietalia gmelinii** Golub et Solomakha 1988, союз **Cirsion esculenti** Golub 1994; порядок **Scorzonero-Juncetalia gerardii** Vicherek 1973, союз **Scorzonero-Juncion gerardii** (Wendelberger 1943) Vicherek 1973), **Molinio-Arrenatheretea** Tx. 1937 (порядок **Molinietalia** Koch 1926, союзы **Deschampsion cespitosae** Horvat 1930 и **Potentillion anserinae** Tx. 1947), **Festuco-Brometea** Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hada 1944 (порядок **Festucetalia valesiaca** Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949). Анализ полевого и литературного материалов повлечет за собой выделение новых высших и низших синтаксонов.

Литература

- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.
 Гафурова М.М. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Республики Чувашия // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1268–1274.
 Лавренко Е.М. Европейско-Сибирская лесостепная область // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. С. 87–94.
 Никольская Н.И. Растительность солончаков на «Карте растительности СССР» М. 1:4 000 000 для вузов // Геоботаническое картографирование 1984. Л., 1984. С. 20–25.
 Никольская Н.И. Закономерности в распределении растительности солончаков на территории степной и пустынной областей в пределах СССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 332–340.
 Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
 Suchorukow A.P. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und den benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen USSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (*Chenopodiaceae*) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd. 108 B. Wien, 2007. S. 307–420.
 SynBioSys Europe. Режим доступа: <http://www.synbiosys.alterra.nl/eu>

РОЛЬ МЕЖАЛАСНЫХ ЛЕСОВ В СОХРАНЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ АЛАСНО-ТАЕЖНЫХ ЛАНДШАФТОВ ЯКУТИИ

Лыткина Л.П.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Аласно-таежный ландшафт Якутии является уникальным ландшафтным образованием, не имеющим аналогов в мире, обусловленный редким сочетанием эколого-географических факторов и характеризующийся

суровыми климатическими условиями, сплошным распространением многолетнемерзлых пород в сочетании со степно-пустынной сухостью.

Аласно-таежный ландшафт расположен на обширной Центрально-Якутской равнине, которая состоит из двух крупных географических районов: Лено-Амгинского и Лено-Вилнойского междуречий. Наши исследования проведены в Лено-Амгинском междуречье, где для данного вида ландшафтов характерны глубокие, в основном термокарстовые аласы на суглинистых отложениях (Аболин, 1929 и др.) и широко развит так называемый «ледовый комплекс», образованный мощными подземными жильными льдами, залегающими с глубины 1,0–2,5 м. В среднем мощность многолетнемерзлых пород составляет 100–300 м (Соловьев, 1962; Иванов, 1984 и др.). В области развития аласного рельефа выделяют: относительно обширные равнинные участки – межаласье (положительные формы рельефа) и отрицательные, врезанные в межаласье формы рельефа – аласы. Широкое распространение подземных жильных льдов на ледовом комплексе междуречья приводит к деформации почвогрунтов, образованию термокарстовых просадок, провалов и т. д. Начинается деградация ледового комплекса и разрушение межаласья, что в конечном итоге приводит к образованию аласных форм рельефа на данной территории. Считается, что развитие ледового комплекса на данной территории обусловило распространение аласно-таежного ландшафта (Соловьев, 1962; Босиков, 1991 и др.).

Большая часть лесов территории сформированы в межаласных пространствах, образованных между многочисленными аласами – степными ландшафтами посреди тайги. В этих обстоятельствах лиственные леса, составляющие по занимаемой площади до 88% из 72% лесистости территории (Леса..., 1994), имеют полифункциональное, прежде всего, ландшафтоформирующее и ландшафтостабилизирующее значение. Немаловажна их роль и в поддержании экологического и биологического разнообразия территории. С учетом достаточно высокой заселенности района исследования эти леса выполняют и важную социальную функцию.

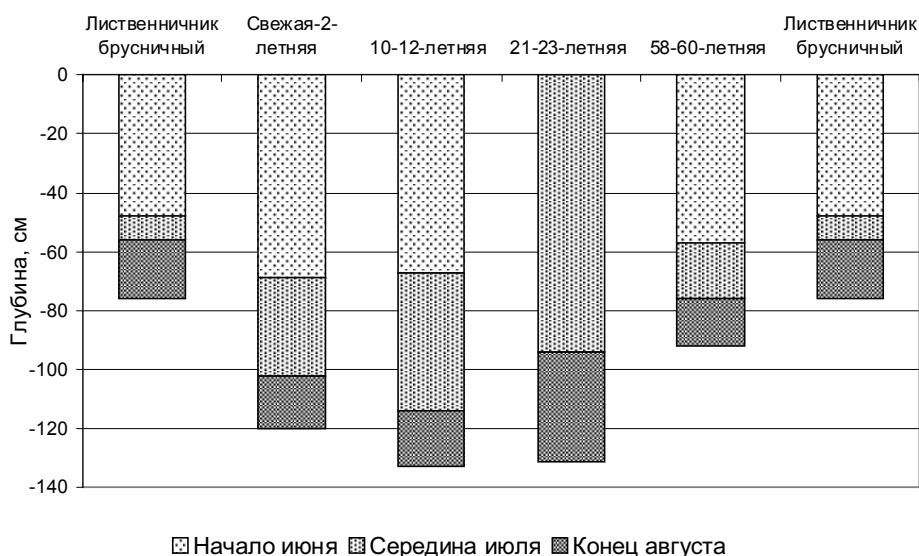
Лиственные леса, наиболее приспособленные к суровым условиям существования, в то же время чрезвычайно чувствительны к воздействию любых факторов (лесные пожары, вырубki, раскорчевки др.). Природные особенности территории (сочетание многолетней мерзлоты с недостатком атмосферного увлажнения и засушливым климатом), давняя история хозяйственного освоения и во многом связанного с этим влияние пожаров на растительный покров наложили свой отпечаток на состояние лиственных лесов. По свидетельству ряда исследователей (Аболин, 1929; Уткин, 1965) пожары еще в 16–17 веках имели широкое распространение и совпадали по времени на огромных территориях – от Якутии до южной части Дальнего Востока. Этому способствовали как природные условия, так и традиционное природопользование. В результате природные экосистемы выработали механизмы, снижающие эффект влияния пожаров на них. В числе таких механизмов можно назвать доминирующее положение лиственных лесов в экосистемах Северо-Востока Азии, которые показывают удивительно тонкую структурно-функциональную связь их с условиями среды обитания и динамикой ведущих экологических факторов. Более того, пожары встали в один ряд с естественноисторическими факторами и способствуют динамике лиственных лесов.

Однако особенности природопользования (прежде всего учащение пожаров) в течение последних 70–80 лет усугубили положение этих лесов. Так, площадь лесных пожаров за последние годы в период с 1998 по 2005 гг. по сравнению с периодом 1990–1997 гг. увеличилась в 5,2 раза, число пожаров – в 1,3 раза (Лыткина, Протопопова, 2006). Соответственно в результате этого в лесах региона увеличились площадь и количество гарей.

С учетом ландшафтообразующей роли лесов нарушения (лесные пожары, вырубki) последних обуславливают негативные тенденции антропогенных изменений в аласно-таежных ландшафтах Центральной Якутии. Деградация растительности лесов в результате лесных пожаров, вырубок, раскорчевок под сельскохозяйственные угодья, пашни, также и обезлесивание больших площадей приводят к нарушению водного режима всей экосистемы, в результате которого происходит нарушение устойчивости экологического равновесия всего аласно-таежного ландшафта, что нередко приводит к термокарстовым процессам – образованию просадочных и провальных форм рельефа, заболачиванию, задержке лесовосстановления на десятки лет. В этой связи восстановление межаласных лесов является основой сохранения устойчивости ледового комплекса в таежной зоне, равно как и аласно-таежного ландшафта.

Исследования межаласных лесов на ледовом комплексе нами проведены в течение 7 лет (1998–2004 гг.) в Мегино-Кангаласском и Таттинском улусах в наиболее распространенных типах леса – в лиственныхниках брусничного ряда. В качестве дестабилизирующего фактора выбраны лесные пожары с разной давностью возникновения, в результате которых образовались разновозрастные гары (1–2, 10–12-ти, 20–23-х, 58–60-летних). Исследования проведены маршрутными и стационарными способами с использованием общепринятых лесоводственно-геоботанических методов с закладкой пробных площадей.

Результаты исследования выявили следующие закономерности. При полном уничтожении или нарушении подстилки и растительного покрова после пожаров в лесах происходит трансформация различных компонентов лесного биогеоценоза, заметно меняются тепловой, водный и мерзлотный режимы почв. Наглядным примером изменения почвенных условий может служить мощность сезонно талого слоя. На гарях в первые годы создаются благоприятные условия для интенсивного прогревания почвы. В результате уменьшения затеняющей способности крон деревьев, напочвенного покрова и хорошего поглощения солнечной радиации зачерненной поверхностью гары, увеличивается поступление прямой солнечной радиации (Тарабукина, Саввинов, 1990), которое приводит к повышению температуры почвы и изменению уровня мерзлоты. Мощность сезонно талого слоя на гарях в среднем увеличивается на 0,3–0,8 м по сравнению с лесом (рис.).



Глубина сезонного протаивания почвы на разных стадиях сукцессии гарей
(по средним значениям за 2002–2004 гг.)

Нами установлено, что большую роль в стабилизации измененных условий играет восстановление живого напочвенного покрова. По мере зарастания гари растительностью в ходе сукцессии (с возрастом гари) начинается стабилизация измененных условий на гарях. Этот обратный процесс – охлаждение почвы в межаласных лесах, начинается через 20–25 лет после пожара, тогда как после пожара происходит обратный процесс – деградация (оттаивание) уровня мерзлоты.

Условия, складывающиеся после пожаров (тепловая мелиорация, обогащение зольными веществами, уничтожение живого напочвенного покрова), благоприятствуют формированию растительного покрова на гарях. Биологические особенности лиственницы также способствуют быстрому распространению и заселению гарей. В исследованных лесах межаласья восстановление лесной растительности происходит по схеме быстрого восстановления (сингенеза) без замены основного эдификатора – лиственницы.

Таким образом, можно утверждать, что межаласные леса играют огромную роль в сохранении устойчивости ледового комплекса. Для их сохранения необходимо разработать меры по их охране, успешному восстановлению после нарушений и охране от воздействий человека.

Литература

- Аболин Р.И. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилуйской равнины // Тр. Комис. по изучению ЯАССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1929. Т. 10. 378 с.
- Босиков Н.П. Эволюция аласов Центральной Якутии. Якутск, 1991. 127 с.
- Иванов М.С. Криогенное строение четвертичных отложений Лено-Амгинской впадины. Новосибирск, 1984. 125 с.
- Леса среднетаежной подзоны Якутии. Якутск, 1994. 140 с.
- Лыткина Л.П., Протопопова В.В. Лесные пожары как экологический фактор формирования лесов Центральной Якутии // Наука и образование. 2006. № 2 (42). С. 50–56.
- Соловьев П.А. Аласный рельеф Центральной Якутии и его происхождение // Многолетнемерзлые породы и сопутствующие им явления на территории ЯАССР. М., 1962. С. 38–53.
- Тарабукина В.Г., Саввинов Д.Д. Влияние пожаров на мерзлотные почвы. Новосибирск, 1990. 120 с.
- Уткин А.И. Леса Центральной Якутии. М., 1965. 208 с.

АГРОФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ КАЗАНСКОЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ

Любарский Е.Л.

Казань, Казанский государственный университет

Казанская геоботаническая школа, сформировавшаяся в 60-х – 70-х годах XIX века при Казанском Императорском Университете (Марков, 1980; Любарский, 2002) наряду с изучением природной растительности

лесов, лугов, степей и болот значительное внимание всегда уделяла и исследованию полевой растительности. Еще Н.Ф. Леваковский (1872) в своих экспериментальных исследованиях взаимоотношений между растениями отмечал особую живучесть полевых сорняков и их повышенные возможности конкурентной борьбы в полевом растительном сообществе. Позднее А.Я. Гордягин (1921) представил обзор полевой растительности на территории Татарской республики, рассмотрел историю ее становления с древнейших времен, особенности конкурентных отношений между культивируемыми растениями и сорняками в полевых растительных сообществах. М.В. Марков, начиная с 1925 г., во время своих экспедиций по территории Татарии провел масштабные геоботанические обследования не только лесной, луговой и степной, но и полевой растительности. Эти материалы нашли отражение во многих его публикациях (Марков, 1948 и др.).

Особенно активно агрофитоценологическое направление исследований стало развиваться в Казани в 60-е годы XX столетия под руководством профессора М.В. Маркова, являющегося фактически одним из основоположников агрофитоценологии как раздела геоботаники.

В 1962 г. М.В. Марков организует в Казани 1-ю Всесоюзную научную конференцию по вопросам экспериментальной геоботаники, где он выступает с докладом об опыте изучения взаимоотношений между растениями в чистых посевах культивируемых растений. Подробнее этот материал изложен им позднее в серии статей (Марков, 1965 и др.), в которых рассматриваются характерные особенности агрофитоценозов, их основные компоненты. Особое внимание уделяется доминирующим в агрофитоценозах культивируемым растениям, их ведущей средообразующей роли в ценозе, влиянию на них обработки почвы, удобрений и других факторов антропогенного воздействия. Обсуждается вопрос об оптимальной густоте и структуре посева или посадки культурных растений, отмечается возрастание роли среднеразвитых растений при загущении посева, проблема взаимоотношений между культурными и сорными растениями, проблема создания смешанных посевов или посадок полевых культур, особенности различных компонентов агроэкосистемы во взаимоотношениях с растениями. Все эти вопросы обсуждаются с агрофитоценологических позиций и с анализом полученных в результате проведенных М.В. Марковым и его сотрудниками наблюдений и экспериментов. Этим вопросам посвящены и опубликованные работы ряда учеников и сотрудников М.В. Маркова. Так, А.Л. Паршакова (1964) выявила существенную разнокачественность семян в колосе растения чистосортной яровой пшеницы в зависимости от положения их в колосе и влияние этой разнокачественности на последующую дифференциацию развивающихся из них растений, которая усугубляется далее условиями существования растений. В ряде других работ рассматривается влияние эколого-фитоценологических условий и густоты и структуры посева на развитие, дифференциацию и взаимоотношения культурных растений в посевах подсолнечника (Марков, Казанцева, Иванова, 1965), кукурузы (Добрецова, 1965) и других культур.

В апреле 1967 г. М.В. Марков организует в Казани 1-е межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии, собравшее многочисленных исследователей агрофитоценозов в СССР, на котором и происходит оформление агрофитоценологии как науки об агрофитоценозах и на котором Казанскими ботаниками представлена серия докладов М.В. Маркова и его учеников и сотрудников, позднее опубликованных в виде развернутых статей. В работах М.В. Маркова (1969 и др.) агрофитоценология рассматривается как раздел геоботаники и агрофитоценоз как основной объект изучения агрофитоценологии, и обобщается опыт проведения стационарных и экспериментальных исследований агрофитоценозов Казанскими геоботаниками. А.С. Казанцева, Т.Н. Добрецова (1969) выявили различия в поведении ряда сорняков в условиях их развития в посевах различных культур. Р.Ш. Саяпова (1969) изучила структуру посевов картофеля в условиях различного размещения растений на поле. Е.Л. Любарский (1969) провел экспериментальные исследования взаимоотношений пырея ползучего с различными культурными растениями и длиннокорневищными злаками, выявив его высокую конкурентоспособность. Н.П. Арискина, Н.Ф. Закирова (1969) изучили особенности поражаемости кукурузы пузырчатой головней в чистых и смешанных (с кормовыми бобами) посевах. На Казанском совещании 1967 г. были определены и те научные центры, которые должны были взять на себя роль организаторов исследований в области тех или иных проблем агрофитоценологии. Кафедре ботаники Казанского университета было поручено продолжать разработку теоретических основ агрофитоценологии.

Совещание 1967 г. дало значительный импульс для дальнейшего активного развития агрофитоценологических исследований на всей территории СССР. И уже через 2 года, в июне 1969 г., на Всесоюзном совещании по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах в Минске на пленарном заседании и на агрофитоценологической секции было заслушано 55 докладов по результатам агрофитоценологических исследований, охвативших большой круг проблем агрофитоценологии, в том числе 11 докладов, представленных Казанскими геоботаниками. На Минском совещании по инициативе М.В. Маркова был принят первый пятилетний план (1971–1975 гг.) развития агрофитоценологии в СССР, включивший в себя 13 основных проблем, подлежащих разработке. За Казанскими геоботаниками вновь была закреплена проблема разработки теоретических основ агрофитоценологии.

В 70-х гг. появилась новая серия развернутых публикаций Казанских геоботаников по результатам агрофитоценологических исследований. В вышедшем в Казани сборнике «Вопросы агрофитоценологии» (1971), М.В. Марков рассматривает некоторые теоретические и методические аспекты агрофитоценологии, В.В. Туганаев экобиогеографически характеризует сорно-полевую флору предкамских и восточных районов Татарии, А.С. Казанцева дает развернутый обзор и характеристику основных агрофитоценозов Предкамских районов ТАССР, С.А. Маркова, А.Л. Паршако-

ва, Е.И. Михайлова и С.Н. Неуструева обсуждают полученные ими материалы о взаимоотношениях культурных и сорных растений в агрофитоценозах Татарии, Н.П. Арискина, Н.Ф. Закирова и Я.С. Вахлакова представляют результаты своих исследований болезней ряда сельскохозяйственных растений в условиях агрофитоценозов на территории Татарской Республики. В 1972 г. вышел в свет подготовленный М.В. Марковым первый в СССР учебник «Агрофитоценология», в котором рассматривается видовой состав агрофитоценозов и агробиогеоценозов, структура агрофитоценозов, особенности их местобитаний, взаимоотношения между компонентами агрофитоценозов, изменчивость и смены агрофитоценозов и их доминантно-флористическая классификация. Здесь же кратко описывается процесс становления агрофитоценологических исследований в СССР и намечаются основные направления дальнейшего развития этих исследований. Этот учебник позднее был переведен и на польский язык и опубликован в 1978 году в Варшаве. В вышедшем в Казани сборнике «Агрофитоценологическое исследование паров как предшественников озимой ржи» (1975) М.В. Марков предлагает программу исследования взаимоотношений между растениями в агрофитоценозе и обсуждает возможности управления этими взаимоотношениями, Т.А. Терехина и А.С. Казанцева, обсуждают полученные ими результаты стационарных и экспериментальных исследований влияния чистых и занятых паров на засоренность почвы семенами сорных растений и на следующие в севообороте за парами агрофитоценозы озимой ржи, А.С. Казанцева, С.А. Маркова, М.В. Марков и З.И. Макарова приводят результаты исследований поведения ряда видов сорных растений в системе пар – озимая рожь, С.Н. Неуструева рассматривает влияние пожнивных остатков парозанимающих культур на всхожесть семян некоторых сорных растений, В.В. Туганов предлагает экскурс в историю распространения паровой системы земледелия в Среднем Поволжье.

В январе 1977 г. на Всесоюзном совещании агрофитоценологов на Агробиостанции Московского университета по инициативе М.В. Маркова был принят второй пятилетний план развития агрофитоценологии в СССР (1976–1980), в котором запланировано участие в разработке различных вопросов агрофитоценологии 26 различных подразделений ВУЗов и НИИ. Кафедре ботаники Казанского университета поручена под руководством М.В. Маркова «Разработка теоретических основ агрофитоценологии и методов маршрутных и стационарных исследований агрофитоценозов» (Марков, 1980: 98).

В 1978 г. в Казани вышла коллективная монография Казанских агрофитоценологов «Агрофитоценоз, его специфика и структура» (научн. ред. М.В. Марков), в которой обобщаются проведенные соавторами многолетние маршрутные, стационарные и экспериментальные исследования агрофитоценозов. Особое внимание уделяется рассмотрению специфики культурных и сорных растений, взаимоотношениям между ними и возможности управления этими взаимоотношениями в направлении усиления средообразующей роли культурного растения в целях ликвидации засоренности посевов. С 1951 по 1978 гг. в Казани под руководством М.В. Маркова защитили кандидатские диссертации агрофитоценологического направления 15 его учеников, двое из которых (В.В. Туганов и Т.А. Терехина) далее посвятили агрофитоценологическим исследованиям и свои докторские диссертации и развернули основательные агрофитоценологические исследования в Удмуртском (Туганов) и в Алтайском (Терехина) университетах.

В своих последних работах (1980, 1983) М.В. Марков уделяет особое внимание истории, содержанию и перспективам агрофитоценологических исследований, особенно подчеркивая, что «Агрофитоценологическими исследованиями необходимо считать лишь те, которые основываются на изучении видового состава, структуры и системы взаимоотношений между компонентами агрофитоценоза, его биоценотической среды» (Марков, 1980: 95), и что в дальнейших агрофитоценологических исследованиях необходим более полный и глубокий системный подход, который требует проведения исследований на уровне агроэкосистем.

Начиная с 80-х гг. объем агрофитоценологических исследований в Казани значительно уменьшился. Продолжается изучение структуры агрофитоценозов и агроценопопуляций культурных и сорных растений, семенной продуктивности и сезонного развития основных видов сорных растений. Изучаются взаимоотношения между растениями в агрофитоценозах. Рассматриваются и некоторые теоретические вопросы агрофитоценологии: обсуждается содержание понятий «Фитоценоз» и «Агрофитоценоз», обосновывается правомерность и адекватность изучаемому объекту доминантно-флористической классификации агрофитоценозов (Любарский, 1991). Намечается дальнейшее расширение агрофитоценологических исследований. Однако самый важный результат Казанского активного агрофитоценологического периода (1960–1980 гг.) заключается в том, что он дал мощный импульс интенсивному развитию агрофитоценологических исследований на всей территории СССР – СНГ.

Литература

- Агрофитоценоз, его специфика и структура / Под ред. М.В. Маркова. Казань, 1978. 148 с.
 Агрофитоценологическое исследование паров как предшественников озимой ржи / Под ред. М.В. Маркова. Казань, 1975. 126 с.
 Арискина Н.П., Закирова Н.Ф. Динамика поражаемости кукурузы пузырчатой головней в чистом и смешанном посевах // Материалы 1 Межвуз. научн. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань, 1969. С. 126–135.
 Вопросы агрофитоценологии / Под ред. М.В. Маркова. Казань, 1971. 196 с.
 Гордягин А.Я. Растительность Татарской Республики // Географическое описание Татарской С. С. Республики. Ч. 1. Природа края. Казань, 1921. С. 143–222.

- Добрецова Т.Н.* О взаимоотношениях растений в чистых посевах кукурузы различной густоты стояния // Экспериментальная геоботаника. Казань, 1965. С. 190–205.
- Казанцева А.С., Добрецова Т.Н.* Условия жизни сорных растений в посевах разных культур // Материалы 1 Межвуз. научн. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань, 1969. С. 92–100.
- Леваковский Н.Ф.* К вопросу о вытеснении одних растений другими. II. Значение семян и подземных частей растений, находящихся в почве // Труды Общ. естествоиспытателей при Императорском Казанском университете, 2. 1872. С. 17–31.
- Любарский Е.Л.* К изучению взаимоотношений пырея ползучего с другими растениями // Материалы 1 Межвуз. научн. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань, 1969. С. 110–115.
- Любарский Е.Л.* Агрофитоценоз – фитоценоз // Материалы Всесоюзн. совещ. «Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности». Ижевск, 1991. С. 87–92.
- Марков М.В.* Растительность Татарии. Казань, 1948. 128 с.
- Марков М.В.* Экспериментальное изучение путей управления взаимоотношениями между растениями в посевах культурных растений // Экспериментальная геоботаника. Казань, 1965. С. 136–189.
- Марков М.В.* Агрофитоценоз как основной объект изучения агрофитоценологии, науки об искусственных посевах растений // Материалы 1 Межвуз. научн. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань, 1969. С. 3–15.
- Марков М.В.* Агрофитоценология. Казань, 1972. 270 с.
- Марков М.В.* Ботаника в Казанском университете за 175 лет. Казань, 1980. 104 с.
- Марков М.В.* Агрофитоценоз как биосистема. Казань, 1983. 64 с.
- Паршакова А.Л.* К вопросу о разнокачественности семян в пределах одного соцветия чистосортного растения в связи с проблемой взаимоотношений между растениями в чистых посевах // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань, 1964. С. 30–68.
- Саянова Р.Ш.* Структура посевов картофеля в условиях различного размещения растений на поле // Материалы 1 Межвуз. научн. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань, 1969. С. 25–29.

КАРТОГРАФИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОСНОВЕ НАЗЕМНЫХ И ДИСТАНЦИОННЫХ ДАННЫХ

Мавленкова Е.В.¹, Пузаченко М.Ю.², Черненко Т.В.¹, Тихонова Е.В.¹

¹ Москва, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

² Москва, Институт по проблемам экологии и эволюции РАН

Изучалось состояние северотаежных бореальных лесов в Мурманской области на Кольском полуострове. Специфика модельной территории (Мончегорский район) состоит в высокой динамичности процессов трансформации растительного покрова в окрестностях источника аэротехногенного загрязнения – горно-металлургического комбината «Североникель». Продолжительное действие металлургического производства (ежегодные выбросы составляли – соединения серы до 288 тыс. т и пыль до 11 тыс. т) вызвало глубокие негативные преобразования природных сообществ на больших территориях, хорошо диагностируемые как наземными, так и дистанционными методами. В настоящее время отмечены признаки позитивной динамики состояния растительного покрова, связанные с уменьшением объемов выбросов с начала 1990-х гг., сменой высокосернистых норильских руд на файнштейн из местных малосернистых руд, с переводом цеха плавки никеля на комбинат «Печенганикель», а также с заменой старого оборудования и технологий.

Основной целью настоящей работы являлось изучение структуры растительного покрова в окрестностях источника атмосферного загрязнения и выявление особенностей пространственного распределения растительности в зависимости от природных и антропогенных факторов. Рассмотрение ландшафтного покрова как сложного комплекса геосистем, состоящих из ряда взаимосвязанных подсистем, позволяет использовать их оптико-физические свойства, проявляющиеся на спектрально-космических изображениях, для интерпретации состояния всего природного комплекса и отражения его характеристик в картографических моделях территории (Востокова, 1984). Первая оценка нарушенности растительного покрова в результате загрязнения ГМК «Североникель» с использованием данных дистанционного зондирования (ДДЗ) была сделана О.В. Тутубалиной и Е.А. Шипигиной (2003). В основе выполненной карты современного состояния растительности водосбора озера Имандра (м 1:500 000) применялись методы, в значительной степени опирающиеся на визуальное дешифрирование и экспертные оценки с использованием цифровой модели рельефа (ЦМР) при расчете классификации. В задачи нашей работы входило представление более детальной классификации растительного покрова в окрестностях комбината на основе интерполяции характеристик растительности в точках описаний на территорию с помощью более полного использования ДДЗ и ЦМР.

Согласно общей схеме оценки состояния растительного покрова, основными информационными составляющими являются ДДЗ, данные лесоустройства и полевых исследований, а также базовые картографические материалы. Оценка состояния растительного покрова с использованием методов дистанционного зондирования состояла из следующих этапов: предварительная обработка изображения, комплекс полевых работ, расчет морфометрических характеристик на основе ЦМР, сопряженный количественный анализ спектрально-сканерной съемки и полевых

данных, визуализация параметров (индикаторов) состояния растительного покрова в ГИС среде. Для получения основы расчета характеристик наземного покрова – обучающей выборки были использованы локальные данные геоботанических описаний (размер пробной площади 25×25 м; $n=250$). Согласно Ю.Г. Пузаченко (2004), наиболее эффективным статистическим способом интерполяции точечных полевых данных в пространстве спектральных значений каналов и значений высот по ЦМР является пошаговый дискриминантный анализ. Входными переменными для дискриминантного анализа являются спектральные яркости каналов космоснимка и рассчитанные на их основе индексы отражательных способностей каналов, относительные высоты по ЦМР и морфометрические характеристики рельефа. Нами использовались материалы спектральной съемки Landsat 7, находящиеся на сайте Global Land Cover Facility университета штата Мериленд (США), и ЦМР, полученная на основе топографических карт с помощью ErdasImagine 8.5.

При автоматизированном определении характеристик наземного покрова существенным является выявление оптимального набора классов, выявляемых с достаточным уровнем достоверности и соразмерных пространственному масштабу изучаемой территории. Верхними классификационными единицами служили типы наземного покрова (горные тундры, редколесья, леса, вырубки, гари, болота, поймы, водоемы, техногенные пустоши), выделенные на основе эколого-физиономической классификации и признаки которой наиболее приемлемы при дешифрировании космической информации по составу и структуре растительных сообществ. Нижними классификационными единицами выделены типологические категории в ранге групп ассоциаций. Среднее число описаний в каждом классе составило от 5 до 20. Итогом исследований является классификационная карта растительного покрова с учетом его антропогенной трансформации (м 1:200 000) на территорию площадью 3100 км².

Согласно проведенному ранее зонированию территории (Черненко и др., 1995), на территории сильно трансформированных экосистем (импактная зона) на плоских и пологих поверхностях террас на высоте 150–200 м н. у. м. наибольшее распространение имели техногенные пустоши, сочетания сообществ из березняков с ивой кустарничково-луговиковых и полумертвопокровных кустарничково-разнотравных и кустарничково-луговиковых; в зоне березовых редколесий (выше 200 м н. у. м.) также отмечены техногенные пустоши, кустарничково-луговиковые и кустарничково-полумертвопокровные сообщества. Гигроморфные местообитания в нижних частях склонов: депрессии, озерные котловины и речные долины – заняты болотами и отличались большей устойчивостью.

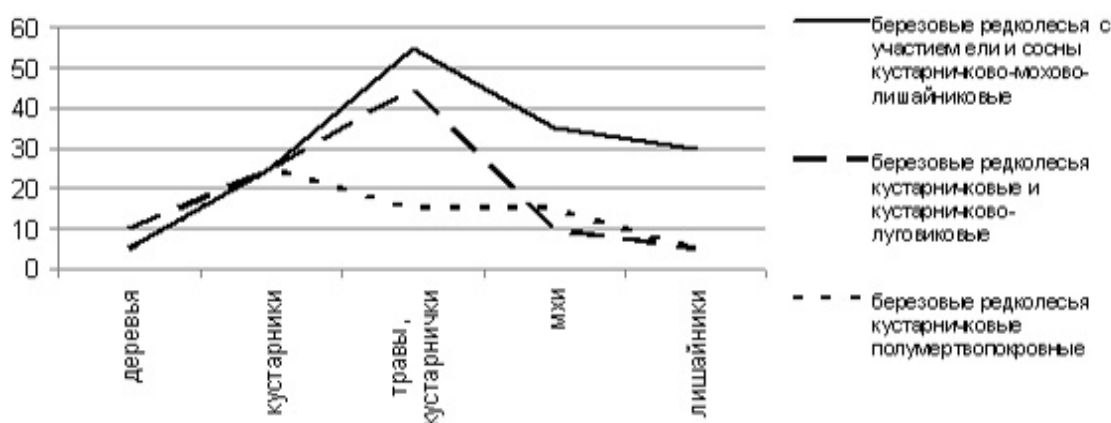
В буферной зоне частичного разрушения экосистем в средних частях склонов в составе сосновой, еловой и березовой формационных групп наиболее распространенными являлись кустарничковые, лишайниковые и кустарничково-зеленомошно-лишайниковые (на внешней границе), кустарничково-луговиковые и кустарничково-лишайниковые сообщества. Граница березовых редколесий располагалась выше – около 300 м н. у. м., в составе древесного яруса принимали участие ель и сосна.

Лесная растительность фоновой зоны характеризуется сравнительно меньшим типологическим разнообразием и представлена в ненарушенных контрольных местообитаниях ельниками кустарничково-зеленомошными, достигающими до высоты 350–400 м н. у. м, а также сукцессионными постпирогенными сериями сосново-еловых лесов с разным соотношением мохово-лишайниковой растительности в составе напочвенного покрова. Верхние части склонов горных массивов выше 350 м н. у. м. и их вершины заняты горными тундрами.

Методы ландшафтно-индикационного дешифрирования требует достаточно полных знаний о механизмах дигрессионной и восстановительной динамики экосистем и структурно-функциональных особенностях их преобразования. Изменение значения индекса Шеннона (H') в растительных сообществах по градиенту загрязнения свидетельствует об определенных нарушениях композиционных отношений между видами в структуре доминирования, об усилении монодоминантности фитоценозов вблизи источника выбросов. Величина индекса Шеннона (H'), подсчитанная для дигрессионной серии лесных сообществ, варьировала от 0,207 (сосново-еловые леса с березой кустарничково-сфагновые) до 0,288 (сосново-еловые леса с березой кустарничковые). В ненарушенных местообитаниях в ельниках разнотравно-кустарничково-зеленомошных и долгомошно-зеленомошных индекс Шеннона был равен 3,287; в сосняках кустарничково-зеленомошно-сфагновых, соответственно, – 3,047.

Результаты анализа флористического состава и обилия видов в составе сообществ также свидетельствовали о величине и направленности преобразований лесного покрова. На рисунке показано изменение проективного покрытия растительности разных ярусов березовых редколесий в ряду дигрессионной сукцессии. На фоне снижения общего проективного покрытия заметна элиминация в первую очередь мохово-лишайникового покрова.

Применение современных технологий картографического моделирования позволило приступить к изучению пространственного варьирования характеристик растительного покрова от природных (неоднородность рельефа, восстановительные сукцессии) и антропогенных (загрязнение воздуха, пожары, рубки) факторов. В целом выявлена сложность исследуемой территории, на которой с положительной обратной связью на антропогенный процесс загрязнения накладываются независимые или спровоцированные им природные явления, чаще всего пожары.



Изменение проективного покрытия растительности разных ярусов березовых редколесий в ряду дигрессионной сукцессии

Использование метода дискриминантного анализа при интерполяции полевых данных дает оценку статистического качества моделей, выявление статистически значимых факторов, описывающих пространственное варьирование растительного покрова, неопределенность классификации для каждой точки территории. Знание теоретически возможных показателей состояния растительности для конкретной территории с учетом ее исходного природного потенциала, позволяет на следующем этапе рассчитать существующее отклонение от исходного состояния и определить ущерб природной среде, а также допустимую антропогенную нагрузку на экосистемы.

Литература

- Востокова Е.А. Комплексное картографирование залесенных территорий с помощью ландшафтно-индикационного дешифрирования космической информации // Аэрокосмические методы исследования лесов. Красноярск, 1984. С. 37–38.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М., 2004. 416 с.
- Тутубалина О.В. Шипигина Е.А. Методика дешифрирования промышленного воздействия на северную растительность по многозональным космическим снимкам LANDSAT // Первая Международная конференция. Земля из космоса – наиболее эффективные решения. 26–28 ноября 2003. М., 2003. С. 165–166.
- Черненко Т.В., Бутусов О.В., Сычев В.В., Конева Г.Г., Кабиров Р.Р., Степанов А.М., Куперман Р.Г., Катаев Г.Д. Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова. СПб., 1995. 252 с.

ОБНОВЛЁННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ НОВЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ Л.Г. РАМЕНСКОГО (1956). ДОПОЛНЕНИЕ 6

Маевский В.В., Шилова И.В., Горин В.И.

Саратов, Саратовский государственный университет

Справочник Л.Г. Раменского с соавторами «Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову» (1956) в настоящее время стал практически библиографической редкостью, но продолжает оставаться ценнейшим источником информации по экологии растений и их сообществ, а также примером рациональной организации экологических данных.

Хотя фитоценотический материал с территории Нижнего Поволжья использовался при составлении экологических шкал, но он не охватил все виды флоры. Кроме того, за прошедшие с момента издания справочника годы в области появилось значительное количество новых – заносных видов, которые успешно натурализовались. И, к тому же, сами авторы шкал настоятельно рекомендовали разрабатывать региональные шкалы. Все это делает необходимым проведение работ по расширению экологических шкал Л.Г. Раменского.

Для построения экологических формул видов растений использовалось 156 фитоценологических описаний, выполненных авторами на территории Новобурасского, Базарно-Карабулакского и Балтайского районов Саратовской области. В обработку были включены данные по лесным и травянистым сообществам. Весь ход обработки описаний и анализа полученных данных проводился в соответствии с рекомендациями Л.Г. Раменского с соавторами (1956). Экологические формулы растений обновлялись в трёх случаях: заполнялись пустующие места, заменялись недостоверные (в скобках) данные на достоверные и заменялись данные, нарушающие градиент фактора.

ГЕОБОТАНИКА

Ранее добавленные в экологические таблицы виды и их обновленные экологические формулы

Названия видов	Шкалы	Уровни обилия. %				
		>8	2,5–8	0,1–0,2	0,3–2,5	<0,1
		массово m	обильно с	умеренно п	мало р	единично s
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	У					(34–45)
	ПД					(3–4)
	НУ					(6–11)
	А					(2–3)
<i>Buglossoides arvensis</i> (L.) Johnst.	ПД					(2–3)
	ПУ					(6–11)
<i>Cardum thoermeri</i> Weinm.	У					(34–45)
	БЗ					(8)
	ПД					(2–4)
	ПУ					(6–11)
<i>Carex montana</i> L.	А					(2–3)
	ПУ					(6–10)
<i>Centaurea sumensis</i> Kalen.	У					(34–45)
	ПД					(2–4)
	ПУ					(5–11)
	А					(2–3)
<i>Chondrilla graminea</i> Bieb.	ПД					(3–4)
	ПУ					(5–11)
	А					(2–3)
	ПД					(3–4)
<i>Dianthus volgicus</i> Juz.	ПУ					(5–11)
	А					(2–3)
<i>Elytrigia lolioides</i> (Kar. et Kir.) Nevski	ПД					(2–3)
	ПУ					(6)
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	БЗ				(9)	8–(9)
	ПД				(2–3)	(2–5)
	ПУ					(6–10)
	А				(3–5)	(2)
<i>Eremogone biebersteinii</i> (Schlecht.) Holub	У					(34–45)
	БЗ					(7–14)
	ПД					(2–4)
	ПУ					(5–11)
<i>Erysimum canescens</i> Roth	А					(2–3)
	ПУ					(6–11)
	А					(2–3)
	У				(40)	(38–67)
<i>Euphorbia semivillosa</i> Prokh.	ПД				(2)	(3–5)
	А				(3–5)	(2)
	У	i			(42–45)	(34)
<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	БЗ	(13)		(11)	(9–14)	(9–14)
	ПД				(2)–4	
	ПУ				(10)–11	(5)
	А					2–3
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	ПД		(4)	(2)		
	А	(3)		(2–3)	(2)	
<i>Galium aparine</i> L.	У				(40–67)	(38)
	ПД				(2–5)	
	ПУ					(6–10)
	А				(3–5)	(2)
<i>Herniaria besseri</i> Fisch. ex Hornem.	А					(2–3)
<i>Hieracium praealtum</i> Vill. ex Gochn.	ПД					(3–4)
	ПУ					(6–11)
	А					(2–3)
<i>Hieracium vaillantii</i> Tausch	У					(38)
	БЗ					(6)
	ПД					(2–4)
	ПУ					(6–10)
<i>Hieracium x robustum</i> Fries	А			(3)		(2–4)
	ПД					(2)
	ПУ					(6–9)
<i>Hierochloe repens</i> (Host) Beauv.	А					(2–4)
	ПД					(3)
	А					(2–3)
<i>Hylotelephium stepposum</i> (Boriss.) Tzvel.	У					(38)
	БЗ					(6–9)
	ПД					(2–5)
	ПУ					(5–10)
<i>Inula germanica</i> L.	БЗ					(9)
	ПД				(2–3)	
	ПУ				(6–9)	
	А				(3–4)	(3)

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ ХХІ ВЕКА

Названия видов	Шкалы	Уровни обилия, %				
		>8	2,5–8	0,1–0,2	0,3–2,5	<0,1
		массово m	обильно с	умеренно п	мало р	единично s
<i>Koeleria sabuletorum</i> (Domin) Klok.	У					(34–45)
	ПД					(2–4)
	ПУ					(5–11)
	А			(2)		(2–3)
<i>Laser trilobum</i> (L.) Borkh.	У			(64)	(63–68)	(38–75)
	ПД				2–3	(2–6)
	А				(3–5)	(2)
	У					(38)
<i>Linaria vulgaris</i> L.	ПД					(2–4)
	ПУ					(6)–10
	А					(2–4)
	У					(34–45)
<i>Medicago romanica</i> Prod.	БЗ	(13)			(8)	(7–14)
	ПУ				(7)	(6)–11
	А			(3)	(2)	(2)–3
	ПУ					(6–10)
<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel ex Schult.	ПД					(3–5)
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	У					(34)
<i>Poa bulbosa</i> L.	БЗ					(7)
	ПД			(5)	(4)	(2)
	ПУ				(7)	(5)
	А				(2–4)	(2)
<i>Poa transbaicalica</i> Roshev.	У					(34–45)
	ПУ					(6–11)
	У					(34–45)
	БЗ					(7–14)
<i>Polygonum neglectum</i> Bess.	ПД					(2–4)
	ПУ					(5–11)
	А					(2–3)
	У					(38)
<i>Pulmonaria angustifolia</i> L.	БЗ					(6–9)
	ПД			(3)		(2–5)
	ПУ					(6–10)
	А			(3)		(2–4)
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	У				(35)	(63)
	БЗ				(6–10)	
	ПД				(2–5)	
	ПУ				(5–9)	
<i>Salix caprea</i> L.	А				3–(5)	(2)
	У			(40)		
	БЗ			(6–9)		
	ПД		(4)	(2)		
<i>Salvia tesquicola</i> Klok. et Pobed	ПУ			(5–9)		
	А			(3–5)		
	ПД				(3)	(2–3)
	ПУ				(7)	(6–11)
<i>Scorzonera stricta</i> Hornem.	У					(34–45)
	ПД					(2–4)
	ПУ					(6–11)
	А					(2–3)
<i>Silene exaltata</i> Friv.	ПД					(2–4)
	ПУ					(6–11)
	А					(2–3)
	ПД			(2–4)		
<i>Spiraea litvinovii</i> Dobrocz.	ПУ					(6–11)
	А				(2–3)	
	А					(2–4)
	ПУ					(6–11)
<i>Syrenia montana</i> (Pall.) Klok.	А					(2–4)
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	ПУ					(6–11)
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	А					(2–3)
	ПД	(2)		(3)	(5)	
	ПУ			(5–8)		
	ПД					(2–4)
<i>Veronica jacquinii</i> Baumg.	ПУ					(6–11)
<i>Vicia pisiformis</i> L.	А				(3)	4
<i>Viola odorata</i> L.	А				(3–5)	
<i>Viola rupestris</i> F. W. Schmidt	У					(38–58)
	БЗ					(6–10)
	ПД					(2–5)
	ПУ					(6–10)
	А					(2–4)

Во флоре описанных сообществ присутствовали 45 видов, которые ранее (Болдырев и Горин) были внесены в экологические шкалы. Имеющиеся данные позволили сделать некоторые дополнения в экоформулы этих растений (табл.). Жирным курсивом указаны обновлённые значения. Названия видов растений даны по С.К. Черепанову (1995).

Литература

Болдырев В.А., Горин В.И. Новые виды растений для экологических шкал Л.Г. Раменского (1956). Дополнение 2 // Изв. Сарат. Ун-та. Нов. Серия. Сер. Химия. Биология. Экология (в печати).

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, 1995. 992 с.

СУХОДОЛЬНЫЕ ОСТЕПНЕННЫЕ ЛУГА ПРЕДГОРИЙ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

Макунина Н.И., Мальцева Т.В.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад

Под предгорьями мы подразумеваем полосу, окружающую Алтай-Саянскую горную область с запада и севера, на востоке и юге эта полоса не выражена, поскольку там горные сооружения Алтая и Саян граничат с горными поднятиями Прибайкалья и Монголии. В основном предгорная полоса совпадает с выделяемой геоморфологами (Зятькова, 1977) территорией блоков слабых поднятий, находящихся в зоне сопряжения горных сооружений и Западно-Сибирской равнины. Главным образом это возвышенные равнины, средние абсолютные высоты которых составляют 200–300 м над ур. м.

К предгорьям относятся наиболее освоенные и плотно населенные территории Сибири. Они сильно распаханы, и точное определение границ подзон часто затруднено.

Полоса предгорий, идущая с юга на север и огибающая Алтай-Саянскую горную область с запада, пересекает несколько подзон: степную, лесостепную и подтаежную, на севере лежит в лесостепной и подтаежной подзонах. Растительность здесь сохраняет основные зональные черты.

На территории предгорий выделяются следующие районы (рис.). Южная лесостепь представлена на территории Бийско-Чумышской возвышенной равнины; северная лесостепь – на Приобской возвышенной равнине, в Кузнецкой и Назаровской котловинах. По характеру растительности к ней близка северная часть Северо-Минусинской котловины. Подтаежная подзона представляет собой полосу между Обью и Енисеем, разорванную таежным северным фасом Кузнецкого Алатау. Ее западная часть – Сокурский район, восточная – Приаргинский (Ачинско-Боготольский) район.

Остепненные луга представляют собой травяные сообщества, сложенные как луговыми злаками (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*) и разнотравьем (*Leucanthemum vulgare*, *Stellaria graminea*, *Trifolium pratense*), так и лугово-степными видами (*Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Seseli libanotis*, *Vicia amoena*).

Остепненные луга от луговых степей отличает заметное участие в травостое луговых злаков и разнотравья. Остепненные луга отличаются от лесных лугов, которые в лесостепной и подтаежной подзонах часто остепнены, слабой представленностью блока лугово-лесных видов (*Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex macroura*, *Crepis sibirica*, *Pleurospermum uralense*, *Trollius asiaticus* и др.).

Распространение суходольных остепненных лугов ограничено лесостепной и подтаежной подзонами. В южной полосе лесостепной подзоны, где распаханные теперь плакоры занимали луговые степи, остепненные луга приурочены к неглубоким ложбинам и тенистым склонам. В северной полосе лесостепной подзоны они занимали плакорные местообитания, в подтайге остепненные луга обычны на южных склонах.

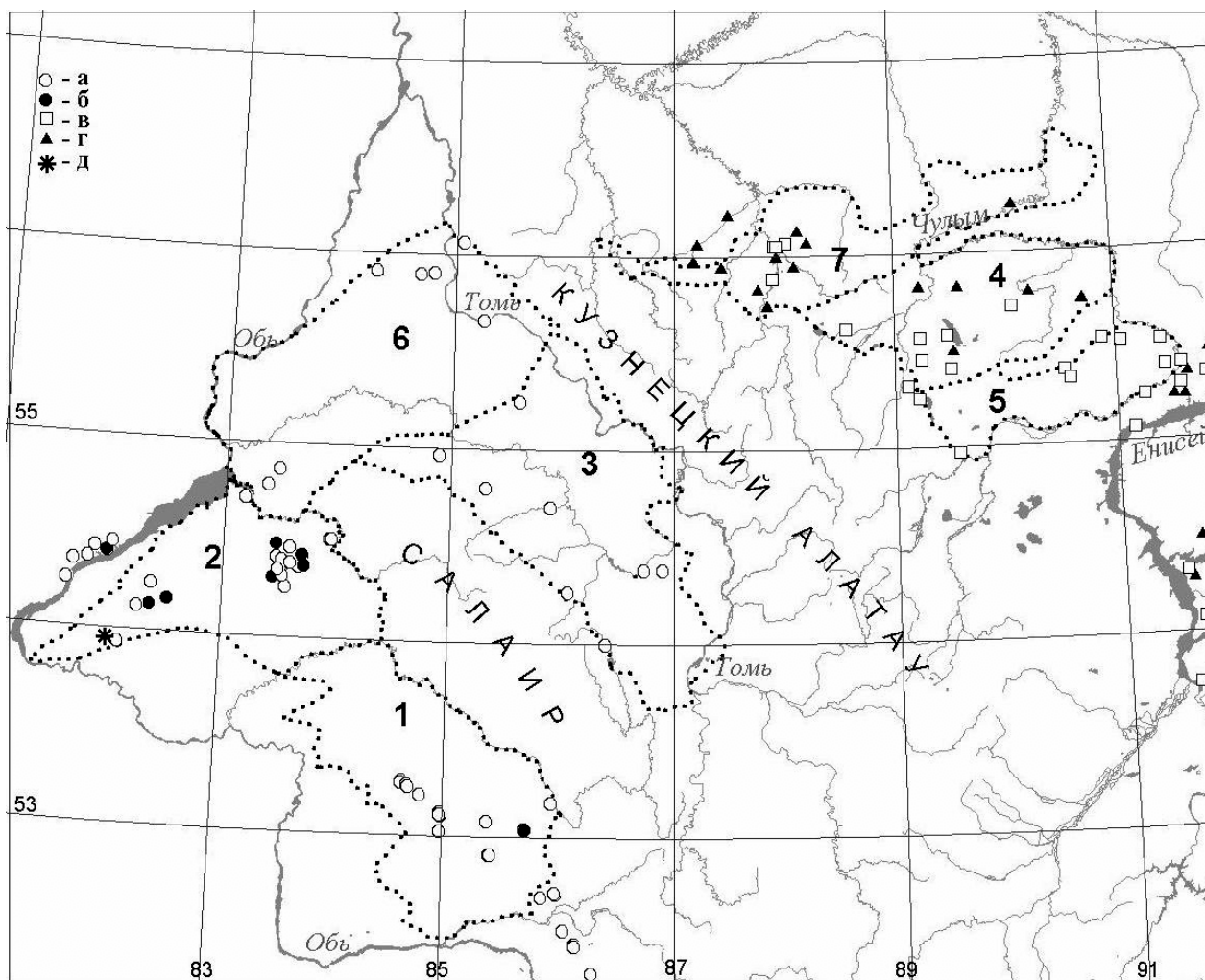
В лесостепной и подтаежной подзонах остепненные луга широко распространены и на водоразделах, и в долинах рек. В данной работе мы рассматриваем только суходольные луга.

Суходольные остепненные луга полидоминантны, существенную роль в их сложении играет разнотравье. Травостой обычно густой, со средним проективным покрытием 90–95%. Верхний подъярус (90–110 см) постепенно переходит в средний (50–60 см). При постоянном сенокосении верхний подъярус изреживается и четко отделяется от среднего подъяруса, в котором сосредоточена основная масса травостоя. В местах разрежения двух верхних подъярусов выражен нижний подъярус высотой около 20 см.

Все суходольные остепненные луга в предгорьях Алтай-Саянской горной области характеризуются сходным флористическим составом, что позволяет в рамках эколого-флористической классификации рассматривать их в ранге ассоциации *Filipendulo vulgaris–Dactyletum glomeratae* Dymina 1989.

Ассоциация была описана в окрестностях с. Бобровка Сузунского района Новосибирской области (лесостепное Приобье) и отнесена к порядку *Arrhenatheretalia* R.Тх. 1931. Среди приведенных автором описаний большая часть относится к остепненным лесным лугам (асс. *Pulmonario mollis–Dactyletum glomeratae*

Ermakov et al. 1999). Однако, номенклатурный тип ассоциации характеризует именно остепненные луга и должен рассматриваться в порядке *Galietalia veri* Mirkin et Naumova 1986.



Распространение остепненных лугов ассоциации *Filipendulo vulgaris-Dactyletum glomeratae*

Условные обозначения: а – *F.v.-D.g. typicum*, б – *F.v.-D.g. veronicetpsum spicatae*, в – *F.v.-D.g. carumetosum carvi*, г – *F.v.-D.g. inuletosum salicinae*, д – номенклатурный тип асс. *F.v.-D.g.*; 1 – Бийско-Чумышская возвышенная равнина, 2 – Приобская возвышенная равнина, 3 – Кузнецкая котловина, 4 – Назаровская котловина, 5 – северная часть Северо-Минусинской котловины, 6 – Сокурский район, 7 – Приаргинский (Ачинско-Боготольский) район.

Наши исследования позволили установить границы распространения ассоциации, для чего проанализированы 380 описаний лугов ассоциации. Ее ареал охватывает территорию всех лесостепных и подтаежных предгорий. Помимо этого, луга ассоциации обычны в Красноярской и Канской островных лесостепях. В горных сооружениях Алтае-Саянской горной области луга ассоциации встречаются в подтаежно-лесостепном поясе горных хребтов Северного Алтая и западного макросклона Восточного Саяна. Для лесостепного пояса других гумидных и семигумидных гор Алтае-Саянской горной области суходольные остепненные луга не характерны, их место занимают остепненные лесные луга.

Диагностический блок ассоциации сложен двумя большими группами видов. Лугово-степные мезоксерофиты *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Seseli libanotis*, *Vicia amoena* отличают остепненные луга от настоящих; луговые мезофиты *Agrimonia pilosa*, *Agrostis gigantea*, *Amoria repens*, *Festuca pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Phleum pratense*, *Stellaria graminea*, *Trifolium pratense* – от луговых степей.

Сохраняя сходный флористический состав, остепненные луга в разных частях предгорной полосы обогащаются региональными активными видами. Основным ботанико-географическим рубежом для остепненных лугов служат лесные пространства, соединяющие тайгу Кузнецкого Алатау с равнинными таежными лесами и делящие полосу предгорий на западные и восточные.

В западных предгорьях в составе сообществ постоянны *Dactylis glomerata*, *Astragalus danicus*, *Centaurea scabiosa*, *Dracocephalum nutans*, *Filipendula vulgaris*, *Inula salicina*, *Medicago falcata*, *Origanum vulgare*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla argentea*. Эти виды диагностируют субассоциацию **F.v.–D.g. typicum** subass. prov.

Самые сухие варианты остепненных лугов западных предгорий объединяют сообщества, переходные к луговым степям. Они рассматриваются в ранге субассоциации **F.v.–D.g. veronicetosum spicatae** sass. prov. Ее диагностируют виды луговых степей: *Helictotrichon pubescens*, *Campanula sibirica*, *Carex praecox*, *Oxytropis campanulata*, *Stipa pennata*, *Veronica spicata*, как правило, они необильны.

В восточных предгорьях ситуация меняется. Для части сообществ ассоциации относятся к субассоциации **F.v.–D.g. carumetosum carvi** subass. prov. со следующими диагностическими видами: *Geranium pratense*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*.

В восточных предгорьях одновременно с лугами **F.v.–D.g. carumetosum carvi** широко распространены остепненные луга, в травостое которых вновь появляется ежа и ряд видов остепненных лугов западных предгорий. Эти луга мы рассматриваем в составе субассоциации **F.v.–D.g. inuletosum salicinae** subass. prov. Ее одновременно диагностируют виды остепненных лугов восточных (*Geranium pratense*, *Pulmonaria mollis*, *Rubus saxatilis*) и западных (*Dactylis glomerata*, *Centaurea scabiosa*, *Dracocephalum nutans*, *Inula salicina*, *Origanum vulgare*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla argentea*).

Работы по изучению растительности Южной Сибири проводятся при финансовой поддержке РФФИ (гранты 05-04-48212, 08-04-00055).

Литература

Дымина Г.Д. Материалы к флористической классификации растительности Западной Сибири (Правобережье Оби Новосибирской области). Рукопись; Депонир. в ВИНТИ. 28.03.89. N 2002-B89. 68 с.

Зяtkова Л.К. Структурная геоморфология Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 1977. С. 37–55.

Ermakov N., Maltseva T., Makunina N. Classification of meadows of the South Siberian uplands and mountains // Folia geobotanica. 1999. Vol. 34. P. 221–242.

ДИНАМИКА ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЕРМСКОГО КРАЯ

Малеев К.И.

Пермь, Пермская государственная сельскохозяйственная академия

При организации мониторинговых наблюдений за состоянием растительного покрова особое значение имеет ретроспективный анализ изменения структуры лесных экосистем. К сожалению, прямые наблюдения на долговременных пробных площадях всегда были редкостью. В связи с этим большое значение приобретает использование лесоустроительных и других материалов, в том числе и для целей моделирования.

Так в Пермском крае, лесоустроительные работы были начаты в середине 19 века под руководством А.Е. Теплоухова (1848) и были закончены в середине 20 века (Малеев и др., 2005). За это время наиболее существенным образом изменились представления о лесном фитоценозе, получившие развитие в понятие типа леса (напр.: Дыренков, Чертов, 1975; Дыренков и др., 1977), стали более совершенными методы картирования. Так карта растительности Пермской области была создана в середине 20 века под руководством В.А. Крюгера в масштабе 1:500000 и в дальнейшем была откорректирована нами (Малеев, 1998).

При анализе перечисленных выше материалов на юге Пермского края можно констатировать довольно резкое, практически двукратное увеличение доли насаждений высших бонитетов: 1а, 1, 2 в 1939 году – 49%, в 1993 году – 84%. Возможной причиной, по видимому, является существенное занижение средней высоты и полноты при лесоустройстве 1939 года. Занижение полнот, высот, запасов довольно хорошо описано в литературе (например, В.И. Сухих (2003)) и объясняется в частности жесткими установками контролирующих органов.

Отмечается значительные колебания площадей корреспондирующих типов леса. Так существенно (более чем в два раза) увеличилась площадь липняковых ельников и сосняков и сосняка зеленомошника. Значительно уменьшилась площадь брусничников и насаждений с преобладанием липы.

Четко прослеживается тенденция увеличения площади сосняков зеленомошников за счет менее производительных и более «сухлюбивых» беломошников и брусничников. Это свидетельствует, по общепринятым взглядам на природу обозначенных типов леса о довольно существенном увеличении режима увлажнения. Большой вклад в «мезофитизацию» вносит смена доминирования лесообразующих пород. Вторичные, мягколиственные леса на месте хвойных приводят в том числе к некоторому увеличению доли мезофитов, увеличению запаса биогенных элементов в почве. На рисунках 1–4 приведены данные о динамике состава насаждений в основных типах леса на основе анализа модальных насаждений Чайковского лесхоза (хвойно-широколиственные леса).

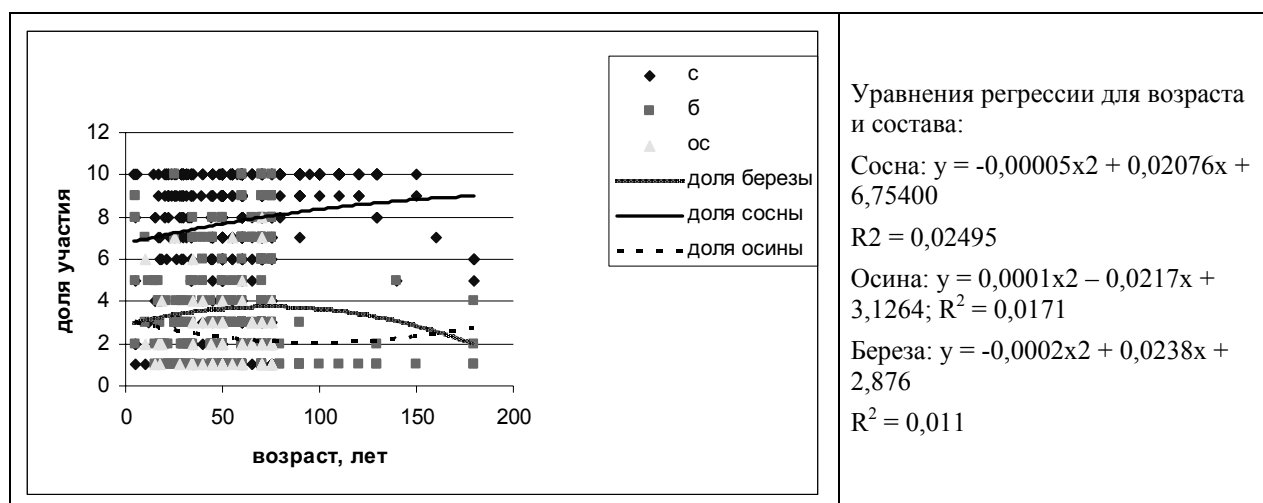


Рис. 1. Зависимость состава насаждений от возраста в модальных насаждениях сосняка зеленомошника

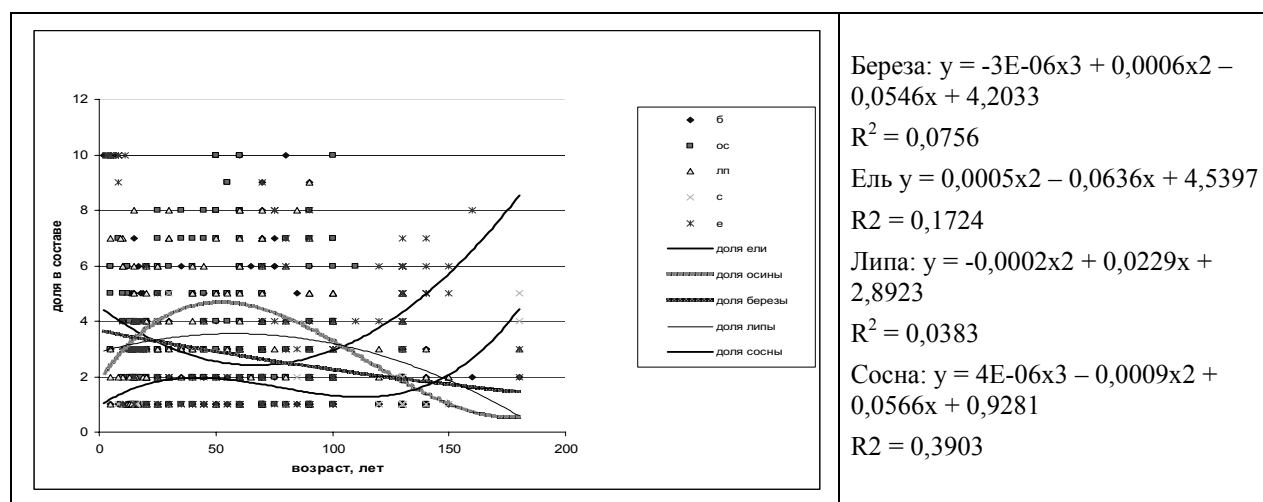


Рис. 2. Зависимость состава насаждений от возраста в модальных насаждениях ельника липнякового

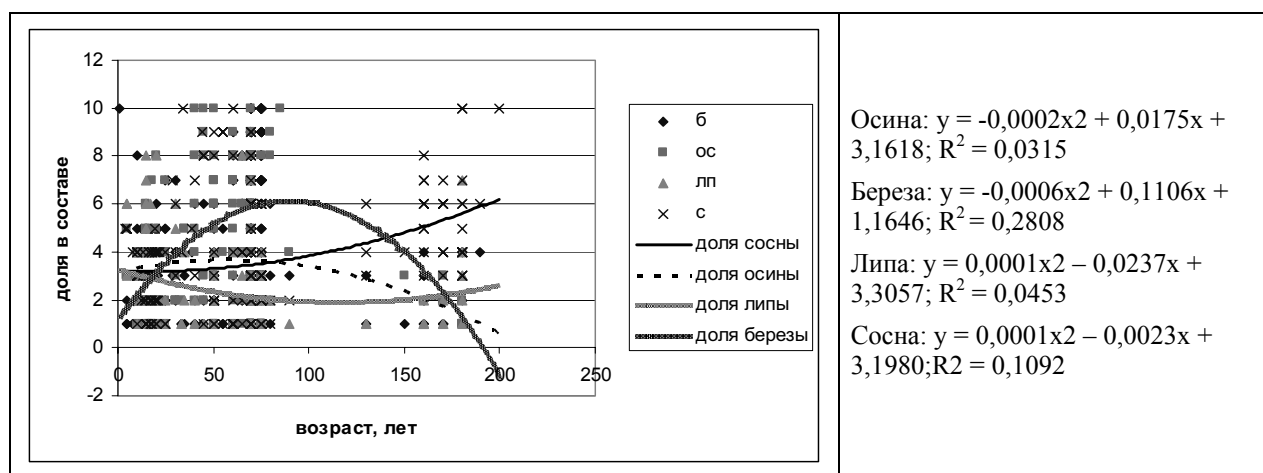


Рис. 3. ависимость состава от возраста в модальных насаждениях сосняка липнякового

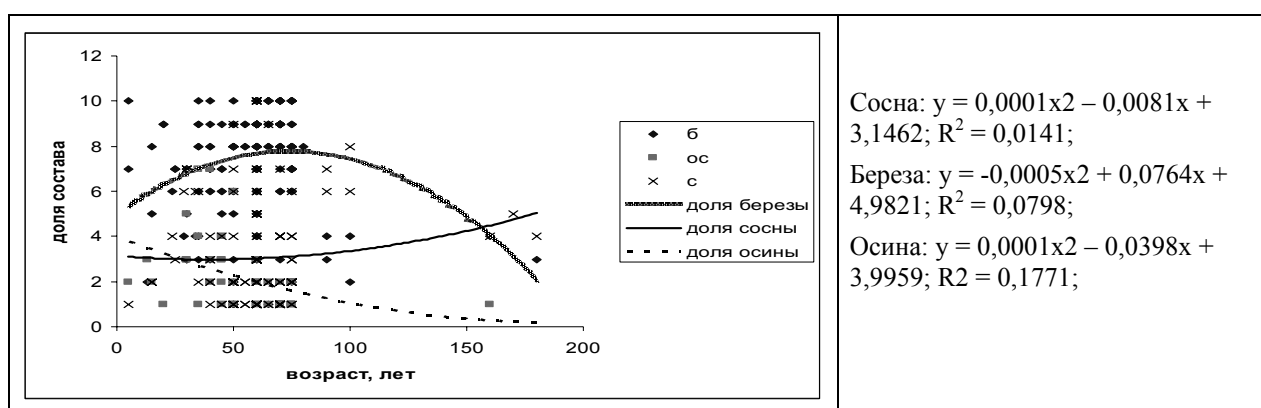


Рис. 4. Зависимость состава от возраста в модальных насаждениях сосняка травяного

Анализ динамики прироста по объему ствола модельных деревьев сосны в сосняке зеленомошнике показывает наличие небольшого положительного тренда после 1964 г.: в 1965–2006 гг. $y = 0,0003x - 0,5528$ при $R^2 = 0,763$, в период с 1922 по 1964 гг. $y = 0,00005x - 0,056$ при $R^2 = 0,0944$. В приведенных уравнениях регрессии коэффициенты при аргументе аппроксимирующих функций прироста во второй половине 20 века возросли на порядок. К сожалению, отсутствие информации не дает возможности связать наблюдаемую ритмичность в динамике приростов с теми или иными экологическими факторами. Однако, подобная закономерность была обнаружена и другими исследователями, например А.С. Алексеев и А.Р. Сорока (2001) и отражает более общие закономерности роста в частности сосновых лесов на европейской части России. Сдвиги в сторону мезофитизации отмечены А.А. Масловым (1998, 2000) в сосняках лишайниково-зеленомошных центральной России. Сложный, многообразный характер сукцессионной динамики хвойных и лиственных лесов подчеркивает Л.П. Рысин (2006), указывая на возможность длительного, устойчивого существования считающихся ныне производными типов леса – липовых, березовых, осиновых лесов, подчеркивая уменьшение пирогенного фактора в формировании сосновых лесов с их упрощенной структурой. Наблюдаемые изменения подтверждают модное ныне мнение о возможном потеплении климата и возрастание в следствие этого чистой продукции лесных экосистем (Моисеев и др., 2002; Выгодская и др., 2004; Ваганов, Шиятов, 2005; Коломыц, 2006).

Литература

- Алексеев А.С., Сорока А.Р. Закономерности роста сосны обыкновенной на северо-западе Кольского полуострова в связи с возможным изменением климата // Глобальное потепление и леса Поволжья: материалы междунар. семинара. Йошкар-Ола, 2001. С. 112–120.
- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г. Дендроклиматические и дендрэкологические исследования в северной Евразии // Лесоведение. 2005. № 4. С. 18–27.
- Выгодская Н.Н., Абражко В.И., Варлагин А.В., Курбатова Ю.А., Сидоров К.Н., Милукова И.М., Согачев А.Ф., Согачева Л.М., Шапашников Е.С., Непомнящий Г.И., Абражко М.А. Многолетняя динамика почвенного увлажнения и усыхания ели в еловых лесах южной европейской тайги // Лесоведение. 2004. № 1. С. 3–22.
- Дыренков С.А., Чертов О.Г. Лесная типология в СССР и за рубежом // Лесоведение и лесоводство. Т. 1. (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). М., 1975. С. 190–253.
- Дыренков С.А., Шергольд О.Э., Канисев Г.Н., Воронова О.И., Жебрыков В.Н. Определитель и схема типов леса для таежной зоны Пермской области. Практические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1977. 52 с.
- Коломыц Э.Г. Прогноз влияния глобальных изменений климата на зональные экосистемы Волжского бассейна // Экология. 2006. № 6. С. 429–439.
- Малеев К.И. Геоботаническая карта Пермской области масштаба 1:500000 // Проблемы ботаники на рубеже веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 278.
- Малеев К.И., Харун Л.И., Чукунов М.Л., Шеванюк И.Л., Никитина Е.Н., Яценко В.М. История освоения лесных ресурсов и современное состояние лесов Пермской области и Коми-Пермяцкого автономного округа // Материалы научно-технической конференции, посвященной 160 летию Ф.А. Теплоухова. Пермь, 2005. С. 3–14.
- Маслов А.А. Динамика сосняков и ельников на территории заповедных лесных участков // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 67–85.
- Маслов А.А. Динамика фитоцено-экологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра Русской равнины // Бюлл. ПОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 2. С. 34–43.
- Моисеев Б.Н., Страхов В.В. Расчеты возможной реакции лесов России на глобальное потепление климата // Лесное хозяйство. 2002. № 4. С. 5–8.

Рысин Л.П. Исторический фактор в современной сукцессионной динамике лесов центра Русской равнины // Лесоведение. 2006. № 6. С. 3–11.

Сухих В.И. О концепции лесоустройства в современной России // Лесное хозяйство. 2003. № 2. С. 31–35.

Теплоухов А.Е. Устройство лесов в помещичьих имениях. Руководство для управителей, лесничих и землемеров. СПб., 1948. 265 с.

ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Малышева Г.С., Малаховский П.Д.

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

Приволжская возвышенность (в дальнейшем – ПВ) в пределах Саратовской области представляет собой особый региональный вариант Юго-востока Русской равнины. Ее особенность проявляется прежде всего в ее структуре и в том, как эта структура трансформирует общие климатические закономерности, влияющие в свою очередь на распределение растительности. Возвышенность представляет собой систему субмеридионально вытянутых водораздельных поднятий – гряд различной степени расчлененности. На водоразделах кое-где встречаются отдельные останцовые холмообразные поднятия. Гряды разделены полосой низин, прогнутых волнисто-всхолмленных равнин, вытянутых также субмеридионально. Такую же направленность имеют древние долины рек Медведицы и Терешки. Наибольшие высоты характерны для северной части возвышенности (Хвалынский – 379 м), а наибольшие поднятия приурочены к берегу Волги, что делает профиль возвышенности ассиметричным. Западные склоны возвышенности длинные и пологие, а восточные крутые и короткие. Относительные превышения над уровнем Волги местами достигают высоты 150 м. Таким образом, главной особенностью ПВ является то, что в ее морфоструктурах господствует субмеридиональная направленность (Юго-восток..., 1971: 19–23). Другой не менее важной особенностью возвышенности является то, что на ней отсутствуют ледниковые отложения, и она прямо с поверхности сложена меловыми, палеогеновыми и неоген-четвертичными отложениями. Это в значительной степени определяет процесс почвообразования и создает необыкновенную пестроту почвенного покрова. Зональным типом почв являются обыкновенные и южные черноземы. На элювии и делювии коренных пород формируются неполноразвитые черноземы, а на меловых породах – черноземы карбонатные. На выходах коренных пород легкого механического состава отдельными небольшими массивами встречаются серые лесные почвы. В общем, почвенный покров имеет комплексную структуру.

Климатические особенности также зависят от структуры возвышенности. Например, изогета годовой суммы осадков в 400 мм имеет субмеридиональную направленность, следуя почти параллельно Волге (Юго-восток..., 1971: 96–106). Она разделяет умеренно-засушливую зону увлажнения от засушливой. Примерно такую же направленность имеет граница теплого периода вегетации (сумма температур воздуха 2700°). Здесь явно сказывается влияние засушливого и резко континентального климата Заволжья (Климатическая карта..., 1996). Усиление континентальности и засушливости в юго-восточном и восточном направлении предопределяет постепенную смену лесостепной и степной зон в субмеридиональном направлении.

Следует заметить, что растительность ПВ в годы становления геоботанической науки (1900–1930 гг.) и, в дальнейшем, в период ее расцвета (1930–1960 гг.) была обделена вниманием. За это время не отмечено сколько-нибудь значительных работ по степям ПВ. Имеются лишь отдельные флористические и геоботанические заметки Б.А. Келлера (1903). В 1950–1980-е гг. саратовский геоботаник А.О. Тарасов основное внимание уделял степной растительности Заволжья. По возвышенности у него, также как и других саратовских геоботаников (Уч. зап. Сарат. Гос. Ун-та..., 1952) имеются отдельные геоботанические описания в районе трассы государственной лесной полосы Саратов – Камышин. В дальнейшем при рассмотрении закономерностей распространения степной растительности на ПВ. А.О. Тарасов (1977) без детального изучения ее структуры интерполировал данные Е.М. Лавренко (1940) по более западным вариантам равнинных степей. В соответствии с этим А.О. Тарасов проводит границу между зонами лесостепи и степи по широте Балашов – Екатериновка – Петровск – Вольск. Далее автор указывает, что зональные варианты луговых степей на возвышенности отсутствуют. Все это ставит много вопросов и прежде всего следующие: каков ботанико-географический статус самой возвышенности и каковы зональные рубежи растительности на ней?

Лаборатория растительности степной зоны БИН РАН с 2000 г. проводит геоботанические исследования на ПВ с целью инвентаризации степей (Г.С. Малышева, П.Д. Малаховский). Маршрутами были охвачены межводораздельные безлесные пространства по трем профилям. Первый профиль был заложен на юге возвышенности (Красноармейский район) в междуречье рр. Медведицы и Иловли, второй – в центральной части (Лысогорский, Аткарский и Татищевский районы) в междуречье рр. Медведицы и Идолги, и третий – на севере (Вольский и Хвалынский районы) в междуречье рр. Терешки и Волги. При выборе участков для описания

мы ориентировались на слабо нарушенные степи и их зональные варианты. К зональным типам степей мы относим растительные сообщества, состав и структура которых соответствует климатическим условиям определенной зоны. Интразональная растительность нами не рассматривалась. Всего было сделано более 200 геоботанических описаний, в результате чего мы имеем более или менее адекватное представление о растительности ПВ. Основные типы растительности здесь – лесной и степной. Лесная растительность встречается в основном по водоразделам, на серых лесных и щебнистых черноземовидных почвах в виде отдельных островов леса (иногда до 40–60 км протяженности), простирающихся с северо-востока на юго-запад. На севере возвышенности леса занимают до 20–25% территории района, к югу их площадь уменьшается. Например, в самом южном районе – Красноармейском она составляет не более 3–4% территории всех лесов области. Преобладающей формацией являются леса из *Quercus robur* (все латинские названия даны по С.К. Черепанову, 1995), которые представлены широким спектром ассоциаций. Меньшие площади заняты липово-дубовыми и кленово-липово-дубовыми лесами (Фурсаев, 1952). На самых высоких водоразделах на песках встречаются разрозненными массивами сложные сосновые боры, а на выходах мела реликтовые боры. Безлесных степных пространств гораздо больше, чем облесенных. Они характерны для выровненных территорий междуречий рек Волги, Терешки, Медведицы и составляют от 30–40% до 60–80% с учетом залежных земель и пашен. Это свидетельствует о том, что степной тип растительности на возвышенности является преобладающим. При этом только 20% всех степей являются слабо нарушенными, сохранившими свои типичные черты. Таким образом, растительность возвышенности в целом, представляет сложное сочетание лесных и степных ассоциаций. В пределах макроструктуры возвышенности явно прослеживается субмеридиональная направленность типов растительности, что, собственно, и подтверждается рядом геоботанических карт.

Анализ геоботанических описаний позволил выявить на ПВ следующие зональные типы степей: луговые степи (богаторазнотравно-злаковые) и настоящие или типичные степи (разнотравно-дерновиннозлаковые и дерновиннозлаковые) в понимании Е.М. Лавренко с соавт. (1991). Они сменяют друг друга с северо-запада и запада на восток и юго-восток. Пестрота почвенных условий определяет разнообразие их эдафических вариантов. Сообщества луговых степей в виде нешироких полос (100–200 м) встречаются по окраинам водораздельных лесных массивов до самого юга возвышенности. Иногда они занимают выположенные безлесные вершины водоразделов, и тогда их протяженность может достигать нескольких километров. Как и лесные массивы, луговые степи простираются субмеридионально. Зональными сообществами луговых степей являются сообщества с доминированием ковылей (*Stipa pennata*, *S. capillata*) и корневищных злаков (*Bromopsis riparia*, *Poa angustifolia*). Из степных злаков отмечено участие *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata* Ведущая фитоценотическая роль принадлежит видам лугово-степного (50–60%) разнотравья (*Fragaria viridis*, *Seneccio jacobaea*, *Amoria montana*, *Salvia nemorosa*, *Filipendula vulgaris*, *Linum perenne*, *Astragalus dasyanthus*, *Coronilla varia*, и мн. др.) Изредка встречаются лесо-луговые и луговые виды (*Vincetoxicum herundinaria*, *Ranunculus polyanthemus*, *Origanum vulgare* и др.). Отмечено значительное присутствие (около 30%) степных видов (*Echinops ritro*, *Echium rubrum*, *Inula oculus christi*, *Trinia multicaulis*, *Astragalus testiculatus*, *A. albicaulis*, *Silene wolgensis*, и др.), что характеризует эти сообщества как наиболее южные варианты луговых степей. Находясь под защитой леса, луговые степи являются достаточно богатыми по видовому составу сообществами (60–80 видов), сохранившими свои типичные черты и естественный ход развития. В них довольно часто встречаются такие редкие и исчезающие виды, как *Gentiana cruciata* и эндем ПВ *Globularia punctata*. Основными группами ассоциаций луговых степей являются богаторазнотравно-перистооковыльные, богаторазнотравно-тырсовые, богаторазнотравно-ковыльные, богаторазнотравно-кострецовые и разнотравно-кострецово-тырсовые. В настоящее время луговые степи как основной зональный тип растительности лесостепи занимают не более 5–7% от степных пространств на ПВ. Настоящие (разнотравно-дерновиннозлаковые и разнотравно-дерновиннозлаковые) степи занимают выположенные пространства между водораздельными поднятиями в междуречьях рек. Они встречаются на обыкновенных и южных черноземах, представленные здесь их черноземовидными щебнистыми и карбонатными вариантами. Основным их доминантом являются *Stipa capillata*. В качестве содоминанта иногда выступает *Festuca valesiaca*. при значительном участии *Koeleria cristata*. Видовой состав в степях сокращается до 27–38 видов, сокращается и участие корневищных злаков. Виды лугово-степного разнотравья не имеют того обилия, как в луговых степях. Ведущую роль приобретают виды степного разнотравья (*Euphorbia stepposa*, *Salvia stepposa*, *Achillea nobilis*, *A. cetacea*, *Echinops ruthenicus*, *Thymus marschallianus*, *Allium sphaerocephalon*, *Astragalus albicaulis*, *Jurinea arachnoidea*, *Scabiosa ochroleuca*, *Galatella linoysensis*, *G. angustissima*, *Nonea pulla*, *Onosma simplicissimum*, *Hedysarum grandiflorum*, *Ajuga chia* и мн. др.) Большинство из перечисленных видов являются факультативными кальцефилами, а сформированные ими сообщества – петрофитными вариантами степей. Основными группами ассоциаций настоящих степей на обыкновенных черноземах являются разнотравно-тырсовые, разнотравно-типчачково-тырсовые, разнотравно-грудницево-тырсовые, и разнотравно-бобово-тырсовые. На южных черноземах изменяется состав и структура настоящих степей. Травостой становится более изреженным и представлен преимущественно ксерофитами – видами южного степного разнотравья (*Euphorbia stepposa*, *Galium humifusum*, *Medicago romanica* и др.) Появ-

ляются эфемеры и эфемероиды (*Poa bulbosa*, *Tulipa biebersteiniana* и др.) Абсолютным доминантом остается *Stipa capillata* при постоянном содоминировании *S. lessingiana* и значительном участии *Festuca valesiaca* и *Artemisia austriaca*. Иногда встречаются ассоциации с доминированием *Stipa lessingiana* (разнотравно-типчаково-ковыльковые). Количество видов в этих степях сокращается до 18–23.

На самом юго-востоке ПВ, с усилением засушливости на островках темно-каштановых почв появляются фрагменты дерновиннозлаковых степей (типчаково-ковыльковые, полынно-типчаковые и типчаково-полынные). В них доминирует *Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca*, со значительным участием *Poa bulbosa*. Разнотравье немногочисленно (15–17 видов) и играет второстепенную роль (*Achillea cetacea*, *Potentilla humifusa*, *Limonium gmelinii*, *Kochia laniflora*, *Tanacetum achilleifolium* и др.). Характерно участие полукустарничков – *Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata*, *Ephedra distachya* и др.

В заключение следует отметить, что, поскольку сама Приволжская возвышенность простирается с северо-востока на юго-запад, внося значительные изменения в распределение осадков (с запада на восток) и тепла (с юго-востока на северо-запад), зональность растительности здесь соответственно этому имеет субмеридиональную направленность. Однако четкое ее проявление сглаживается разнообразием экотопов возвышенности, что создает своеобразный лесостепной комплекс. Следует заметить, что о меридиональной зональности в свое время, на 1 съезде русских ботаников указал В.Л. Комаров (1921).

Авторы выражают признательность профессорам СГУ им. Н. Г. Чернышевского М.А. Березуцкому и А.С. Кашину, ст. н. сотр. Вольского краеведческого музея В.В. Брехову и директору национального парка «Хвалынский» В.А. Савинову за содействие в организации маршрутных исследований растительности на ПВ.

Литература

- Келлер Б.А. Из области черноземно-ковыльных степей. Ботанико-географические исследования в Сердобольском уезде Саратовской губернии // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1903. Т. 37. Вып. 1. 130 с.
- Климатическая карта Саратовской области // Эколого-ресурсный атлас Саратовской области. Саратов, 1996.
- Комаров В.Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник 1 Всесоюзного съезда русских ботаников. Петроград. 1921. С. 27–28.
- Лавренко Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. М.-Л., 1940. Т. 2. С. 228–231.
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л., 1991. 144 с.
- Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 21 с.
- Уч. зап. Саратов. Гос. Ун-та им. Н. Г. Чернышевского. Саратов, 1952. 414 с.
- Фурсаев А.Д. Естественные леса в пределах трассы государственной лесной полосы Саратов – Камышин // Уч. зап. Саратов. Гос. ун-та им. Н.Г. Чернышевского. Саратов, 1952. Т. XXIX. С. 129–182.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Юго-восток Европейской части СССР. М., 1971. 456 с.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ И ПИХТОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ПРИМОРЬЯ

Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Бутовец Г.Н.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Пихтово-еловые леса, образуемые *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*, и хвойно-широколиственные леса, в которых основными лесообразователями выступают *Pinus koraiensis* и многочисленные лиственные породы (*Tilia amurensis*, *T. mandshurica*, *Quercus mongolica*, *Fraxinus mandshurica* и др.), преобладают в лесах Приморья и являются зональными лесными формациями. Хвойно-широколиственные леса образуют нижний высотный пояс растительности, верхняя граница которого в южном Приморье проходит на абсолютной высоте 600–650 м, постепенно снижаясь к северу. Основные их особенности: флористическое богатство, многовидовой состав, многоярусное строение, вертикальная сомкнутость и разновозрастность древостоев, в которых участвуют виды с различной экологией и разной продолжительностью жизни, что обуславливает сложные межвидовые и внутривидовые взаимоотношения в процессе естественной динамики поколений.

К настоящему времени эти леса в подавляющем большинстве трансформированы в результате рубок и пожаров. Это особенно характерно для полуострова Корея и Северо-восточного Китая. Участки малонарушенных и девственных хвойно-широколиственных лесов в основном сохранились на особо охраняемых природных территориях (Кудинов, 2004; Корякин, 2007).

Познание устойчивости и динамики естественных и девственных лесов всегда относилось к числу фундаментальных проблем лесоведения (Морозов, 1912). Происходящие естественные изменения в девственном лесу, связанные, прежде всего, с онтогенезом древесных пород и сменой их поколений, вызвали

необходимость типизации возрастных этапов развития этого феномена (Ивашкевич, 1929; Колесников, 1956; Leibundgut, 1959; Манько, 1967; Mayer, 1978 и др.).

Динамика дальневосточных хвойно-широколиственных лесов рассматривалась неоднократно. Наибольшую известность получила схема диалектического развития девственного кедрово-широколиственного леса Б.А. Ивашкевича (1929), которая была несколько детализирована Б.П. Колесниковым (1956). В динамике этого леса были выделены две фазы – фаза преобладания в древостое кедра и фаза доминирования лиственных пород.

Н.М. Глазов (1968) состояние кедрово-широколиственных лесов анализировал на примере лесного массива Комаровского лесничества Уссурийского заповедника по материалам лесоустройства за 60-летний период. Он пришел к выводу, что девственный массив заповедника отличается стабильностью основных таксационных показателей (состав, запас) и развивается без смены пород.

Заключение Я.Я. Васильева (1938) о вековых сменах основных лесообразующих пород на территории Уссурийского заповедника (смена кедра пихтой цельнолистной, а также усиление позиций ели аянской и пихты) было основано на анализе их современных фитоценологических позиций. Происходящие изменения в хвойно-широколиственных лесах он объяснял изменением климата, проявляющемся в увеличении влажности.

Мониторинг динамики хвойно-широколиственных лесов нами осуществлялся на постоянных пробных площадях, закладка которых в Уссурийском заповеднике началась в 1935 г. и продолжалась позже. Две пробные площади характеризуют девственный кленово-лещинно-грабовый кедровник с липой и пихтой цельнолистной, древостои которых находятся на стадии перестойности главных лесообразователей. Они образованы многочисленными древесными породами, которые отличаются друг от друга не только морфометрическими показателями, но и биологическими и экологическими особенностями (продолжительностью жизненного цикла; экологической нишей в фитоценозе; отношением к основным факторам среды, обусловленным жизненной стратегией каждого вида; возможностями для естественного возобновления, связанными с динамикой плодоношения, а также со способами диссеминации и эколого-фитоценологическими условиями). Оценивая взаимоотношения *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla*, нельзя прийти к заключению о явном усилении позиций какой-либо из этих пород в наблюдаемый период (одна пробная площадь заложена в 1954 г., а вторая в 1964 г.), хотя тенденция некоторого укрепления позиций *Abies holophylla* просматривается на обоих участках. Но обе породы пока постепенно снижают свое участие в древостое. Другие виды, входящие в древостой, находятся на различных стадиях своего онтогенетического развития. Наличие деревьев с разной продолжительностью жизни приводит к тому, что за время жизни долго живущих основных лесообразователей сменяются более двух поколений сопутствующих древесных пород (*Carpinus cordata*, *Acer pseudosieboldianum* и других видов), численность которых очень высокая на протяжении всего периода наблюдений (60–75% от общего числа деревьев). Отмирающие особи этих пород тут же замещаются из их резерва, который постоянно имеется под пологом древостоев.

Общие черты возрастной динамики древостоя определяются стадийно-возрастным состоянием деревьев господствующего полога, но на этот процесс оказывает существенное влияние динамика деревьев, слагающих нижние пологи. Возникающие при распаде верхнего полога окна в первую очередь зарастают сопутствующими породами и кустарниками, а также заполняются кронами деревьев, растущих на границе с окнами. Складывающаяся экологическая и фитоценологическая обстановка не привлекает основного распространителя семян кедровки – кедровку (*Nucifraga caryocatactes*) для устройства кормовых запасов на этих участках. В первую очередь улучшением световой и в целом экологической обстановки пользуются крупный подрост и тонкомерные деревья, среди которых преобладают виды подчиненного полога, а доля основных лесообразователей невелика.

Анализируя динамику поколений основных лесообразователей, можно прийти к выводу, что на современном этапе лесообразовательного процесса наметилась четкая тенденция снижения участия *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla* в сложении древостоев. Этот процесс будет продолжаться и в дальнейшем, поскольку в тонкомерной части и в подросте доля этих пород невелика и не сможет компенсировать отпад перестойных деревьев. В древостое в ближайшее время будет неуклонно возрастать роль лиственных пород, к которым перейдет преобладание в верхнем пологе. Наступает фаза господства лиственных пород, продолжительность которой трудно предсказать, ибо надежного резерва для замены отмирающих поколений хвойных пород на обоих участках нет. Пока с полной определенностью можно говорить о том, что цикличность смены поколений *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla* в изучаемых древостоях на какое-то время нарушится.

Три постоянные пробные площади, характеризующие динамику дубово-кедровых лесов, которые в прошлом подверглись влиянию пожаров, заложены в 1935 г. и в 1954 г. (две пробные площади). В результате воздействия пожаров на первых этапах развития вторичных древостоев преобладал *Quercus mongolica* в значительной степени порослевого происхождения. На всех участках к моменту их изучения сформировался древостой со значительным участием кедровки. Состав древостоев зависит от особенностей местопроизрастания –

на свежих и влажных экотопах количество древесных пород, слагающих древостой, значительно больше по сравнению с сухими.

Взаимоотношения кедра и дуба имеют свои особенности в различных лесорастительных условиях. На периодически сухих экотопах почти 70 лет сохраняется сосуществование дуба и кедра, соотношения между которыми подвержены периодическим колебаниям, не ведущим к существенному преобладанию какой-либо из пород. На свежих и влажных местообитаниях сохраняется преобладание кедра, но постепенно уменьшается участие дуба и увеличивается доля лиственных пород и пихты цельнолистной.

Материалы постоянных пробных площадей свидетельствуют о том, что для дубово-кедровых древостоев, сформировавшихся после пожарных разрушений коренных лесов, характерен длительный период сосуществования кедра и дуба (70–90 лет, а, возможно, и более). В течение этого времени, хотя и происходили изменения численности и размеров деревьев, а также состава древостоя, в целом увеличивался запас древесины, прежде всего за счет кедра. Изменение запаса в результате отмирания старых поколений кедра компенсируется за счет прироста молодых, которые в свежих и влажных местообитаниях еще не достигли предельных размеров. В подросте на всех участках преобладали мелкие экземпляры лиственных пород, слагающих подчиненный полог. В целом для сомкнутых дубово-кедровых лесов не характерно обильное возобновление основных лесообразователей, что по мере распада преобладающих их поколений может привести к ослаблению их позиций.

Распределение деревьев по толщине отражает взаимоотношения древесных пород и наглядно иллюстрирует волновую смену поколений лесообразователей. Наибольшее количество деревьев в древостое постепенно сдвигается вправо, а для популяции дуба характерно постоянное снижение и угасание «волны». Состав и состояние дубово-кедровых древостоев на участках мониторинга, свидетельствуют о том, что восстановительные смены, как одна из форм лесообразовательного процесса, в этих лесах завершились. Они продолжались 230–250 лет и осуществлялись одновременно с возрастными сменами и, по-видимому, совпадали с тенденциями вековых изменений в растительном покрове Южного Приморья, где наряду с усилением позиций кедра (Куренцова, 1973), происходит укрепление позиций пихты цельнолистной. В то же время материалы, полученные в хвойно-широколиственных лесах на постоянных пробных площадях заставляют обратить внимание на слабое естественное возобновление основных лесообразователей, что может привести к снижению их роли в составе будущих древостоев.

Темнохвойные леса в Приморье занимают обширные площади на горных склонах и на платообразных участках и нередко формируют верхнюю границу прямостоячей древесной растительности. Естественная динамика этих лесов обусловлена сменой поколений древесных пород, которая нередко осложняется стрессовыми ситуациями для основных лесообразователей, что приводит к массовому усыханию древостоев. Этот процесс развивается под воздействием комплекса биотических, абиотических и иногда антропогенных факторов, которые играют неодинаковую роль в развитии массового усыхания древостоев, поэтому среди них выделены predisposing, вызывающие и сопутствующие факторы (Манько, Гладкова, 2001). Массовое усыхание пихтово-еловых лесов в конце XX века особенно ярко проявилось на плато в истоках рек Бикин, Большая Пея и Кабанья. Оно развивалось под влиянием стрессовых ситуаций для основных лесообразователей, вызванных нестабильными погодными-климатическими условиями, которые характерны для зоны перехода от суши к океану. Предрасполагающими факторами для этого негативного процесса выступали высокий возраст древостоев, в значительной степени пораженных гнилями и грибными болезнями, а также своеобразные почвенно-гидрологические условия.

Анализ почв под усыхающими пихтово-еловыми лесами позволил установить, что усыхание древостоев развивается в кислой или сильнокислой среде при господстве в почвенном поглощающем комплексе ионов алюминия и водорода, при незначительном или крайне малом содержании кальция и магния; почвам свойственна высокая гумусированность, фульватный состав гумуса, обилие аморфных соединений железа, алюминия и титана, недостаточное количество калия и фосфора (Манько, Гладкова, 2001).

Усыхание обычно начинается с отмирания крупных хорошо развитых деревьев, которые не всегда имеют высокий календарный и онтогенетический возраст. Изменение эколого-фитоценотической обстановки в результате усыхания и распада древостоя сопровождается размножением насекомых и развитием грибных болезней и, как следствие этого, расширением очага усыхания. Повторные воздействия стрессовых факторов приводят к ускорению гибели деревьев и возникновению новых очагов. Вследствие этого в массивах пихтово-еловых лесов имеются древостои, находящиеся на различных стадиях усыхания, а сам процесс деградации древостоев может длиться 10–20, а иногда и более лет. Для относительно одновозрастных древостоев иногда характерно быстрое «залповое» усыхание.

Усыхание темнохвойных лесов в бассейне р. Большая Пея, начавшееся в 1970 годы, по материалам космической съемки имело такую динамику: в 1983 г. площадь усохших лесов составляла 122, в 1986 г. – 144, в 1989 г. – 189, а в 1991 г. – 222 км².

Естественное возобновление темнохвойных пород в очагах усыхания в большинстве случаев проходит удовлетворительно. Подрост ели и пихты после усыхания древостоя в основной массе увеличивает прирост в высоту и по диаметру, хотя в связи с отпадом усохших деревьев многие особи получают механические повреждения. Последующее возобновление древесных пород на первых этапах после распада древостоя не играет существенной роли в восстановлении лесной обстановки по причине задержания площади разрастающимися кустарничками и травами. Поселение древесных пород происходит вокруг сохранившихся куртин тонкомера и подроста. На месте усохших древостоев формируются неравномерной сомкнутости молодняки с преобладанием темнохвойных пород. Новый древостой в очагах усыхания достигнет товарных размеров не раньше, чем через 40–50 лет после усыхания. В целом массовое усыхание пихтово-еловых лесов, порождая множество экологических и хозяйственных проблем (потеря древесины и рекреационной привлекательности лесов, ухудшение санитарной и пожарной обстановки, нарушение темпов биологического круговорота, и т.д.), не приводит к потере площадей, покрытых лесом. В 2001 г. часть площадей с усохшими древостоями в бассейне р. Большая Пяя была повреждена пожарами, изменившими естественный ход динамики.

Литература

- Васильев Я.Я. Лесные ассоциации Спутинского заповедника Горнотаяжской станции // Тр. Горнотаяжской станции АН СССР. 1938. Т. 2. С. 5–136.
- Глазов Н.М. Девственный широколиственно-кедровый лес Спутинского заповедника за последние 60 лет // Матер. по динамике растительного покрова. Владимир, 1968. С. 62–64.
- Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть. 1929. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46.
- Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневосточ. ф-ла АН СССР. Сер. ботанич. 1956. Т. 2 (4). М., Л. С. 1–261.
- Корякин В.Н. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 359 с.
- Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Южного Приморья и их динамика. Владивосток, 2004. 368 с.
- Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
- Манько Ю.И. Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Л., 1967. 244 с.
- Манько Ю.И., Гладкова Г.А. Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов. Владивосток, 2001. 228 с.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. СПб., 1912. 83 с.
- Leibundgut H. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern // Schweiz. Z. Forstwes., 1959. V. 110. S. 111–124.
- Mayer H. Über die Bedeutung der Urwaldforschung für den Gebirgswaldbau // Allgem. Forstzeitschrift. 1978. N 24. S. 91–693.

СУКЦЕССИОННЫЕ ТРЕНДЫ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЦЕНТРА РУССКОЙ РАВНИНЫ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Маслов А.А.

Москва, Институт лесоведения РАН

Вопрос о характере коренных лесов и о направленности сукцессионных трендов в лесах центра Русской равнины до сих пор остается одним из самых дискуссионных в геоботанической и лесной литературе последних десятилетий (Курнаев, 1968; Рысин, 1979; Разумовский, 1981; Растительность..., 1996; Маслов, 1998). Особую актуальность этот вопрос приобретает в условиях изменения климата конца XX – начала XXI века.

На протяжении более 25 лет в заповедных лесных участках Московской области на постоянных пробных площадях ведется работа по мониторингу природной динамики растительности (Маслов, 2004). Разработанная база данных по динамике древостоев, подроста, подлеска и нижних ярусов обновляется с частотой 1–5 лет. Достоверность выявления сукцессионных трендов обеспечивается большими размерами выборки.

Анализ накопленных многолетних данных позволяет нам дать предварительные ответы на следующие вопросы. 1) В чем заключаются характерные изменения климата региона последних десятилетий? 2) Где (в каких типах леса) мы наиболее ярко наблюдаем ответный отклик растительности на изменение климата? 3) Как меняются в ходе сукцессий видовой состав и структура сообществ?

Изменения климата. Характерной особенностью климата центра Русской равнины являются периодически повторяющиеся (примерно раз в 10 лет) экстремальные зимы и сильные засухи. Об этой особенности пишут источники середины XX века (Итоги..., 1964; Тимофеев, 1966). Среди климатологов есть разные взгляды на то, какие именно зимы и засухи считать «экстремальными» (Сазонов, 1991). Для геоботаников в

данном случае важны не столько конкретные «градусы», сколько сила воздействия экстремальной погоды на виды растений и на растительные сообщества. Так, однозначно являются экстремальными зимы, в результате которых происходит масштабная гибель плодовых деревьев и на больших площадях усыхают ясени (*Fraxinus excelsior*), лещина (*Corylus avellana*) и клен (*Acer platanoides*). Согласно температурным измерениям, такие последствия в центре Русской равнины наступают обычно в результате морозов за 40 градусов.

Во второй половине XX века и в начале XXI экстремальные засухи, по-прежнему, повторяются регулярно. Так, засуха 2002 г. была одной из наиболее сильных за последние десятилетия. Напротив, экстремальные зимы случались все реже и реже. Последняя такая зима «с морозом за 40» и массовым усыханием клена, ясени, лещины наблюдалась в 1978/79 гг. Относительно суровая зима 2005/2006 гг. не привела к обмерзанию и гибели широколиственных пород. Воздействие морозов на лещину, в целом, оказалось незначительным. Таким образом, зима 2005/2006 гг. не была экстремальной. На европейской части России наблюдается потепление климата, особенно сильное с конца 1980-х годов (Груза, Ранькова, 2001). Одновременно с существенным увеличением безморозного периода (на 39 дней с 1948 по 1998 г.) наблюдается увеличение общего количества осадков.

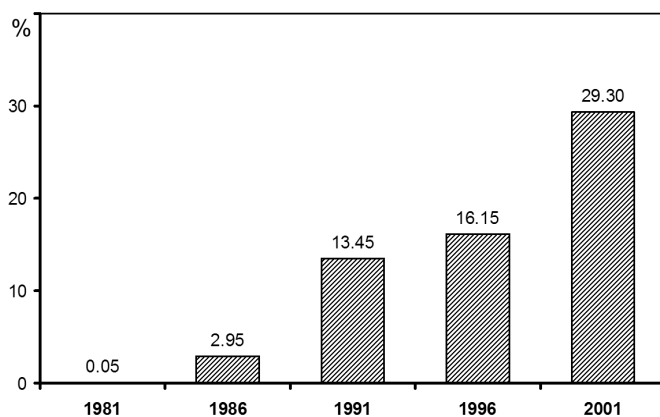
«Чувствительность» типов леса. Изученные лесные сообщества располагаются в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Наиболее существенные изменения видового состава и структуры фитоценозов обнаружены в группе кисличных типов леса (Maslov, 2006), где изначально в составе сообществ были представлены группы бореальных, субнеморальных и неморальных видов, наблюдалось максимальное видовое разнообразие и наименьшая концентрация доминирования. Потепление климата, отсутствие экстремальных зим благоприятствуют неморальным компонентам сообществ по сравнению с бореальными. Не обнаружено явных сукцессионных трендов в зональном сообществе неморального липо-ельника волосистоосокового. В бореальных (черничных, чернично-сфагновых) типах леса растительность реагирует только на увеличение количества осадков, что проявляется в росте сфагнумов и других влаголюбивых видов.

Изменения видового состава и структуры сообществ. В субнеморальных (неморально-кисличных) еловых лесах отчетливая реакция растительности на изменения климата проявляется в разрастании и формировании сплошного яруса из лещины. Все 30 лет после последней экстремальной зимы продолжают увеличиваться и численность, и диаметр, и высота кустов лещины. Одновременно с формированием яруса из лещины в кисличных типах леса наблюдается появление подроста клена (но не липы).

В нижних ярусах кисличных типов леса уменьшается роль видов олиготрофной группы черники-брусники, но возрастает роль видов эвтрофной группы копытня и папоротников. Так, зеленчук (*Galeobdolon luteum*) за 20 лет наблюдений из единично представленного вида превратился в доминирующий вид ельника-кисличника, достигнув встречаемости почти 30% (см. рисунок). Увеличивают свое участие в кисличных ельниках и такие неморальные виды как цирцея (*Circaea alpina*), адокса (*Adoxa moschatellina*) и медунница (*Pulmonaria obscura*). В результате сукцессии возрастает богатство почвы доступным азотом, что было показано с помощью индикации по шкалам Элленберга.

В типично бореальных сообществах сосняков и ельников чернично-зеленомошной, чернично-сфагновой групп типов леса обнаружен процесс медленного (но постоянного и статистически достоверного) увеличения роли сфагновых мхов. Так, в сосняке-долгомошнике число площадок, занятых сфагнумом (*Sphagnum fallax* и *Sph. girgensohnii*), за 20 лет увеличилось с 38 до 70%. Увеличили встречаемость *Aulacomnium palustre* и осока шаровидная (*Carex globularis*). В сосняке-черничнике встречаемость *Sphagnum girgensohnii* возросла с 3,7 до 7,2%. Увеличилась роль сфагнумов в ельнике-черничнике и ельнике чернично-сфагновом.

О том, что условия современного климата благоприятствуют процессам заболачивания, свидетельствует пример сосняка лишайниково-зеленомошного (Маслов, 2002). Здесь, наряду со снижением роли лишайников, увеличением роли брусники, черники (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*), мы наблюдаем процессы первичного поселения сфагнума (*Sph. girgensohnii*). Появление латок сфагнума, их закрепление и постепенное разрастание зафиксировано на постоянных трансектах не в понижениях микрорельефа, а на пологих вершинах, частично, ранее покрытых лишайниками. Впервые поселение сфагнума в сосняке лишайниково-зеленомошном было отмечено в начале 1990-х годов.



Динамика корневой встречаемости зеленчука (*Galeobdolon luteum*) в условно-коренном 90-летнем ельнике-кисличнике (количество учетных площадок N=2000)

Таким образом, с 1979 г. в условиях Центра Русской равнины продолжается беспрецедентный 30-летний период без экстремальных зим, ранее повторявшихся примерно раз в 10 лет. Следствием климатических изменений является процесс неморализации в нижних ярусах и увеличение численности широколиственных древесных видов в подлеске и подросте. Современный климат в центре Русской равнины благоприятствует процессам мезофитизации, неморализации и заболачивания, несмотря на засухи 1999 и 2002 гг. и относительно суровую зиму 2005/2006 гг.

Литература

- Груза Г.В., Ранькова Э.Я. Изменение климатических условий европейской части России во второй половине XX века // Влияние изменения климата на экосистемы. М., 2001. С. 1.9–1.16.
- Итоги экспериментальных работ в Лесной опытной даче ТСХА за 1862–1962 годы. М., 1964. 519 с.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.
- Маслов А.А. Динамика фитоцено-экологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра Русской равнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. № 2. С. 34–43.
- Маслов А.А. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном // Лесоведение. 2002. № 2. С. 23–29.
- Маслов А.А. Природная динамика заповедных лесных сообществ в центре Русской равнины: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2004. 44 с.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.
- Растительность Московской области (масштаб 1:200000) / Редакторы: Огуреева, Г.Н., Микляева, И.М., Суслова, Е.Г., Швергунова, Л.В. М., 1996.
- Рысин Л.П. Типы леса Восточного Подмосковья // Леса Восточного Подмосковья. М., 1979. С. 39–125.
- Сазонов Б.И. Суровые зимы и засухи. Л., 1991. 240 с.
- Maslov A.A. Recent successions in Central Russia forest communities: Internal dynamics and role of climate change // Climate changes and their impact on boreal and temperate forests. Yekaterinburg, 2006. P. 61–62.

О НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА МИКРОФОРМ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

Минасва Т.Ю.

Тверская область, Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник

В настоящей работе предпринят анализ публикаций, в которых неоднородность растительного покрова верховых болот на уровне микроландшафтов рассматривается в качестве ведущего фактора динамики растительности и формирования биологического разнообразия.

Верховые болота традиционно представляются как экосистемы с низким уровнем разнообразия, примитивной структурой растительности, низкой межрегиональной вариабельностью. Рассмотрение неоднородности структуры растительного покрова верховых болот зачастую ограничивается структурой типичных комплексов, таких как грядово-озерково-мочажинный, а элементы комплексов принимаются за низшие единицы неоднородности растительного покрова. В то же время специфика условий верховых болот определяет ведущую роль микро мозаичности растительности в ее динамике и для поддержания видового и структурного разнообразия. Последнее утверждение в различной степени подтверждается результатами исследований многих авторов.

Первая группа работ связана с применением подходов ландшафтной типологии к описанию растительности болот. Такой «топографический» подход к классификации растительности использовал в своей классической работе Н. Sjörs (1948). Автор вводит понятие болотных форм (нем. Moorstrukturen), которые формируются растительными сообществами с их биотопами, различая гряды, кочки, мочажины, ковры, топи, озера, ручьи, ключи и пр. Они объединяются в болотные участки, а последние – в болотные комплексы. Эту иерархию автор переносит на классификацию растительных сообществ. При описании горизонтальной структуры используется смешанная ландшафтно-ценотическая характеристика и приводится экологическое обоснование такого деления. Описание растительности через микроформы и болотные участки встречается в работах Ratcliffe, Walker (1958), Eurola (1962), Goode, Lindsay (1979), Lindsay et al. (1985, 1988).

«Топо-ценотический» подход использован В.В. Мазингом при рассмотрении различных уровней горизонтальной неоднородности растительного покрова верховых болот Эстонии (Мазинг, 1969; Masing, 1982) и Европы (Masing, 1984). Болотные фитоценозы по Мазингу представляют собой микроценозы, формирующие таксономический континуум. Синузия понимается автором вслед за Liptaa (1939) как топографическая гомогенная единица яруса, выделяемая по видовому составу, жизненной форме или форме роста, высоте, плотности, положению относительно градиента увлажнения. Микроценоз рассматривается как комплекс синузий, расположенных одна над другой. Микроценозы выделяются в пределах одной микроформы и считаются ос-

новной единицей пространственной структуры растительности. Синсистематически – микроценоз трактуется как комбинация доминантов синузий и ассоциированных с ними видов и имеет ранг социации. Социации, имеющие сходный видовой состав и экологии объединяются в ассоциации. Таким образом, В.В. Мазинг связывает пространственную структуру растительного покрова болот с единицами классификации растительности путем отождествления микроценоза (единицы более топографической) с фитоценозом (единицей более функциональной). Опираясь на микроценоз в качестве основной единицы пространственного и типологического варьирования, автор выстраивает схему динамики растительности болот и классификацию единиц более высокого ранга.

Микроценозы для описания горизонтальной структуры фаций олиготрофных и аапа-болот Карелии использует Г.А. Елина с коллегами (1984). Фитоценозы и микроценозы в их составе в границах фаций выделяются визуально при анализе крупномасштабных схем растительности. Фации в понимании Карельской школы близки к болотным участкам скандинавской школы. Авторы указывают на неоднородность микроформ, состоящих из «...одного или нескольких фрагментов сообществ с разными видами-эдификаторами» и обращают внимание на необходимость разделения при анализе горизонтальной структуры явлений комплексности и мозаичности. Для описания функциональной неоднородности авторы используют понятие синузии в трактовке Б.Н. Норина (1979). Позднее В.К. Антипин (1991) при анализе пространственной структуры болотных фаций описывает неоднородность мочажин, выделяя внутри фации *Sphagneta baltici* шесть типов микроценозов, а в пределах грядово-мочажинной фации *Sphagneta fusci+S. baltici* – пять из девяти типов микроценозов приходится на мочажину. В цитированных работах карельской школы, как и в работах Т.К. Юрковской (1983, 1992) структурная неоднородность наряду с другими экологическими характеристиками фаций используется как признак при их типологии и картировании. Описанию пространственной структуры растительности болот на уровне микроценозов посвящены также работы И.В. Благовещенского (1989, 1992). Автор выделяет структурные единицы методом крупномасштабного картирования, дает им название микроассоциации, и математически обосновывает их выделение по экологическим параметрам. Роль распределения видов сфагновых мхов в границах микроформ в формировании неоднородности горизонтальной структуры мочажин верховых болот посвящена работа М. Plomets (1988).

Вторая группа работ посвящена выделению однородных структур растительности по экологическому градиенту на основе результатов сопряженного анализа изменений параметров среды и обилия видов. Метод применялся для болот Коми в (Боч и др., 1979) и для болот Северо-Запада (Боч, Василевич, 1980). Анализ горизонтальной структуры растительности болот в данных исследованиях основан на методах выделения границ между фитоценозами и оценки межвидовых сопряженностей, разработанных В.И. Василевичем (1969, 1970а, 1970б, 1972). В качестве переменных использованы для видов – корень квадратный из значения проективного покрытия, для параметров среды (состав и химические характеристики торфа на глубине 25 см, уровень грунтовых вод) – доля от максимального значения. Методика позволяет уловить различия по градиенту характера и направления изменений растительности и почв в отсутствие резких изменений отдельных признаков. В цитированных работах охарактеризована неоднородность растительности в границах всего болотного массива, минуя такие структурные уровни, как фация или микроценоз. Нами использован этот же метод на уровне микроформ, при этом проективное покрытие видов заменялось числом побегов, а в качестве переменных использованы не только виды, но и классы побегов по критерию онтогенетического состояния.

В третьей группе работ (эстонской школы болотоведения) экологические факторы рассматриваются не как индикатор, а как причина горизонтальной дифференциации растительного покрова и формообразования (Лоопман, Пайдла, 1981; Loopman, 1988). Согласно гипотезе авторов, повышенное содержание кислорода увеличивает скорость минерализации торфа, повышается богатство местообитаний, улучшается рост кустарничков, увеличивается биомасса мезотрофных видов, с чем связывается образование положительных форм микрорельефа. Фактор аэрации рассматривается как ведущий в формообразовании и динамике растительности по схеме структурных перестроек на уровне как болотных массивов, так и отдельных микроформ. Выделенные элементы названы «микрорельефами». Им соответствует развернутая экологическая характеристика и состав доминирующих видов, на основе которого авторы выделяют безранговые растительные сообщества.

Работы этого направления общего характера посвящены анализу вклада элементов горизонтальной структуры в динамику растительного покрова болот, перераспределение этих элементов со временем в пространстве, в том числе в масштабе четвертичного периода. На уровне динамики микроформ этот вопрос раскрывается в работах В.В. Мазинга (Masing 1982, 1984) и его ученика М. Цобеля (1989; Zobel, 1988). Обзор типов сукцессий на болотах и вклада пространственной структуры в формирование динамических моделей приведен в работе Н. Sjors (1990). Некоторые работы посвящены анализу примеров формирования конкретных типов мозаичности в ходе сукцессии (Jenik, Soukorpova, 1992). В палеоэкологическом аспекте вклад элементов пространственной неоднородности в формирование моделей динамики рассмотрены для Швеции (Svensson, 1988). Палеоэкологическая интерпретация динамики ценопопуляций сфагновых мхов дана также в небольшой работе В.К. Антипина и В.Д. Лопатина (1989).

Анализ результатов исследований неоднородности растительного покрова верховых болот на уровне микроландшафтов демонстрирует, что 1) мозаичность в пределах микроформ верховых болот реально существует и описывается помощью «топо-ценотических» и ценотических методов; 2) мозаичность непосредственно индицирует неоднородность экологических характеристик; 3) мозаичность в пределах микроформ определяет структурное и видовое разнообразие растительного покрова болот; 4) элементы мозаичности являются единицами как кратковременной, так и долговременной динамики растительного покрова верховых болот.

Литература

- Антипин В.К. Классификация и структура олиготрофных болотных фаций // Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л.: Наука, 1991. С. 41–59.
- Антипин В.К., Лопатин В.Д. Динамика сфагновых ценопопуляций южно-карельских аапа болот // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкции палеогеографических условий. Таллинн, 1989. С. 12–14.
- Благовецкий И.В. Микроценотическая структура растительных сообществ сфагновых болот Ульяновской области // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкции палеогеографических условий. Таллинн, 1989. С. 20–24.
- Благовецкий И.В. Особенности микроценотической структуры растительных сообществ сфагновых болот Ульяновской области // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 94–101.
- Боч М.С., Василевич В.И. Состав и структура грядово-мочажинного комплекса // Экология. 1980. № 3. С. 22–30.
- Боч М.С., Василевич В.И., Константинова Т.П. Сопряженные изменения растительности и почв при заболачивании сосновых лесов (на примере Коми АССР) // Болота и болотные ягодники. Труды Дарвинского госзаповедника. Вып. XV. Северо-Западное книжное изд-во, 1979. С. 32–37.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. 1969. 232 с.
- Василевич В.И. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970а. С. 66–83.
- Василевич В.И. Пространственная однородность растительных сообществ и методы ее оценки // Бот. журн. 1970б. Т. 55. № 3. С. 376–385.
- Василевич В.И. Оценка межвидовых сопряженностей по зонам высокой встречаемости видов // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М.: Наука, 1972. С. 16–23.
- Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
- Лоопаман, Огурева, 1983
- Лоопман А., Пайдла А. О ландшафтно-экологических условиях в грядово-мочажинных комплексах выпуклых олиготрофных болот // Изв. АН Эст. ССР. Т. 30. Биология. 1981. № 1. С. 62–73.
- Мазинг В.В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Докл. по опубл. работам, на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Тарту, 1969. 96 с.
- Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с.
- Цобель М.Г. Некоторые соображения по поводу сукцессионной теории и сукцессий верховых болот // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкции палеогеографических условий. Таллинн, 1989. С. 110–115.
- Юрковская Т.К. Структура и динамика растительного покрова грядово-мочажинных комплексов некоторых типов болот // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 38–51.
- Юрковская Т.К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. Труды БИН. Вып. 4. СПб, 1992. С. 1–256.
- Eurola S. Ueber die regionale Einteilung der suedfinnischen Moore. Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo. 1962. V. 33. P. 163–243.
- Goode D.A., Lindsay R.A. The peatland vegetation of Lewis // Proc. Of Royal Soc. Edinburgh. 1979. V. 77B. P. 279–293.
- Ilomets M. Vertical distribution and spatial pattern of SPHAGNUM communities in two Estonian treeless bog // Dynamics and ecology of wetlands and lakes in Estonia. Tallinn, 1988. S. 24–39.
- Jenik J., Soukopova L. Microtopography of subalpine mires in the Krkonose Mountains, the Sudetes // Preslia, Praha, 1992. V. 64. P. 313–326.
- Lindsay R.A., Charman D.J., Everingham F., O'Reilly R.M., Palmer M.A., Rowell T.A., Stroud D.A. The Flow Country: The peatlands of Caithness and Sutherland. Nature Conservancy Council. 1988. 174 p.
- Lindsay R.A., Riggall J., Burd F. The use of small-scale surface patterns in the classification of British peatlands. Aquilo. Ser. Botanica. 1985. 21. P. 69–79.
- Lipmaa T. The unistratal concept of plant communities // The American Midland Naturalist, 1939. V. 21. N 1. P. 111–145.
- Loopman A. Influence of mire water, oxygen and temperature conditions upon vegetation and the development of bog complexes // Dynamics and ecology of wetlands and lakes in Estonia. Tallinn, 1988. S. 40–57.
- Masing V. The plant cover of Estonian bogs. A structural analysis // Peatland ecosystems. Tallinn: Valgus, 1982. P. 50–92.
- Masing V. Estonian bogs: plant cover, succession and classification // European mires. London, 1984. P. 119–148.
- Ratcliffe D.A., Walker D. The Silver Flowe, Galloway, Scotland. Journal of Ecology. 1958. V. 46. P. 407–445.
- Sjors H. Myrvegetation i Bergslagen // Acta Phytogeogr. Suecica. 1948. N 21. P. 1–299.
- Sjors H. Divergent successions in mires, a comparative study // Aquilo. Ser. Bot. Oulu, 1990. V. 28. P. 67–77.
- Svensson G. Fossil plant communities and regeneration patterns on a raised bog in South Sweden // J. Ecology. 1988. V. 76. P. 41–59.
- Zobel M. Autogenic succession in Boreal Mires – A Review // Folia geobotanica Phytotaxonomica. Praha, 1988. V. 23. P. 417–445.

СРАВНЕНИЕ ВЛИЯНИЯ СОДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ТРАВ НА ПОДЧИНЕННЫЕ КОМПОНЕНТЫ ПРИРУЧЬЕВОГО ЛЕСНОГО ФИТОЦЕНОЗА

Мирин Д.М.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

Специфичность влияния разных видов растений на другие компоненты растительности и среду – мало изученный вопрос, принципиальный для раскрытия системы взаимоотношений в многовидовом сообществе и объяснения горизонтальной неоднородности фитоценозов. Воздействие на другие виды и экологические условия чаще всего изучается на примере сильных эдификаторов (например, ель, дуб, плотнотерновинные злаки), резко отличающихся по своим биологическим, экологическим и фитоцено- тическим характеристикам от рядом растущих растений. Большинство видов по своим свойствам различается не так сильно. В свою очередь возможности реагирования растений на различия в условиях среды и чувствительность к этим различиям ограничены и неодинаковы у разных видов (Ипатов, Кирикова, 2001). По представлениям В.И. Василевича и В.С. Ипатова (1969) виды различают лишь небольшое число типов партнеров, которые в некоторой степени соответствуют экобиоморфам. В более поздних публикациях указывается универсальность реакций и сходство направлений преобразования среды многими растениями и соответственно малая вероятность формирования неоднородности растительных сообществ вследствие влияния фитоцено- тически неконтрастных содоминантов (Василевич, 1983). В других случаях подчеркивается высокая видоспецифичность трансформации среды, но распознавание этих различий видами ассектаторами зависит от контрастности созидификаторов и может быть выражено в разной степени (Ипатов, Кирикова, 1997). По сравнению с воздействием деревьев на нижние ярусы, влияние трав на подчиненные компоненты фитоценоза исследовано гораздо слабее. Работы по данной тематике идут, преимущественно на основе концепции фито-генного поля. Роль отдельных видов крупных трав (без сопоставления между собой) в неоднородности растительного сообщества рассматривалась почти исключительно в травяных экосистемах (Галанин, 1980; Заугольнова, Михайлова, 1978; Ипатов, Кирикова, Майор, 2007; Куркин, 1998; Работнов, 1992). Лишь в немногих статьях анализируется мозаичность лесного напочвенного покрова хотя бы отчасти с точки зрения межвидовых взаимоотношений (Лебедева, Тиходеева, 2003; Маслов, 2001; Рогова, Орловская, Короткова, 1985; Самойлов, 1980).

Для приручевых лесов характерны высокая мозаичность, видовое богатство и полидоминантность травостоя (Мирин, 2001). Сложное строение этих сообществ имеет множество причин, одной из которых может быть неоднородность влияния содоминантов. Представляемая работа проведена с целью выяснения возможной роли доминантов полидоминантного травостоя в пространственной неоднородности и поддержания высокого биоразнообразия травостоя приручевых лесов.

Материалы и методы

Для анализа использованы геоботанические описания, выполненные автором в сероолхово-елово-березовом редколесье таволгово-высокотравном в широкой пойме небольшой долины ручья на территории Устьянского района Архангельской области. Травостой в сообществе слабо неоднородный (без четко выраженных пятен мозаики) с содоминированием таволги *Filipendula ulmaria*, бодяка огородного *Cirsium oleraceum*, борца *Aconitum septentrionale* и значительным участием кочедыжника *Athyrium filix-femina*. Для описания выбирались участки с проективным покрытием одного из содоминантов не менее 70% и суммой проективных покрытий остальных содоминантов не более 30%. Описано 50 учетных площадок, в т. ч. с доминированием *Filipendula ulmaria* 20 площадок, *Cirsium oleraceum* – 11, *Aconitum septentrionale* – 13 и *Athyrium filix-femina* – 6 площадок. На учетных площадках размером 1 м² было оценено общее проективное покрытие травостоя, абсолютные проективные покрытия всех видов трав и различных в поле групп и видов мхов. Все описания выполнены примерно в одинаковых условиях микрорельефа вне куртин деревьев, общее покрытие травостоя на площадке было не менее 75%. Почвы дерново-глеявые с маломощным гумусоаккумулятивным горизонтом (5 см). Богатство почвы по шкалам Л.Г.Раменского с соавторами (1956) 9 баллов, увлажнение – 82 балла.

Видовая насыщенность в данном случае подсчитана как число видов трав на 1 м². Сложность травостоя была рассчитана как отношение суммарного проективного покрытия видов трав к общему проективному покрытию яруса. Этот коэффициент характеризует перекрытие особей разных видов в пределах одного яруса, указывает на выраженность подъярусов, но не учитывает перекрытия вышележащими органами нижележащих органов растений одного вида.

Поскольку сравниваемые выборки геоботанических описаний площадок с определенным доминантом не равновеликие, для их анализа использован непараметрический тест Краскелла-Уоллиса (SPSS 12.0).

Результаты

На участках доминирования таволги *Filipendula ulmaria* при повышенном общем проективном покрытии травостоя, его видовая насыщенность, сложность и, как следствие, суммарное покрытие оказались достоверно ниже, чем на площадках с доминированием других видов (табл.). Видов, тяготеющих в таволгово-высокотравном приручевом редколесье к участкам доминирования таволги, не выявлено. По-видимому, она является в этих условиях наиболее сильным эдификатором и конкурентом и ее влияние на другие виды отрицательное либо слишком слабое для проявления реакции.

Реакция видов и суммарных параметров травостоя таволгово-высокотравного приручевого редколесья на вид доминанта (результаты теста Краскелла-Уоллиса)

Реагирующий вид/параметр	χ^2	α	предпочитаемые доминанты
ОПП травостоя	9,67	0,02	<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Filipendula ulmaria</i>
Суммарное ИПП травостоя	16,38	0,00	не <i>Filipendula ulmaria</i>
Сложность травостоя	21,35	0,00	не <i>Filipendula ulmaria</i>
Видовая насыщенность	8,99	0,03	не <i>Filipendula ulmaria</i>
<i>Stellaria nemorum</i>	7,92	0,05	не <i>Athyrium filix-femina</i>
<i>Adoxa moschatellina</i>	8,82	0,03	<i>Cirsium oleraceum</i> , не <i>Athyrium filix-femina</i>
<i>Aegopodium podagraria</i>	8,70	0,03	<i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Cirsium oleraceum</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	6,41	0,09	<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Cirsium oleraceum</i>
<i>Geum rivale</i>	10,52	0,01	<i>Athyrium filix-femina</i>
<i>Calliergon cordifolium</i>	8,11	0,04	<i>Athyrium filix-femina</i>
<i>Climacium dendroides</i>	15,91	0,00	<i>Athyrium filix-femina</i>
<i>Brachythecium oedipodium</i>	18,05	0,00	<i>Athyrium filix-femina</i>

Участки с доминированием бодяка *Cirsium oleraceum* выделились среди остальных большим обилием *Adoxa moschatellina*, *Aegopodium podagraria* и *Oxalis acetosella* (см. табл.). Это наиболее мезофильные виды данного фитоценоза, а адокса и сныть наиболее требовательны к содержанию доступного азота в почве. Возможно, бодяк оказывает наибольшее дренирующее влияние своими корневыми системами, и задерживает большое количество осадков листьями, что позволяет лучше развиваться мезофитам. Кроме того, он избегает даже еле заметных замкнутых микропонижений, что повышает его сопряженность с мезофитами в приручевом сообществе. Влияние бодяка огородного в сравнении с другими видами высокотравья на круговорот азота нуждается в специальном изучении.

Площадки с доминированием борца *Aconitum septentrionale* ничем, кроме повышенного обилия сныти, не отличались. Видимо, среди представленных видов высокотравья он наименее специфичен по своим средообразующим свойствам.

Небольшое число площадок с доминированием кочедыжника *Athyrium filix-femina* более заметно отличалось от остальных, чем площадки с другими доминантами (см. табл.). Выявился небольшой комплекс видов, тяготеющих к подкроновому пространству кочедыжника (или избегающих сомкнутых куртин таволги, бодяка и борца): *Geum rivale*, *Oxalis acetosella* и три вида мхов. С одной стороны вайи кочедыжника более тонкие и значительно более тонко рассеченные, по сравнению с листьями других содоминантов. Это означает другой режим освещения. Ранее было показано, что крупные розеточные папоротники в мезотрофных приручевых лесах являются самыми сильными задернителями почвы (Мирин, 2003), поэтому вряд ли вблизи растений кочедыжника складываются более благоприятные для других растений почвенные условия. Из присутствующих в исследованном сообществе трав-средообразователей кочедыжник – единственный вид, образующий небольшие кочки. Кроме того, из-за сильной рассеченности вайи, она при отмирании не закрывает сплошным слоем почву. Характер нанорельефа и листового опада являются существенными экологическими факторами для мхов, и среди них есть виды (*Climacium dendroides*, *Calliergon cordifolium*, *Brachythecium oedipodium*), явно предпочитающие в данном типе фитоценоза участки с доминированием кочедыжника. Два вида трав продемонстрировали избегание участков с доминированием *Athyrium filix-femina*: это *Stellaria nemorum* и *Adoxa moschatellina*. Возможно, вблизи кочек папоротника имеет место обеднение почвы азотом, на что отзывается адокса своим обилием. Придумать интерпретацию для поведения звездчатки дубравной еще сложнее. Вероятно, площадок с доминированием кочедыжника слишком мало для выявления реальных закономерностей, либо здесь проявляется химическое взаимодействие по типу аллелопатии, в данном исследовании никак не оцененное.

Выделилась группа видов напочвенного покрова, индифферентная к тому, какой вид из четырех доминирует на данном участке. Достоверно не различают доминантов мхи *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Pseudobryum cinclidioides* и *Brachythecium rivulare* (значимость по тесту Краскелла-Уоллиса 0,99, 0,83 и 0,94 соответственно). Поскольку эти виды преобладают в моховом покрове, общее его покрытие также не реагировало на различия в доминантах травостоя. С меньшей достоверностью проявляют безразличие к видовой

принадлежности доминанта *Ranunculus auricomus* (значимость по тесту Краскелла-Уоллиса 0,68), *Galium palustre* (0,73), *Cardamine amara* (0,66), *Equisetum sylvaticum* (0,73) и *Chiloscyphus pallescens* (0,60).

На проявляемость различий фитогенных полей разных содоминантов в сообществе влияет как разница в характере преобразования видов среды, так и разница в чувствительности подчиненных компонентов фитоценоза к этим различиям. Так, адокса и кислица различают участки доминирования *Cirsium oleraceum* и *Aconitum septentrionale*, а сныть нет. Приведенные чуть выше восемь видов трав и мхов вообще не чувствуют разницы между участками доминирования разных видов высокотравья в одном сообществе, а восемь видов, приведенные в таблице их различают (чаще выделяя среди прочих участки с доминированием *Athyrium filix-femina*). По биоморфологическим признакам кочедыжник существенно отличается от остальных видов высокотравья. Бодяк и борец наиболее сходны (розеточные, высоко олиственные, вегетативно мало- или неподвижные крупные поликарпические травы). Таволга – безрозеточная высоко олиственная, длиннокорневищная (вегетативно подвижная) крупная поликарпическая трава. Различия в морфологии часто приводят к различиям в средообразующих способностях и конкурентной силе. Но и морфологически сходные виды могут по-разному изменять среду (видимо, в результате различий в биохимических свойствах и влиянии на биогеохимические процессы), на что реагируют другие виды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 06-04-48549).

Литература

- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Василевич В.И., Ипатов В.С. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 6. С. 643–651.
- Галанин А.В. Влияние фитогенного поля на распределение растений // Экология. 1980. № 6. С. 76–78.
- Заугольнова Л.Б., Михайлова Н.Ф. Структура фитогенного поля у некоторых плотнотравянистых злаков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 79–89.
- Куркин К.А. Взаимоотношение растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 491–423.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Реактивность и чувствительность видов к экологическим факторам // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 80–86.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Майор И.А. Влияние *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) на сопутствующие виды в луговых сообществах // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1046–1053.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд. СПбГУ, 1997. 316 с.
- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного // Вестн. С.-Петерб. ун-та, сер. 3 (биология). 2003. Вып. 1. № 3. С. 30–47.
- Маслов А.А. Пространственно-временная динамика популяций лесных растений и проверка «карусельной модели» на примере сосняка-черничника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 59–65.
- Мишин Д.М. Структура и динамика приречных лесов северо-запада России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 16 с.
- Мишин Д.М. Влияние синузид крупных папоротников на другие компоненты живого напочвенного покрова // Вестн. С.-Петерб. ун-та, сер. 3 (биология). 2003. Вып. 2. № 11. С. 40–45.
- Работнов Т.А. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 104–110.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: СельхозГИЗ, 1956. 472 с.
- Рогова Т.В., Орловская Л.А., Короткова Г.И. О мозаичности напочвенного покрова лесных биогеоценозов // Взаимодействие между компонентами экологических систем. Казань, 1985. С. 115–123.
- Самойлов Ю.И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (Poaceae) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255–265.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НИЗКИХ ПОБЕРЕЖИЙ БАЙДАРАЦКОЙ ГУБЫ

Морозова Л.М., Эктова С.Н.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Литература о растительности засоленных маршей морских побережий обширна, особенно англоязычная и немецкая. Характеристика маршей встречается в работах В. Чэпмена, В. Гильнера, Х. Вальтера, Д. Бранун-Бланке и др. (Вальтер, 1975).

Марши это низменная полоса морского побережья, затопляемая в периоды наиболее высоких (сизигийных) приливов или сильных нагонов морской воды. Обычно марши сложены илистыми или песчано-илистыми наносами, на которых формируются богатые гумусом почвы. Марши покрыты луговой растительностью,

местами заболочены. Марши типичны для Северного моря, есть в Нидерландах, Германии, Великобритании, Дании, Франции, на востоке и юге США. Поясность маршевой растительности в каждом отдельном районе имеет свои особенности. Они могут быть связаны с климатом и флорой, почвой и скоростью накопления ила, с процессами поднятия или опускания побережья и со многими другими причинами. Расчленение маршевой растительности на полосы зависит от высоты местообитания над уровнем малой воды и содержания солей в почвенном растворе (Вальтер, 1975).

В России аналогами маршей являются лайды. **Лайда** (ж. р.) происходит, возможно, от финского **laito**, **lai-don** – мелкий, неглубокий; эстонского – **laid** – отмель. Обозначает низменный берег, полосу увлажненных равнин на побережьях Балтийского моря и морей Северного Ледовитого океана (Большая Советская Энциклопедия, 1973.)

Как и марши, лайды тянутся полосой вдоль морских побережий, достигая в ширину нескольких километров. Для лайды характерно огромное количество небольших округло-овальных водоемов с соленой и солонцеватой водой. Глубина этих водоемов обычно до 1 м, чаще – мельче, диаметр от 1 до 20 м. По сообщениям геоморфологов, образование их связано с торошением льда, когда его отдельные куски переворачиваются и примерзают к верхнему слою грунта. При этом формируются чашеобразные углубления, которые в процессе промерзания и оттаивания углубления и трансформируются в озера. Озера на лайде занимают до 40% площади. Все озера и озера соединены друг с другом многочисленными протоками.

Растительность лайд сложена, преимущественно, травами и называется **тампами**. Тампы относятся к луговому типу растительности (Городков, 1935). Это особые приморские луга, сложенные специфическими галофитными видами трав. На повышенных участках к ним примешиваются тундровые и болотные виды с широкой экологической амплитудой. Тампы часто заболочены, но вполне проходимы, однако берега озерков и проток часто достаточно топкие.

Почвы на лайде преобладают аллювиальные болотные иловато-торфяно-глеевые. Мерзлота обычно на глубине 1,4–2 м.

Растительность лайд сосредоточена между многочисленными озерами и протоками. Описание типичных тампов: ОПП = 95%, высота трав 6 см. Основные доминанты – осока обверточная (*Carex subspatacea*) – сор₂, бескильница ползучая (*Puccinella friganodes*) – сор₁, дендрантема (*Dendranthema arctica*) sp-сор₁, звездчатка приземистая (*Stellaria humifusa*) – sp-сор₁. Мхи формируют покрытие от 10 до 50%.

Как отмечает О.В. Ребристая (1997), в литературе известно лишь несколько работ по флоре и растительности приморских экотопов российской Арктики: работы А.И. Лескова (1936) и А.А. Корчагина (1937) касаются европейской Арктики, работа Л.А. Сергиенко (1985) – Чукотского полуострова. О флоре и растительности приморских экотопов сибирской Арктики известно лишь из кратких описаний лайд, приводимых в работах по флоре и растительности Арктики (Городков, 1932; Тихомиров, 1948; Александрова, 1963; Ребристая, 1966, 1977, 1995; Тихомиров и др., 1966; Матвеева, Заноха, 1985; Кожевников, 1989; Куваев и др., 1994; по Ребристая, 1997). Но во всех этих работах лишь очень кратко перечисляются основные доминанты приморских экотопов, большинство из которых встречаются повсеместно: *Carex subspatacea*, *C. glareosa*, *C. rsina*, *Puccinellia phryganodes*, *P. tenella*, *Dupontia psilosantha*, *Phippsia algida*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Stellaria humifusa*, *Honkenia peploides*, *Dendranthema arcticum*, *Mertensia maritima*.

О.В. Ребристая (1997) дает характеристику флоры и растительности морских побережий Карского моря в условиях северных субарктических и арктических тундр полуострова Ямал и полуострова Гыдан.

Район наших исследований находится в подзоне южных субарктических тундр. Растительность лайд исследована на полуострове Ямал (в устьях рек Еркута, Хе-яха, севернее устья р. Яра-яха) и на Уральском берегу Байдаракской губы (в устье ручья в районе о. Левдиева и южнее о. Левдиева).

Формирование растительности лайд от морского прибоя начинается постепенно, обычно представлено несколько сукцессионных стадий, выделяющихся визуально в виде полос, тянущихся вдоль морского берега. Рассмотрим растительность этих полос в условиях устья небольшой реки Яра-яха на ямальском берегу Байдаракской губы.

Растительность начинается в 50–250 м от морского прибоя. На участке от морского прибоя до типичной растительности тампов выделяется несколько полос шириной от 2 до 6 м, реже – 10 м.

1) Песчаный пляж обычно лишен растительности, хотя на нем могут встречаться единичные особи и даже небольшие пятна из *Puccinellia phryganodes* и *Honkenia peploides*. Реже на пляже встречается *Tripleurospermum hookeri*.

2) Разреженные группировки по склону **морского бара**, обращенному к морю. Типичны одновидовые разреженные группировки, часто из *Honkenia peploides*. Ширина полосы 2–4 м. Общее проективное покрытие 10–20%. Раскидистые кусты гонкении часто полуприкрыты песком. Кроме нее единично могут встречаться кустики *Salix reptans*.

3) Злаково-разнотравная разреженная группировка по бару. ОПП = 30%. Преобладает *Honkenia peploides*. Рассеянно и единично присутствуют *Festuca cryophila*, *Dupontia psilosantha*, *Rumex graminifolius*,

Stellaria humifusa, *Tripleurospermum hookeri*, *Armeria maritima*, *Cerastium arvense*, *Salix reptans*, *Carex rariflora*, *C. subspathacea*, *C. ursina* (по понижениям).

4) Осоково-злаковая группировка по склону бара обращенного от моря выделяется высоким обилием *Festuca cryophyla* (сор₁₋₂). С обилием сор присутствуют *Carex mackenziei*, *Calamagrostis deschampsoides*; сор – *Deschampsia borealis*, *Pedicularis sudetica* s.l., *Salix reptans*, *Dendranthema arctica*, *Rumex graminifolius*, *R. aureostigmaticus*, *Armeria maritima*, *Tanacetum bipinnatum*. Гонкения исчезает из состава группировки. Единично встречаются мхи рода *Polytrichum*.

5) Осоково-злаковая группировка с *Salix reptans* характерна для основания морского бара. Визуально выделяется высоким обилием ивы и заметным увеличением ОПП до 50–60%. Видовой состав практически не изменился, но повысилось обилие осоки *Carex mackenziei*.

6) Тампы. Для тампов характерно высокое покрытие – ОПП = 90–100%, высота травостоя 8–10 см. Основными доминантами являются осоки (*Carex subspathacea*, *Carex mackenziei*, *Carex ursina*, *Carex rariflora*, *Carex concolor*) и злаки (*Calamagrostis deschampsoides*, *Dupontia fischeri*, *Puccinellia phryganodes*). Спорадически обильны (до сор₁) виды разнотравья: *Potentilla egedii*, *Rhodiola arctica*, *Dendranthema arctica*, *Stellaria humifusa*, *Cochlearia groenlandica* и др.

В прибрежной части глубоких и по дну мелких озерков обилён *Hippurus tetraphylla*, по мелким лужам – *Ranunculus tricrenatus*.

На разных участках тампов соотношение основных доминантов меняется в зависимости от увлажнения и засоленности грунтовых вод. При повышении рельефа на 30–40 см появляется типичная тундровая растительность – травяно-моховая тундра, травяно-сфагновое или плоскобугристое болото. Повышается обилие пушиц (*Eriophorum polystachion*, *E. scheuchzeri*, *E. russeolum*, *E. vaginatum*).

На уральском берегу Байдарацкой губы растительность тампов формируется сходным образом, но профиль значительно короче, выделено только 4 полосы растительных группировок до типичных тампов. Все основные доминанты те же, что и на ямальском берегу. Пионерами зарастания морского берега также являются *Honckenia peploides* и *Puccinellia phryganodes*. Большое участие в зарастании (уже во 2-й зоне) принимают пушицы – *Eriophorum polystachion*, *E. scheuchzeri*.

Тампы простираются на 200–300 м от прибоя, далее берег постепенно или ступенью повышается на 0,9–1 м. Растительность морского берега сменяется кочкарной травяно-моховой тундрой, сочетающейся по обширным незначительным понижениям с пушицево-сфагновыми болотами.

В устье крупной реки, где лайды более выражены и простираются значительно более широкой полосой вдоль морского берега, можно говорить не о полосах, а о зонах зарастания. Так, в устье р. Еркута выделяются следующие зоны зарастания морского берега:

1) Пляж шириной 100–150 м, характерны значительны наносы ила, песок очень влажный, местами топкий. Часто встречаются выброшенные морем пучки водорослей и трав, перепутанные, гниющие. Растительность отсутствует, встречаются редкие побеги *Puccinellia phryganodes*.

2) Во второй зоне растительность представлена в виде пятен и пятнышек из *Puccinellia phryganodes*. ОПП на отдельных участках до 40%, высота побегов 5–7 см. Ширина зоны 50–100 м.

3) В третьей зоне растительность слагают *Puccinellia phryganodes* и *Carex subspathacea*. ОПП = 70–100%. Ширина зоны 300–400 м. По берегам проток, на более дренируемых участках, встречаются пятна *Cerastium arvense*. Прочие виды в период исследований еще не появились после зимнего периода. Зона отличается визуально от типичных тампов отсутствием мхов, кустарничков и ивы.

4) Зона типичных тампов. На почве хорошо развит моховой покров. Доминируют типичные для тампов виды сосудистых растений.

На береговом валу крупной безымянной протоки р. Еркута, встречается подорожник Шренка.

Переход растительности тампов к зональной растительности останцов морской террасы происходит также через полосы растительных группировок с определенным набором специфических видов. Группировки визуально отделяются друг от друга преобладанием того или иного вида разнотравья.

На склоне 30–45 м длиной от подножия до вершины останца выделяется 6 таких полос:

1) Вейниково-разнотравно-осоковое сообщество тампов;

2) Вейниково-лапчатково-осоковое сообщество (*Calamagrostis deschampsoides* + *Potentilla egedii* + *Carex subspatacea*);

3) Разнотравно-осоковое сообщество (*Carex subspatacea* + *C. mackenziei* + *Rhodiola arctica* + *Potentilla egedii* + *Plantago schrenkii*);

4) Бескильницево-подорожниковое сообщество (*Plantago schrenkii* + *Puccinellia phryganodes*);

5) Подорожниково-гонкениевое разреженное сообщество (*Honckenia peploides* + *Plantago schrenkii*);

6) Травяно-водяниково-лишайниково-моховая тундра, в составе которой присутствует галофит – подорожник Шренка. ОПП=80%, в т.ч. лишайники – 30, мхи – 40, сосудистые – 40%. Наиболее обильны (сор₁)

Empetrum nigrum, *Festuca cryophila*, с обилием sp и sol присутствуют *Salix nummularia*, *Deschampsia borealis*, *Plantago schrenkii*, *Rumex graminifolius*, *Armeria maritima*.

7) Кустарничково-лишайниково-моховая полигональная зональная тундра с песчаными раздувами по вершине останца.

Флористическое разнообразие растительности обследованных Байдарацких лайд составило 57 видов сосудистых растений, 15 видов мхов и 3 вида лишайников. В каждой точке наших исследований выявлено от 17 до 35 видов сосудистых растений. Наименьшее видовое разнообразие (17 видов) выявлено в устье р. Еркута в связи с тем, что растения только начинали вегетацию, виды злаков и осок практически не идентифицировались, а виды разнотравья находились на стадии проростков и всходов.

Литература

- Большая Советская Энциклопедия / Под ред. А.М. Прохорова. Т. 14. М., 1973. 632 с.
 Вальтер Г. Засоленные марши на морских побережьях / Растительность земного шара: эколого-физиологическая характеристика. Т. 3. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. М., 1975. С. 242–360.
 Городков Б.В. Растительность тундровой зоны СССР. М.-Л., 1935. 142 с.
 Ребристая О.В. Флора приморских экотопов Западносибирской Арктики // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 30–40.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ЛИСТВЕННИЧНИКОВ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

Москалюк Т.А.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

С самого начала освоения северных территорий Дальнего Востока лесозаготовки в лиственничниках велись без учета того, что леса в зоне распространения многолетней мерзлоты обладают пониженной биологической устойчивостью, а основные их функции защитные и средообразующие (Стариков, 1958; Котляров, 1971 и др.). Это привело к сильной нарушенности лесного покрова – уже в середине прошлого столетия все доступные леса были вырублены полностью или пройдены интенсивными выборочными рубками, а затем – пожарами. В настоящее время около 65% лесопокрытой площади занято средневозрастными лиственничниками.

Ценотическая структура, как один из основных показателей структурно-функциональной организации, отражает в себе взаимодействие всех ценологических и экологических факторов (Ипатов, 1971; Дылис, 1974; Галанин, 1989; Норин, 1991; и др.). Изучение ее позволяет более глубоко познать закономерности и особенности развития конкретных типов леса, установить степень их устойчивости и период восстановления вторичных лесов до исходного состояния.

Исследования проводились в наиболее облесенной части Магаданской области – Северном Охотоморье. Все разнообразие лиственничной формации этого региона сведено в четыре основные группы типов леса (Котляров, 1981): I – травяную, II – зеленомошную, или брусничную, III – лишайниковую, IV – сфагновую.

Объекты исследований – вторичные средневозрастные фитоценозы лиственничников в бассейне р. Дукча в среднем ее течении, представляют вышеуказанные группы типов леса и занимают разные элементы рельефа в пределах долины. Все они возникли после сплошных лесозаготовок 1940–50-х годов. В самых благоприятных растительных условиях произрастают травяные лиственничники: в пойме – *разнотравно-вейниковый*, в ложбине стока у подножия восточного склона – *лиственничник чемерицево-вейниковый*. К надпойменным террасам с разной степенью дренированности почв приурочены менее продуктивные *лиственничники*: *зеленомошный* и *лишайниково-кустарничковый*. На шлейфе восточного склона с болотными мерзлотными почвами располагается *лиственничник осоково-кустарничково-сфагновый*, представляющий самую низкопродуктивную сфагновую группу типов леса. В 1997–1998 гг. в подобранных фитоценозах были заложены постоянные пробные площади размером 50×50 м.

Природные условия водосборного бассейна р. Дукча типичны для всего Северного Охотоморья. От прямого влияния моря бассейн защищен южными отрогами Хасынского хребта с абсолютными отметками от 250 до 500 м н.у.м. По среднегодовым метеорологическим показателям (температура января -20,8°C; температура июля +12,8°C; жесткость погоды 2,8 ед. Бодмана; сумма температур выше 5°C составляет 1200°, выше 10°C – 753°; сумма осадков – около 520 мм, число безморозных дней – около 150) этому региону соответствует умеренно континентальный климат с морозной снежной зимой и коротким прохладным летом (Клюкин, 1970).

Сравнение средневозрастных лиственничников с их типологическими аналогами спелого и перестойного возрастов выявило высокое сходство ценоэлементов ранга парцелл (в трактовке Н.В. Дылиса, 1974) и видового состава в пределах групп типов леса. Установлено, что после сильного нарушения фитоценозов вре-

мя восстановления исходной ценотической структуры в разных типах лиственничников неодинаково. Быстрее других восстанавливаются *лиственничники травяные*. Возрастное изменение структуры *лиственничников зеленомошных* и *брусничных* сопряжено с развитием подлеска. Самый длительный период восстановления – у *лиственничников лишайниковых*, развивающихся в экстремальных эдафических условиях.

Лесоводственно-таксационные показатели лиственничников в бассейне р. Дукча

Тип леса и уровень ценотической организации	Древостой					Подлесок		Напочвенный покров		Число ЦЭ
	состав	Д _{ср} , м	Н _{ср} , м	М, м ³ /га	бонитет	число видов	сомкнутость	число видов	число мкгр	
Лиственничник (Л.) разнотравно-вейниковый, <i>ФИС</i>	10Лц ед Чз, Бш	13,3	12,2	76,2	III	8 Ив (4), Бм, Кс, Жм, Шп	0,2	31 (выш.) + 6 (низш.)	23	8
Л. чемерицево-вейниковый, <i>ФЦ</i>	10Лц ед Бш	11,7	7,7	48,6	IV	4 Ив, Бм, Кс, Шп	0,3	25+2	19	6
Л. зеленомошный, <i>ФЦ</i>	10Лц	7,2	8,7	19,3	V	2 Бм, Кс	<0,1	10+7	28	2
Л. лишайниково-кустарничковый, <i>ФХ</i>	10Лц	12,6	9,8	9,4	V	2 Кс, Бм	0,3	9+9	16	4
Л. осоково-кустарничково-сфагновый, <i>ФЦ</i>	10Лц	5,7	5,8	3,0	V ^a	4 Бм, Кс, Ив (2)	0,1	12+4	15	2

Примечания: D_{ср} – средний диаметр, Н_{ср} – средняя высота, М – запас стволовой древесины, мкгр – микрогруппировки растений, ЦЭ – ценоэлемент ранга парцеллы.

Уровни ценотической организации (по Б.Н. Норину, 1991): ФХ – фитохора (территориальная единица растительного покрова с однообразным повторением нескольких фитоценотических систем любых рангов), ФИС – фитоценотическая интегральная система (ценотическая система, для которой характерно отсутствие единого эдификатора, но ее отдельные элементы находятся во внешних частях ценогенных полей друг друга), ФЦ – фитоценоз (ценотическая система, состоящая из главного эдификатора-синустии и набора подчиненных ей синустий разного порядка и отдельных растений).

Виды: Лц – *Larix cajanderi*, Чз – *Chosenia arbutifolia*, Бш – *Betula lanata*, Бм – *B. middendorffii*, Кс – *Pinus pumila*, Шп – *Rosa acicularis*, Жм – *Lonicera glehnii*, Ив – *Salix*.

На основании анализа полученных в 1987 г. данных был дан наиболее вероятный прогноз трансформации каждого из средневозрастных лиственничников (Москалюк, 1998). ФИС пойменного *разнотравно-вейникового лиственничника*, образованного комплексом лесных и луговых фрагментов фитоценозов, или ценоэлементов (ЦЭ), по мере становления лиственницы, как единого эдификатора, сменится ФЦ с достаточно однородной структурой; сходные преобразования с упрощением горизонтальной и усложнением вертикальной структуры должны будут произойти и в лиственничнике *чемерицево-вейниковом*. Усложнение ценотической структуры в лиственничниках зеленомошных начнется с началом конкурентных взаимоотношений будущих соэдификаторов: *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*, но, как в среднем возрасте, так и в возрасте спелости, у этих типов леса самая простая горизонтальная структура – не более 2 парцелл.

В связи с высокой дифференциацией пирогенных ЦЭ по формам микрорельефа, сухостью и маломощностью почв ФХ лиственничника *лишайниково-кустарничкового* вначале сменит ФИС с преобладанием зеленомошно-кустарничковых и лишайниковых фрагментов ФЦ. При отсутствии пожаров и постепенном возрастании эдификаторных функций *Pinus pumila*, на месте ФИС восстановится исходный ФЦ с гомогенной ценотической структурой. При слабых низовых пожарах ценоэлементы ФИС обособятся в парцеллы, аналогичные парцеллам регулярно, но слабо прогораемых лишайниковых ценозов.

В *осоково-кустарничково-сфагновом лиственничнике*, по ценотической структуре почти не отличающимся от своих климатических аналогов, наиболее заметные изменения произойдут в напочвенном покрове. Он станет более однородным. Усиление эдификаторных функций сфагнума, заключающееся в увеличении его запасов и усилении теплоизоляции корнеобитаемого слоя, приведет к еще большей микрокомплексности ценоза.

В 2006 г. проведено повторное описание (ревизии) исследованных лиственничников.

Основные результаты:

В *лиственничнике разнотравно-вейниковом* за минувшие 20 лет сильно изменились условия экотопа, а также облик и соотношение видов в ценоэлементах. Это обусловлено врезанием русла р. Дукча, определившим повышение уровня поймы, пожаром 1997 г. и тем, что древостой стал главным и единым эдификатором. По уровню структурной организации лиственничник теперь не ФИС, а ФЦ. Число ценоэлементов-парцелл сократилось до 5, различия и границы между ними стали менее четкими, но сохранилась их прежняя конфигурация.

В процессе возрастного развития и вследствие пожара размещение древостоя стало одиночно-куртинным, а диаметры деревьев увеличились на 1–2 ступени толщины. Из состава древостоя выпала чозения. В подлеске резко снизилось обилие древовидных ив (*Salix shwerinii*, *S. pseudopentandra*) и увеличилось обилие *Rosa acicularis*, *Lonicera edulis*. По всему фитоценозу сильно разросся *Calamagrostis langsdorffii* и доминирует в ценозе парцелла лиственничная (Л. вейниковая). Зеленые мхи (*Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*) уступили позиции вейнику даже в одноименной парцелле, ставшей Л. зеленомошно-вейниковой.

Участок подтапливается только во время продолжительных дождей. На месте озера-старницы – глубокая сырая впадина, заросшая мхами (*Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides* и др.) с примесью гигрофильного разнотравья. Площадь луговых ценоэлементов сократилась почти в 5 раз. Теперь это две парцеллы: Л. осоково-разнотравно-вейниковая и Л. осоково-разнотравно-василисниковая. Они по-прежнему занимают самые сухие участки, но раньше в них были каменистые выходы, а теперь сильно разрослось разнотравье, в котором доминирует *Thalictrum contortum* и хвощи.

В **ФЦ лиственничника чемерицево-вейникового** изменения обусловлены только естественным ходом развития фитоценоза. Теплообеспеченность ложины стока гораздо меньше, чем поймы, и ежегодные приросты деревья в данном лиственничнике меньше, чем в предыдущем, а развитие зеленомошного покрова оказалось лучшим, чем у трав; периметры парцелл стали более очерченными, а число самих парцелл увеличилось на одну – Л. зеленомошно-морошковую.

ФЦ лиственничника зеленомошного состоит из двух прежних парцелл: Л. кустарничково-зеленомошной (пологая часть террасы) и Л. зеленомошно-кустарничковой (уклон местности до 10%). Ведущим фактором в процессе формирования лиственничника является усиление эдификаторных функций лиственницы по мере роста и развития древостоя. Им обусловлены самоизреживание древостоя, очень густого в 1997 г.

К 2006 г. в фитоценозе усохли почти все деревья тоньше 6 см и подрост. Продолжается расселение *Pinus pumila*. Его стало в несколько раз больше, но высота особей еще не превышает 0,5 м. Сильно разрослись и одиночные кусты *Betula middendorffii*. В напочвенном покрове, как и прежде, преобладает *Polytrichum commune*, но обилие зеленых мхов снизилось и увеличилось обилие кустарничков (*Empetrum sibiricum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*), а в составе некоторых бывших кустарничковых микрогруппировок стали доминировать кладониевые лишайники. Это свидетельствует о снижении влажности почв, что, несомненно, связано с усилением внутривидовой конкуренции в корнеобитаемом слое.

ФХ Лиственничника лишайниково-кустарничкового за 20 лет преобразовалась в **ФИС зеленомошно-кустарничково-лишайниковую**. Из-за длительного отсутствия пожаров и в связи с закономерным возрастным смыканием крон уменьшился дефицит влаги и снизилась инсоляция поверхности. В итоге существенно увеличилась мощность напочвенного покрова по всему ФЦ, а на многих участках произошло смена видов, и, как следствие, соотношение площадей основных ЦЭ. В лиственничнике уже нет участков со «спекшейся» и частично минерализованной поверхностью, перемежавшихся со слабо развитыми лишайниковыми микрогруппировками. На их месте сформировался лишайниковый фрагмент фитоценоза, в котором идет активное расселение кедрового стланика. Во фрагменте фитоценоза **Л. кустарничково-зеленомошном** на участках с уклоном увеличилось обилие шикши и брусники, а в микропонижениях – обилие *Polytrichum commune*. Большинство мелких фрагментов лишайникового ЦЭ были поглощены смежными, в основном **Л. кустарничковым ЦЭ**. Последний и стал преобладающим в ФИС лиственничника.

Ценотическая структура **ФЦ лиственничника осоково-кустарничково-сфагнового** за минувшие 20 лет не изменилась. По-прежнему ему свойственно равномерное размещение древостоя и микрокомплексность гомотонного напочвенного покрова, микрогруппировки которого образуют осоково-сфагново-кустарничковый и сфагново-ирисово-шикшевый комплексы. Основные изменения заключаются в увеличении размеров особей лиственницы и увеличении обилия кустарничковых берез, кустарничков (*Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum sibiricum*, *Ledum palustre* и, особенно, *Vaccinium uliginosum*) и *Rubus chamaemorus*.

Сфагнум пока еще не стал главным эдификатором сообщества. Из-за разрастания кустарничков создается впечатление, что в некоторых микрогруппировках его стало меньше. Приведенные факты говорят о некотором уменьшении влажности корнеобитаемого слоя. Скорее всего, явление это временное и, как и в зеленомошном лиственничнике, связано с временным усилением эдафических функций лиственницы. В то же время снижение прироста по высоте, наблюдаемое у наиболее крупных лиственниц, свидетельствует о недавно начавшемся усилении функций сфагнума и предстоящей деградации древостоя.

Таким образом, ревизия постоянных пробных площадей, заложенных 20 лет назад в средневозрастных лиственничниках, показала высокую, но не абсолютную точность прогноза развития ценотической структуры фитоценозов. Это объясняется тем, что невозможно предвидеть, какой из комплекса факторов (экологический, ценотический или антропогенный) и в какой период онтогенеза, будет определяющим в жизнедеятельности фитоценоза, и тем, что главные эдификаторы лиственничники пока не достигли кульминации развития; их средообразующие функции еще не проявляются в максимальной степени.

Литература

- Галанин А.В. Ценотическая организация растительного покрова. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 163 с.
- Дылис Н.В. Структурно-функциональная организация биогеоценологических систем и ее изучение // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С.14–23.
- Ипатов В.С. Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 55 с.
- Клюкин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С.101–132.
- Котляров И.И. Леса Крайнего Северо-Востока СССР, их эколого-лесоводственные особенности и защитная роль: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук / ИЛИД СО АН СССР. Красноярск, 1981. 35 с.
- Москалюк Т.А. Морфоструктура и ветроустойчивость северных лиственничников // Биологические исследования на Горнотаежной станции: Сб. науч. тр. Владивосток: ДВО РАН; ОАО «Дальприбор», 1998. Вып. 4. С. 116–136.
- Норин Б.Н. Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 525–536.
- Норин Б.Н. Принципы организации фитоценологических систем // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб.: Наука, 1995. С. 113–126.
- Старилов Г.Ф. Леса Магаданской области. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1958. 223 с.

ПОСЛЕПОЖАРНАЯ ДИНАМИКА ЛЕСОВ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Нешатаев В.Ю.¹, Добрыш А.А.², Нешатаев М.В.¹, Пестеров А.О.¹

¹Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С.М. Кирова

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Исследования проведены в Мурманской области РФ в Пиренгском и Чунозерском лесничествах Лапландского государственного биосферного заповедника, в лесном поясе, расположенном на высотах от 130 до 400 м над уровнем моря. По геоботаническому районированию территория относится к подзоне северной тайги Кольско-Печорской подпровинции североευропейской таежной ботанико-географической провинции.

В 1987 г. вдоль просеки длиной 27 км была заложена серия постоянных пробных площадей с интервалом 200 м или чаще. На ПП определены таксационные показатели древостоя, флористический состав живого напочвенного покрова и проективное покрытие каждого вида, мощность верхних почвенных горизонтов, гранулометрический состав почвы. На 34 пробных площадях были отобраны объемные образцы почвы для лабораторных анализов. Для каждой пробной площади было определено время существования растительности без воздействия пожаров (время сукцессии). В 2006, 2007 гг. на ПП сделаны повторные описания по той же методике. Исследование зависимостей между объясняющими и результирующими показателями вели методами корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов.

Проведенные исследования подтвердили полученные ранее косвенным путём схемы динамики растительности после пожаров для гарей на сырых и влажных почвах, для которой характерно относительно быстрое восстановление мохового покрова. На основе анализа данных, полученных на постоянных пробных площадях, построена схема динамики северотаежных экосистем Европы на сильно дренированных песках, отличная от схем, предложенных ранее другими исследователями (рис. 1).

Исследования показали, что в отсутствие пожаров и других нарушений в северной тайге на дренированных песках в ходе вековых сукцессий сформировались еловые леса с кустарничково-моховым покровом. Все сосновые и берзовые леса являются стадиями либо первичных сукцессий, либо стадиями демутации после пожаров или иных нарушений.

Участки с одинаковыми по гранулометрическому и минералогическому составу почвообразующими породами, различающимися по соотношению мхов и лишайников в живом напочвенном покрове, существенно различаются по степени нарушенности их биотопов пожарами, по времени сукцессии, по составу и полноте древесного яруса. Наибольшей нарушенностью лесной подстилки и древостоя пожарами, наименьшей длительностью существования без пожаров, и наибольшей частотой пожаров отличаются сообщества с преобладанием в живом напочвенном покрове лишайников. Наименьшей нарушенностью лесной подстилки и древостоя пожарами, наибольшей длительностью существования без пожаров, и наименьшей частотой пожаров отличаются сообщества с преобладанием в живом напочвенном покрове лесных мхов. Сообщества с примерно равным соотношением в живом напочвенном покрове лесных мхов и лишайников занимают по показателям нарушенности промежуточное положение между моховыми и лишайниковыми типами.

В соответствии с предлагаемой на основании проведенного исследования концепцией пирогенной дивергенции растительности, выделенные ранее другими исследователями три ряда восстановления растительности после пожаров на песчаных хорошо дренированных почвах (зеленомошный, зеленомошно-лишайниковый и зеленомошный) оказываются связанными между собой переходами. Соотношение мхов и лишайников в этих рядах зависит от степени нарушенности лесной подстилки и древостоя пожарами, времени прошедшего с момента последнего пожара и успешности естественного возобновления древесных пород на гари, зависящего от удаления и состава ближайших стен леса.

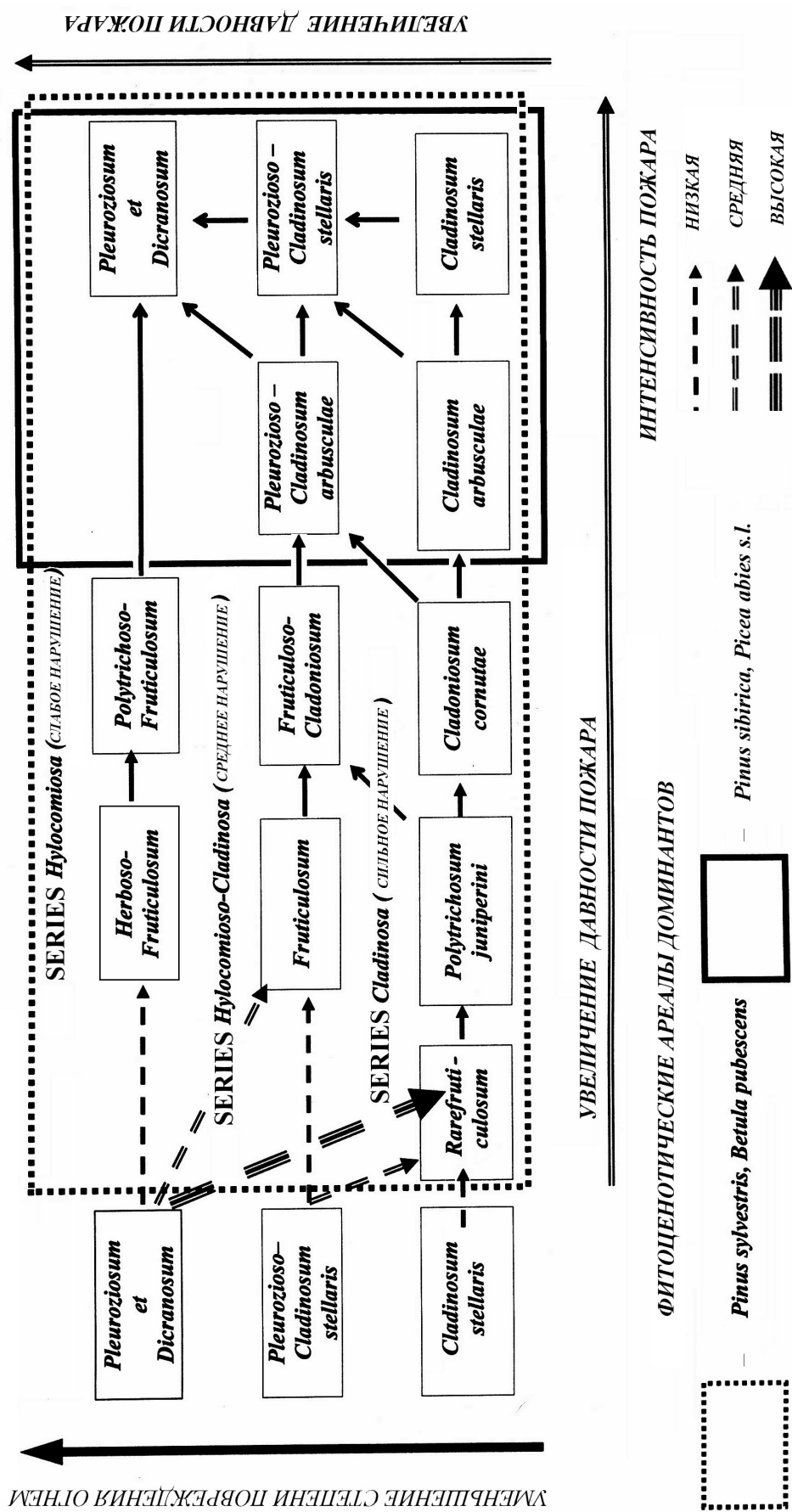


Рис. 1. Обобщенная схема восстановления северотаежных еловых лесов на сильно дренированных песках в соответствии с концепцией пирогенной дивергенции растительности.

Пунктирными стрелками показаны смены в результате пожара. одинарная линия – пожар слабой интенсивности, двойная – средней интенсивности, тройная – высокой интенсивности; сплошными линиями показаны направления восстановительных сукцессий после пожара

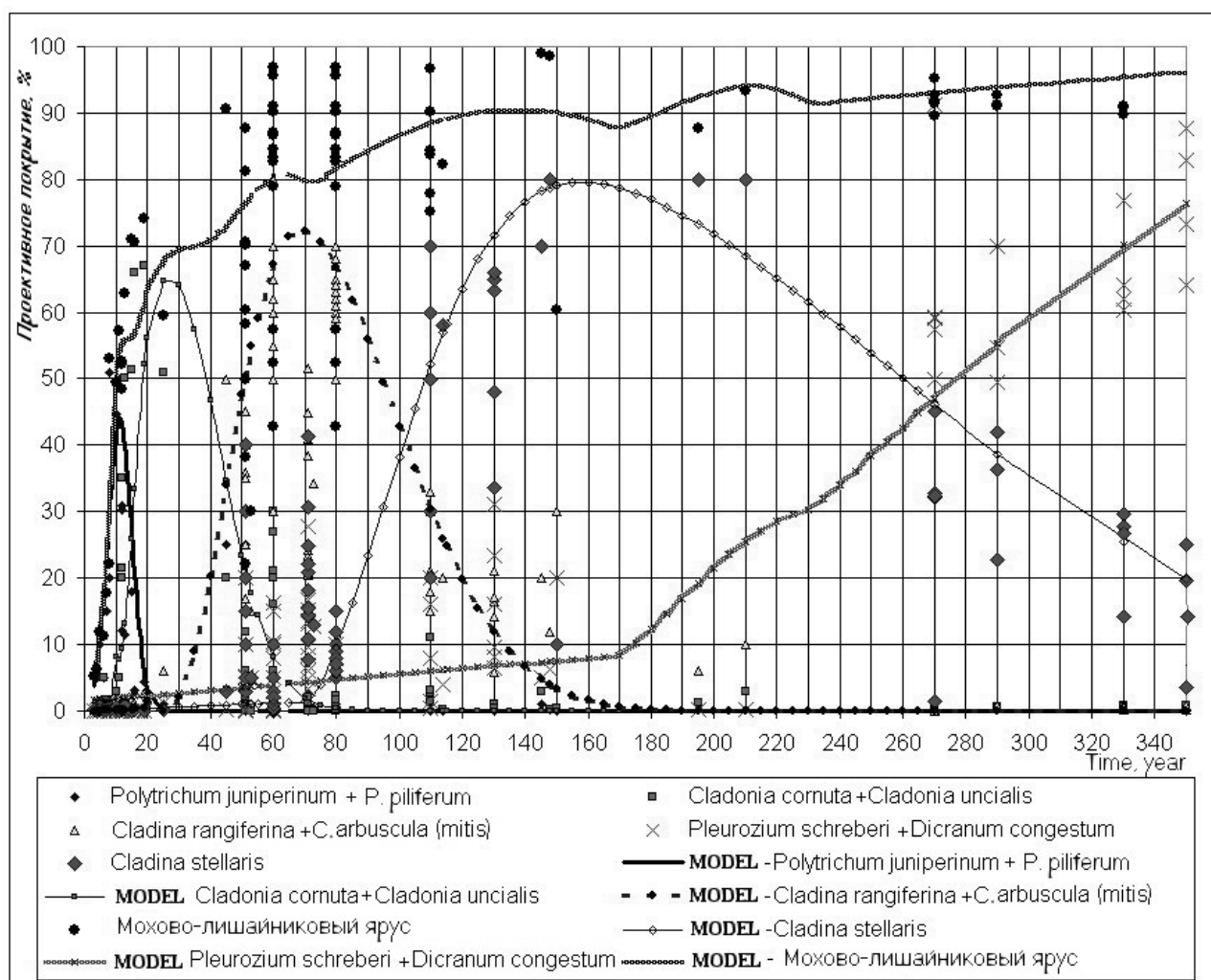


Рис. 2. Изменения проективных покрытий видов мохово-лишайникового яруса после пожаров высокой интенсивности на сильно дренированных песках. MODEL – аппроксимация гауссовой кривой.

В лишайниковом, зеленомошно-лишайниковом рядах идет последовательная смена политриховых мхов бокальчатыми и трубчатыми кладониями (Cf. *C. cornuta*, *borealis*), бокальчатых и трубчатых кладоний кустистыми кладинами оленьей и лесной (*Cladina arbuscula* incl. *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. rangiferina*), кладин оленьей и лесной кладинной звездчатой (*Cladina stellaris*), лишайников зелеными мхами.

По мере увеличения давности пожара все три ряда сходятся к одному зеленомошному, т.е. в конечном итоге происходит смена лишайникового и зеленомошно-лишайникового покрова зеленомошным.

В ходе сукцессии происходит увеличение мощности лесной подстилки, гумусосодержащего горизонта и содержание в корнеобитаемом слое почвы азота. В древостое и подросте в ходе сукцессии увеличивается роль ели.

Таким образом, подтверждена гипотеза А.Я. Гордягина, предположившего, что заключительной стадией сукцессии на сильно дренированных песках в таёжной зоне является темнохвойный лес с кустарничково-зеленомошным покровом.

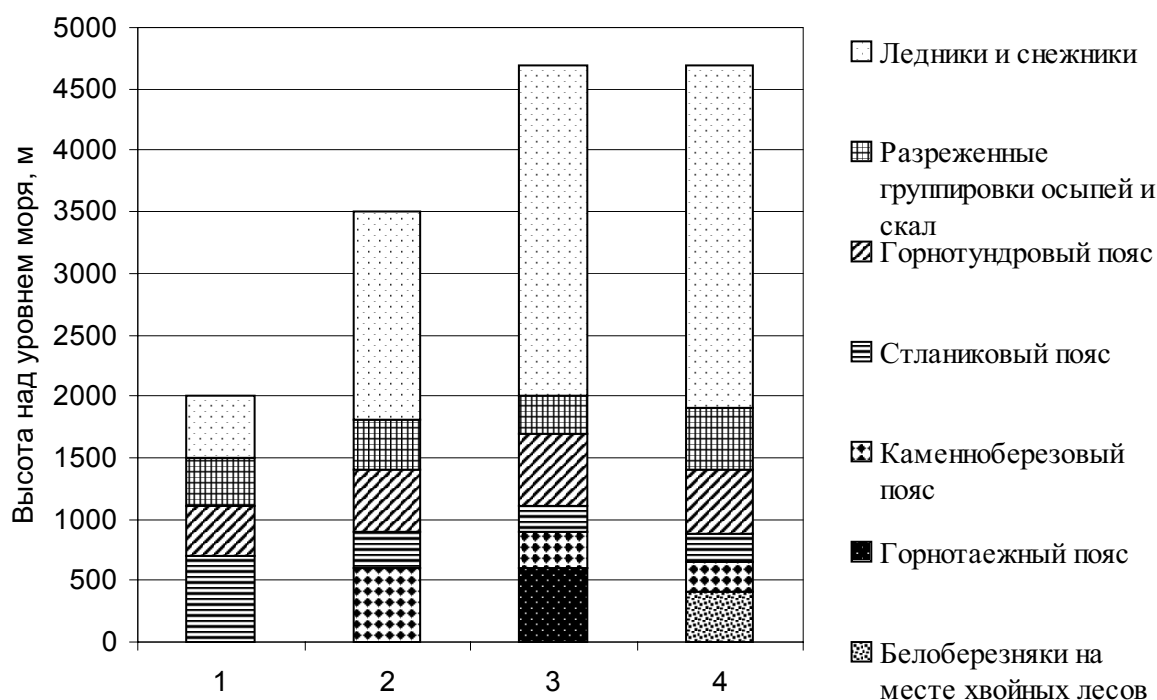
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВУЛКАНИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ
НА ПРИМЕРЕ КАМЧАТКИ

Нешатаева В.Ю.

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

Зональная дифференциация растительного покрова. Территория полуострова Камчатка разделена высокими горными хребтами, простирающимися меридионально. Зональные закономерности растительного покрова наиболее четко проявляются на обширных приморских равнинах и в широких межгорных депрессиях, имеющих меридиональное простираие. Мы разделяем мнение исследователей, относящих Камчатку к *таежной зоне* (Огурева, 1991; Сафронова и др., 1999). Ботанико-географический феномен существования на побережьях коренных приокеанических березняков, замещающих хвойные леса как на северо-тихоокеанском (*Betula ertmanii*), так и на североатлантическом (*Betula pubescens* subsp. *tortuosa*) побережьях Евразии, связан с особенностями холодного и влажного климата океанических побережий, в особенности, с недостатком летнего тепла. Большую часть территории полуострова мы относим к *подзоне северной тайги*, а районы Центральной Камчатской депрессии – к *подзоне средней тайги*.

Вертикальная дифференциация. На Камчатке представлен единый тип высотной поясности растительности – *горнотундрово-стланиково-каменноберезово-горнотаежный*. Он относится к *Бореальному классу* типов поясности, *Берингийскому подклассу* типов поясности и *Группе Северотихоокеанских островных* высотно-поясных систем (типов поясности), выделенных Г.Н. Огуревой (Зоны..., 1999). Камчатский тип поясности представлен тремя подтипами (рис.).



Подтипы поясности Камчатки:

1 – Океанический горнотундрово-стланиковый (Южнокамчатско-северокурильский); 2 – Горнотундрово-стланиково-каменноберезовый (Западно- и Восточнокамчатский); 3 – Горнотаежный (Центрально-камчатский); 4 – Вулканогенный вариант Центрально-камчатского подтипа

Геоботаническое районирование. По «Геоботаническому районированию СССР» территория полуострова Камчатка отнесена к *Камчатской травяно-лиственнолесной области*, разделенной на 7 округов (Васильев, 1947). Впоследствии Е.М. Лавренко (1950) отнес п-ов Камчатка с прилегающими островами к *Северотихоокеанской луговой области*, а Б.П. Колесников (1961, 1963) – к двум геоботаническим областям: *Берингийской лесотундровой* и *Северотихоокеанской лугово-лиственнолесной*. Особенностью районирования Колесникова является отнесение горных систем и межгорных долин полуострова к различным геоботаническим областям, что теоретически неверно. Принятые в литературе для Камчатской геоботаниче-

ской области наименования «*травяно-лиственнолесная*», «*лугово-лиственнолесная*», «*луговая*» отражали ранние представления о широком распространении на полуострове коренной луговой растительности. В то же время, существовали и противоположные мнения: П.А. Хоментовский с соавт. (1989) подчеркивал преобладание на полуострове лесотундровой растительности стлаников и относил Камчатку к *Камчатской тундрово-лесной области*. При проведении нового геоботанического районирования Камчатки мы следовали принципам, разработанным Е.М. Лавренко и развитым в работах отечественных геоботаников. На схеме предлагаемого геоботанического районирования территория полуострова отнесена к *Камчатской лиственнолесной подобласти Евразийской таежной (хвойнолесной) области*. Растительный покров подобласти в целом характеризуется преобладанием на плакорных местообитаниях каменноберезовых лесов. В пределах подобласти выделено 6 провинций и 20 округов.

Равнинные провинции. I. Восточнокамчатская тундрово-стланиково-каменноберезовая приморская провинция. На нормально дренированных местообитаниях в южной и центральной части провинции господствуют кустарниково-разнотравные, вейниковые и папоротниковые каменноберезовые леса, в северной части – сообщества ольхового и кедрового стлаников. На приморских низменностях преобладают осоково-гипново-сфагновые грядово-мочажинные (аапа) болота, на севере провинции – стланиково-гипново-лишайниково-сфагновые (бугристые) болота и приморские кустарничковые сообщества. Сообщества ольхового и кедрового стланика широко распространены как на побережьях, так и в горах. На дренированных приморских равнинах, обдуваемых склонах и горных плато развиты кустарничковые тундры с господством *Empetrum nigrum*. В поймах рек распространены сообщества крупнокустарничковых ив (*Salix alaxensis*, *S. pulchra* subsp. *parallelinervis*), характерны леса из ивы удской (*Salix udensis*) и ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*) с участием тополя (*Populus suaveolens*). Включает 3 округа: 1) *Восточный приморский округ* каменноберезовых лесов, травяно-сфагново-гипновых болот и приморских кустарничковых тундр, в устье р. Новый Семячик произрастает реликтовый пихтарник; 2) *Северо-восточный приморский округ* кустарничковых сообществ, зарослей ольхового и кедрового стлаников и кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновых болот; 3) *Карагинский островной округ* приморских кустарничковых тундр, кедровых стлаников и кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновых болот.

II. Западнокамчатская провинция каменноберезовых лесов, крупнотравных лугов, сфагновых болот-платей и кустарничковых приморских тундр. Зональный тип растительности представлен каменноберезняками, поднимающимися до 600 м. Обширные массивы каменноберезняков чередуются с различными по размеру участками крупнотравных лугов, для которых характерно участие дудника медвежьего (*Angelica ursina*) и видов мезофильного разнотравья. Растительный покров провинции отличается широким распространением на водоразделах осоково-кустарничково-сфагновых болот-платей. Включает 2 округа: 4) *Юго-Западный болотно-каменноберезовый округ*; 5) *Северо-Западный болотно-тундрово-стланиковый округ*.

III. Центральнокамчатская березово-хвойнолесная провинция. На плакорах большей части территории коренной формацией являются еловые леса, представленные сообществами низкотравных, зеленомошных, хвощовых, долгомошных и разнотравных ельников. Широко распространены лиственничники, елово-лиственничные леса, а также производные кустарниково-разнотравные и кустарничковые белоберезняки. На юге провинции хвойные леса замещены производными кустарниково-разнотравными белоберезняками и каменноберезняками. Вдоль рек характерны сомкнутые пойменные леса с участием тополя, чозении, ольхи и ивы. Распространены также лиственничные мари, осоковые болота и осоково-вейниковые заболоченные луга. Включает 3 округа: 6) *Верхне-Камчатский лугово-белоберезовый округ*; 7) *Средне-Камчатский хвойнолесной округ*; 8) *Нижне-Камчатский березово-хвойнолесной округ*.

Горные провинции. IV. Срединно-Камчатская гольцово-тундрово-стланиковая провинция. Хорошо выражена высотная поясность растительности, преобладает *горнотундрово-стланиково-каменноберезовый* подтип поясности. В Ичинском округе поясность *горнотаежного* подтипа, в Шаманском округе – *океанического горнотундрово-стланикового* подтипа. В северной части провинции пояс каменноберезовых лесов постепенно выклинивается и замещается кедровыми стланиками и горными тундрами. Включает 4 округа: 9) *Хангарский высокогорный округ*; 10) *Ичинский вулканический округ*; 11) *Хувкойтунский высокогорный округ*; 12) *Шаманский среднегорный округ*.

V. Восточнокамчатская тундрово-стланиковая горно-вулканическая провинция включает юго-восточные и восточные горные районы полуострова, Ключевскую группу вулканов и влк. Шивелуч. Высотная поясность растительности *горнотундрово-стланиково-каменноберезового* и *горнотаежного* подтипов, последний представлен вулканогенным вариантом, в котором хвойные леса замещены длительнопроизводными белоберезняками. Характерно преобладанием горных тундр и сообществ кедрового и ольхового и стланика. Районы свежих вулканических отложений лишены растительности или заняты пионерными и серийными сообществами. Включает 5 округов: 13) *Южный вулканический округ*; 14) *Ганальский низкогорный округ*;

15) Восточный горный округ складчатых хребтов; 16) Восточный вулканический округ; 17) Ключевской высокогорный вулканический округ. 18) Шивелучский вулканический округ.

VI. Южнокамчатско-Северокурильская тундрово-стланиковая провинция объединяет южную оконечность п-ова Камчатки и группу северных Курильских островов. Характерные черты: отсутствие каменноберезовых лесов и океанический горнотундрово-стланиковый подтип высотной поясности. На плакорах распространены ольховые и кедровые стланики. На низких равнинных островах и полуостровах господствуют приморские кустарничковые тундры. Включает 2 округа: 19) Южнокамчатский тундрово-стланиковый округ; 20) Северокурильский тундрово-стланиковый островной округ.

Литература

- Васильев Я.Я. Камчатская травяно-лиственнолесная область // Геоботаническое районирование СССР. М., Л., Изд-во АН СССР, 1947. С. 61–62.
- Колесников Б.П. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов // Вопр. геогр. Дальнего Востока. Вып. 6. Хабаровск, 1963. С. 158–182.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10–22.
- Лавренко Е.М. Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 9–13.
- Лавренко Е.М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М., Л., 1950. Вып. 1. С. 530–548.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. Принципы геоботанического районирования полуострова Камчатка // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 88–90.
- Огуреева Г.Н. Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991. 78 с.
- Зоны и типы пояса России и сопредельных территорий / Под ред. Г.Н. Огуреевой. Пояснительный текст и легенда к карте М 1: 8 000 000. М.: МГУ, 1999.
- Сафронова И.Н., Юрковская Т.К., Микляева И.М. Закономерности зонального распределения растительного покрова // Там же. С. 5–32.
- Хоментовский П.А., Казаков Н.В., Чернягина О.А. Тундролесье Камчатки: проблемы сохранности и использования // Проблемы природопользования в таежной зоне. Иркутск, 1989. С. 30–46.

ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ЛИСТВЕННИЦЫ В ЯКУТИИ

Николаев А.Н.

Якутск, Институт мерзлотоведения им. П.И. Мельникова СО РАН

Примерно 1/5 часть России занимает Республика Саха (Якутия). Вся ее территория – это более 3,1 млн. км², находится в зоне распространения многолетних мерзлых пород. По площади сплошной тип мерзлоты занимает 94% территории республики. В свою очередь прерывистый и островной тип мерзлоты распространен соответственно на 4,5% и 1,5% от общей площади. Здесь, в пределах распространения сплошной мерзлоты, основными лесообразующими породами являются лиственница Гмелина (*Larix gmelini* Rupr.), лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), ареал которой заходит далеко на север, в условиях многолетней мерзлоты произрастает узкими лесными массивами вдоль долин рек и вокруг аласов. На юге республики, где появляется прерывистая и островная мерзлота к ним добавляются, сосна сибирская (*Pinus sibirica* Burgsd.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) и л. Чекановского (*L. czekanowskii* Szaf.). Это обстоятельство говорит о немаловажной роли многолетней мерзлоты на ареалы произрастания древесных пород в криолитозоне.

В течение последних 15 лет интенсивно развиваются дендрохронологические исследования на территории Якутии. Наличие годичных колец позволяет проводить пространственно-временной анализ радиального прироста древесных пород. Хвойные, являющиеся здесь основными лесообразующими породами, могут служить хорошим инструментом для анализа влияния основных климатических факторов и условий почвогрунта на радиальный прирост деревьев в условиях криолитозоны.

Систематические дендрохронологические исследования в Якутии начались с 90-х годов XX в. В 1991–1999 гг. был проведен ряд экспедиций с участием российских и иностранных ученых. В результате этих экспедиций по кернам ныне живущих деревьев лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) были построены древесно-кольцевые хронологии для всей территории Северной Якутии, некоторые имели длительность более 600 лет, а некоторые экземпляры живых деревьев были старше 850 лет (Ваганов и др., 1996, 1999; Hughes et

al., 1999). Начиная с 1996 г., сборы дендрохронологического материала проводились во многих районах Якутии, особенно в Центральной Якутии (Николаев, 2000). В 1999 г. в Центральной и Южной Якутии были обнаружены лиственницы возрастом около 600 лет (Николаев и др., 2001). Все вышесказанное еще раз подтверждает уникальность природных условий Якутии, где в условиях сурового климата и многолетней мерзлоты произрастает лиственница. Собранный на данное время материал позволил проанализировать радиальный прирост лиственницы в условиях криолитозоны.

При изучении закономерностей радиального прироста стволов лиственницы в лесах Якутии в зависимости от климатических факторов выявлено, что температурные условия мая (в Центральной Якутии) и июня (в Северной Якутии) оказывают наибольшее влияние на годичный прирост деревьев. Таким образом, на рост древесных пород большое влияние оказывают температурные условия начала вегетационного сезона. Влияние осадков в большинстве участков было не значимо для лиственницы. Однако в более сухих местах произрастания осадки июня-июля имеют существенное значение для роста лиственницы.

Проведен сравнительный анализ корреляции радиального прироста лиственницы с температурой воздуха и количеством атмосферных осадков по пятидневкам, с апреля до конца сентября, для северотаежных и среднетаежных участков. Проанализировано влияние климатических переменных на радиальный прирост лиственницы в Центральной Якутии на примере участка стационара «Спаская Падь» и на Северо-Востоке Якутии на примере участка восточнее г. Верхоянска. Выявлено, что начало сезона вегетации у лиственниц, произрастающих около Верхоянска, почти на две-три недели по времени отстает лиственниц, произрастающих в Центральной Якутии.

В ходе анализа были выявлены определенные границы активного влияния температуры на прирост древесных растений. Начало положительной корреляции радиального прироста приходится на температуры, несколько превышающие 4°C . Наиболее значимое влияние температуры на прирост наблюдается при температурах воздуха, близких к 10°C . Предположительно в это время происходит интенсивная работа меристематических тканей. Однако при дальнейшем повышении температур до 14°C и выше у лиственницы корреляция между температурой воздуха и радиальным приростом снижается. Продолжительность влияния температурного режима на северных участках выше. Влияние осадков на прирост лиственницы на обоих участках было незначительным.

Одним из важных факторов, влияющих на рост древесных пород, являются гидротермические условия почвогрунтов. С появлением дендрохронологических методов исследования появилась возможность исследовать рост и развитие мерзлотных лесов более детально. В лаборатории мерзлотных ландшафтов за последние десятилетия накоплен большой материал по температуре и влажности почвогрунта для разных типов местности. При помощи методов дендрохронологии обнаружена связь радиального прироста древесных пород с температурой деятельного слоя на разных глубинах (Николаев, Федоров, 2004; Федоров и др., 2007). Выявлено, что на рост деревьев влияют не только основные климатические факторы как температура воздуха и осадки, но и гидротермические условия почвогрунтов.

Исследования проводились на научных стационарах Института биологических проблем криолитозоны СО РАН «Спаская Падь», который находится в 20 км северо-западнее г. Якутска и «Тюнгюлю», который находится в 45 км северо-восточнее г. Якутска. Выбор мест исследований продиктован тем, что первый участок находится на левобережье р. Лена и отражает основные черты, свойственные лесам Центральной Якутии. В свою очередь второй участок находится на правобережье р. Лена и является одним из наиболее засушливых районов Центральной Якутии.

Нами проводились исследования радиального прироста лиственницы с температурами почвогрунта на разных глубинах. Корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий лиственницы на стационаре «Спаская Падь» (рис. 1а) с температурными условиями почвы на разных глубинах свидетельствует о том, что наибольшая корреляционная связь наблюдается в зимний период времени. Чем выше температура почвы, тем быстрее идет прогревание почвы, что способствует своевременной начале активного роста деревьев в начале вегетации. Летние температуры не лимитируют на радиальный прирост деревьев. В этот период количество тепла, необходимого для благоприятного роста, достаточно для деревьев.

Корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий лиственницы на стационаре Тюнгюлю с температурными условиями почвы на разных глубинах, как и в предыдущем случае, свидетельствует о наличии большой корреляционной связи в зимний период времени (рис. 1б). Этот факт еще раз подтверждает на необходимость раннего прогрева почвы для начала периода вегетации лиственницы. В отличие от первого участка также выявлено, что высокие значения летних температур почв отрицательно сказываются на радиальном приросте лиственницы. Это еще раз доказывает на более засушливый климат территорий, находящихся на правобережье р. Лена в Центральной Якутии.

Проведен корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий по лиственнице с динамикой влажности почв на стационаре «Тюнгюлю» (рис. 2). Результаты показывают, хорошая корреляционная связь наблюдается в течение всего вегетационного периода (Федоров и др., 2007). Однако следует отме-

тить, что наиболее значимые коэффициенты попадают на осенний период предыдущего сезона. Это связано с тем, что лиственница в начале вегетационного периода использует накопленный в предыдущем году запас почвенной влаги. При этом большую корреляционную связь с радиальным приростом лиственницы показывают содержание влаги верхних слоев почвы, т.е. до 50 см, в период его сезонного промерзания. Также хорошую корреляционную связь с ежегодным приростом показывают влажность почвы сентября и октября на глубине 80–100 см. Эту связь можно объяснить тем, что к концу вегетационного периода корневая система лиственницы в основном использует влагу нижних горизонтов почвы, так как летом оттаивание почвы происходит постепенно и сопровождается иссушением верхних горизонтов почвы.

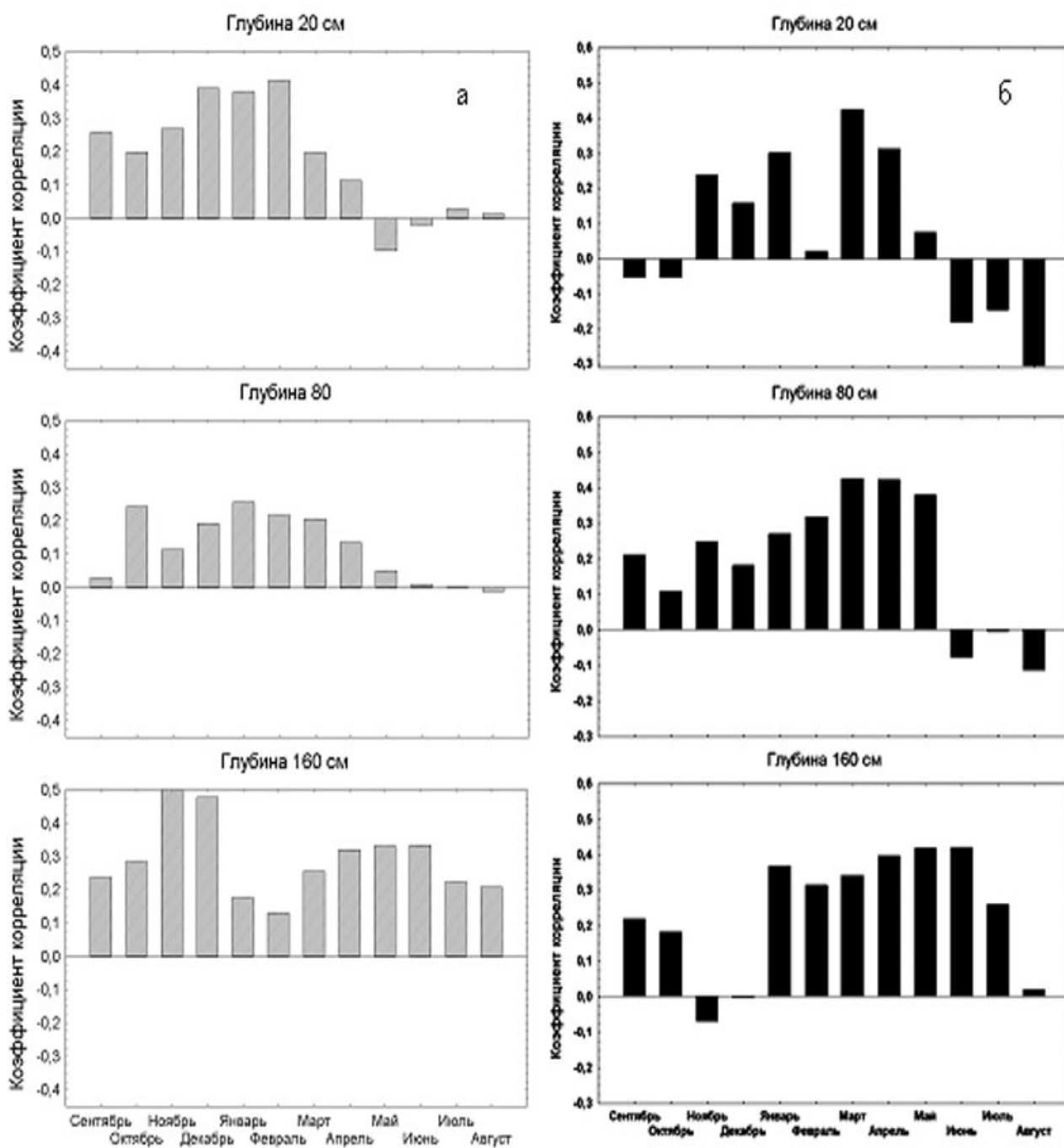


Рис.1. Корреляционный анализ древесно-кольцевой хронологии SPL (а) и CHUR (б) с температурой почвы на разных глубинах

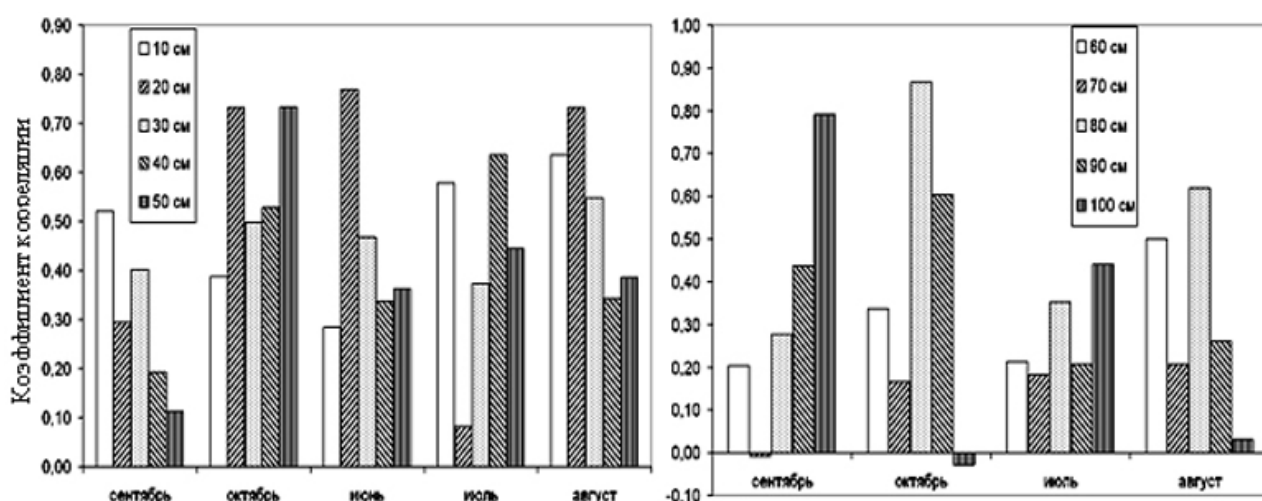


Рис. 2. Коэффициент корреляции древесно-кольцевых хронологий с влажностью почв на глубине от 10 до 50 см (а) и на глубине от 60 до 100 см

Таким образом, можно утверждать, что радиальный прирост лиственницы на мерзлотных почвах находится в тесной связи не только с температурой воздуха и количеством выпадающих осадков, но и с температурой и влажностью деятельного слоя почв в течение вегетационного сезона. Также следует отметить, что применение дендроклиматологических методов исследования в изучении реакции лесобразующих пород на климатические и почвенные условия в зоне распространения многолетней мерзлоты позволило получить интересные результаты.

Литература

- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматологические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
- Ваганов Е.А., Наурзбаев М.М., Егерь И.В. Предельный возраст деревьев лиственницы в Сибири // Лесоведение. 1999. № 6. С. 66–70.
- Николаев А.Н. Древесно-кольцевые хронологии как отражение изменений климата // Лес и вечная мерзлота: Особенности состава и структуры лесов мерзлотного региона, проблемы рационального ведения хозяйства и охраны / Коллективная монография. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2000. С. 25–33.
- Николаев А.Н., Наурзбаев М.М., Егерь И.В., Силкин П.П. О возрасте лиственницы в среднетаежной подзоне Якутии // Флора и фауна особо охраняемых природных территорий республиканской системы Ытык Кэрэ Сирдэр. Якутск: Кудук, 2001. С. 190–191.
- Николаев А.Н., Федоров П.П. Влияние климатических факторов и термического режима мерзлотных почв Центральной Якутии на радиальный прирост лиственницы и сосны (на примере стационара «Спасская Падь») // Лесоведение. 2004. № 6. С. 1–11.
- Федоров П.П., Николаев А.Н., Десяткин А.Р. Выявление влияния гидротермического режима почв на радиальный прирост лиственницы в Центральной Якутии // Материалы конференции «Новые методы дендрозоологии». Иркутск, 2007.
- Hughes M.K., Vaganov E.A., Shiyatov S.G., Touchan R. and Funkhouser G. Twentieth-century summer warmth in northern Yakutia in a 600-year context // The Holocene 5. 1999. P. 603–608.

ИТОГИ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КАРТИРОВАНИЯ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Новикова Л.А.

Пенза, Пензенский государственный педагогический университет имени В.Г. Белинского

Луговые степи Среднего Поволжья на водораздельных поверхностях сохранились только в Пензенской области в составе Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь»: «Кунчеровская степь» в Неверкинском районе, «Попереческая степь» в Пензенском районе и «Островцовская лесостепь» в Кошаринском район. Они располагаются в разных частях Приволжской возвышенности и принадлежат разным речным бассейнам: «Кунчеровский участок» (190 га) находится на ее востоке в бассейне реки Волги, а «Попереческий» (252 га) и «Островцовский» (352 га) лежат на западе и относятся к бассейну реки Дон.

Эти степные участки хорошо отличаются абсолютными высотами местоположения и характером литологической основы. Так, «Кунчеровский участок» располагается на наиболее возвышенной местности (330 мм) на палеогеновой основе, которая никогда не покрывалась ледником. Два других участка занимают местоположения с меньшими высотами: «Попереченский» (265 мм) и «Островцовский» (220 мм) на меловой основе, перекрытой четвертичными отложениями в зоне действия ледника. Однако, по мнению некоторых исследователей вершина «Попереченской степи», вероятно, ледником не покрывалась в связи с отсутствием на ней моренных отложений.

Природные условия заповедных участков значительно отличаются, особенно почвогрунты. Для «Кунчеровского участка» характерны облегченные слабо развитые черноземы с выходами песков по южным склонам. На «Попереченском участке» преобладают выщелочные черноземы, развивающиеся на покровных суглинках. На «Островцовском участке» – типичные, выщелочные и оподзоленные черноземы на моренах.

В геоморфологическом отношении «Кунчеровская степь» является более монолитной и представлена, главным образом, водораздельными поверхностями с разной степенью уклона и склонами юго-восточной экспозиции. В «Попереченской степи» к вершинной поверхности присоединяются склоны в основном южной экспозиции, а также различные склоны в верховьях двух небольших балок. «Островцовская лесостепь» отличается наиболее расчлененным рельефом из-за небольшой речки и впадающей в нее балки. Кроме вершинной поверхности и прилегающей к ней пологого южного склона здесь имеются многочисленные склоны разной крутизны и экспозиции.

Наши исследования по изучению динамики растительного покрова заповедных степных участков проводились методом повторных геоботанических картирования всей территории степных участков. Первое детальное картирование участков заповедника нами было проведено сразу же после его создания в 1989 г., второе – спустя примерно 10 лет сохранения степей в условиях отсутствия всякого антропогенного вмешательства. На территории «Островцовского участка» исследования проводились – в 1990 и 2000 гг.; Кунчеровского – в 1991 и 2002 гг.; Попереченского – в 1992 и 2003 гг. Картирование растительности осуществлялось выборочно-статистическим методом (Нешатаев, 1971) с некоторыми изменениями. В итоге для каждого участка были сделаны по две геоботанические карты в разных масштабах 1:5000; 1:10000 и 1:25000. Первые карты всех трех участков опубликованы (Новикова, 1993; Географический атлас..., 2005).

Сравнение установленной нами современной структуры этих участков с описаниями, имеющимися в литературе, и более ранними картографическими материалами (Солянов, 1982) дает возможность судить об изменении растительного покрова этих степей, по крайней мере, за последнее столетие. Сопоставление геоботанических карт каждого степного участка, сделанных с интервалом примерно в десять лет, позволяет выявить основные тенденции развития растительности за этот период и оценить эффективность абсолютно заповедного режима для сохранения луговых степей.

В итоге проведенного периодического геоботанического картирования территории трех степных участков нами были установлено их ценоотическое разнообразие: 109 растительных ассоциаций, относящихся к настоящим (8) и луговым (38) степям; остепненным (42), настоящим (16), болотистым (3) лугам и низинным болотам (2). Среди настоящих степей отсутствуют ассоциации, которые встречаются на всех трех участках, так как они полностью отсутствуют на Попереченской степи. Из луговых степей на всех трех участках присутствуют ассоциации с доминированием: ковыля узколистного – *Stipa tirsia*, к. перистого – *S. pennata*, костреца берегового – *Bromopsis riparia* и мезоксерофильного разнотравья. Из остепненных лугов к таким относятся ассоциации с преобладанием: вейника наземного – *Calamagrostis epigeios*, мятлика узколистного – *Poa angustifolia*, пырея среднего – *Elytrigia intermedia* и ксеромезофильного разнотравья. Латинские названия видов приводятся по С.К. Черепанову (1995).

Наименьшим разнообразием отличается «Кунчеровская степь» (26 таксонов), что связано с более однородным рельефом и сравнительно бедными песчаными почвами. Своеобразие этого участка состоит в присутствии здесь ассоциаций настоящих степей с доминированием: ковыля аномального – *Stipa anomala*, келерии сизой – *Koeleria glauca* и ксерофильного (псаммофильного) разнотравья, развивающихся по юго-восточным крутым склонам. Среди ассоциаций луговых степей на водораздельных поверхностях имеются ассоциации с доминированием: овсеца пустынного – *Helictotrichon desertorum*, ковыля волосовидного – *Stipa capillata*, к. опушеннолистного – *S. dasphylla* и осоки приземистой – *Carex supina*, полностью отсутствующих на других участках.

Разнообразие Попереченского и Островцовского участков (по 61 таксону) значительно выше предыдущего, что связано с более неоднородными условиями местообитаний, а также большей степенью их залесенности. По числу таксонов на этих участках преобладают остепненные луга (соответственно 25 и 31). Только для этих участков характерны ассоциации разнотравных луговых степей и ассоциации остепненных лугов с преобладанием: костреца безостого – *Bromopsis inermis*, горошка тонколистного – *Vicia tenuifolia* и разнотравья. Среди луговых степей и остепненных лугов довольно многочисленны ассоциации с участием кустарников: спиреи городчатой – *Spiraea crenata*, ракитника русского – *Chamaecytisus ruthenicus*, миндаля низкого –

Amygdalus nana, вишни кустарниковой – *Cerasus fruticosa*, сливы колючей (терна) – *Prunus spinosa*, розы колючей (шиповника) – *Rosa majalis* и др. Это отражает процесс мезофилизации растительного покрова заповедных участков. Вместе с тем, на южных крутых склонах «Островцовской лесостепи» сохраняются ассоциации настоящих степей с господством: ковыля волосовидного, овсеца пустынного и ксерофильного разнотравья, которые практически полностью выпали из структуры растительного покрова «Попереченской степи».

За десять лет существования степей в условиях абсолютной заповедности можно наблюдать существенную трансформацию растительности всех трех участков в сторону мезофилизации (Новикова, 2004, 2006). Наиболее глубоко этот процесс зашел в «Островцовской лесостепи», где почти треть территории покрыта лесками и зарослями кустарников. Травяная растительность этого участка также претерпела существенные изменения: степи сократились с 80% до 55%. Они сохранились лишь по южным склонам, которые до организации заповедника находились в условиях интенсивного антропогенного влияния (выпас). Заповедный режим способствовал восстановлению степей на склонах, в то время как водораздельная растительность практически полностью утратила свой степной характер.

Тот же процесс мезофилизации растительности мы наблюдаем и на «Попереченском участке», где степи сократились почти вдвое с 44,5% до 24,6%. Здесь также получают широкое распространение степные кустарники, которые формируют кустарниковые степи и их заросли. Лесная растительность здесь не получила большого распространения и ограничивается лишь небольшой осиновой рощицей по днищу балки. Степи удерживаются только на тех участках, которые относятся к очень старым залежам (более 200 лет), испытывали воздействие пожаров или подвергались интенсивному выпасу (по балкам) до присоединения к заповеднику.

Несколько медленнее этот процесс протекает в «Кунчеровской степи»: за десять лет участие степей практически осталось прежним (83,3% и 84,7%), но это не означает, что растительность участка при этом не изменилась. На водораздельных поверхностях травяная растительность безусловно подвергается мезофилизации, о чем свидетельствует распространение ассоциации остепненных лугов с доминированием вейника наземного. Напротив, на крутых склонах южной экспозиции, где травяной покров был сильно нарушен пастбищем, идут восстановительные сукцессии, сопровождающиеся формированием степей с доминированием ковыля аномального.

Таким образом, три степных участка представляют собой профиль с востока на запад по мере удаления от вершины Приволжской возвышенности («Сурской шишки») Восточный «Кунчеровский участок» значительно отличается по природным условиям, так как размещается на палеогеновых отложениях и не подвергался воздействию ледника. Песчаные почвы позволяют длительно сохранять степной характер растительности. Два других участка: «Попереченский» и «Островцовский» находятся западнее и располагаются на территории, которая покрывалась ледником (вершину Попереченского участка ледник мог и обойти). Мезофилизация степей на более тяжелых по механическому составу суглинистых почвах происходит более интенсивно. Однако скорость этого процесса во многом определяется и другими факторами: положением растительности в рельефе, общей продолжительностью заповедного периода и степенью нарушения растительности до введения заповедного режима.

Проведенные нами мониторинговые исследования позволяют установить факторы, которые определяют дифференциацию степной растительности Приволжской возвышенности, а также направление и интенсивность динамических процессов в растительном покрове заповедных степей. В условиях заповедного режима наблюдается хорошо выраженная тенденция мезофилизации степной растительности: замещение степей лугами и зарастание их кустарниками и деревьями. Таким образом, мы становимся свидетелями современного процесса формирования лесостепи в отсутствии антропогенного влияния. Этот процесс проявляется на разных степных участках различно в зависимости не только от природных условий, из которых определяющими являются элементы рельефа и почвогрунты, но и от характера использования степей до организации заповедника и продолжительности самого периода заповедности.

Установленные нами факторы, определяющие динамику зональных луговых степей на Приволжской возвышенности, свидетельствуют о неизбежности их трансформации в современных климатических условиях в луговые, кустарниковые и даже лесные сообщества. Аналогичные процессы наблюдаются и в других лесостепных заповедниках: в «Казацкой степи» Центрально-Черноземного заповедника (Семенова-Тян-Шанская, 1981; Нешатаев, Ухачева, 2001 и др.) и в «Михайловской степи» на Украине (Ткаченко, 1984; Ткаченко, Лысенко, 1995). Совершенно очевидно, что такая сильная мезофилизация растительности наблюдается именно в лесостепной зоне, постепенно снижаясь в более сухих степях. В качестве причин мезофилизации растительного покрова разные авторы рассматривают изменение климатических условий и фаунистическую неполноценность лесостепных комплексов. В наших степях, скорее всего, имеют место обе причины, но последняя наиболее очевидна. Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь» создавался именно с целью сохранения зональных луговых степей, поэтому на его территориях следует ввести такой оптимальный режим, который бы позволил сохранить флористическое и ценотическое разнообразие степей Среднего Поволжья.

Литература

- Географический атлас Пензенской области. Пенза, 2005. 60 с.
- Нешатаев Ю.Н. Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций. Л., 1971. С. 181–206.
- Нешатаев Ю.Н., Ухачева В.Н. Мониторинг растительности Среднерусской лесостепи // Вестн. СПб. ун – та. 2001. Серия 3. Биолог. № 2. С. 55–66.
- Новикова Л.А. Динамика Пензенских луговых степей и проблема их сохранения // Бюл. «Самарская Лука». 1993. № 4. С. 111–128.
- Новикова Л.А. Мониторинг травяного компонента Островцовской лесостепи // Известия Самарского научного центра РАН. Спец. вып. Научное наследие России. 2004. Ч. 2. С. 295–305.
- Новикова Л. А. Мониторинг растительного покрова Попереченской степи // Известия ПГПУ им В.Г. Белинского. 2006. № 1 (5). С. 36–44.
- Семенова-Тян-Шанская. Режим охраны растительного покрова заповедных территорий // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 6. С. 1060–1067.
- Солянов А.А. Растительность заповедных степей / Атлас Пензенской области. М., 1982. С. 18.
- Ткаченко В.С. О природе луговой степи заповедника «Михайловская целина» и прогноз ее развития в условиях заповедности // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 448–457.
- Ткаченко В.С., Лысенко Г.Н. Комплексные мероприятия по охране луговой степи «Михайловская целина» // Проблемы сохранения разнообразия лесостепных и степных регионов: Мат. Рос.-Укр. науч. конф., посвящ. 60-летию ЦЧЗ. М., 1995. С. 74–76.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

ТИПЫ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Осипов С.В.

Владивосток, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН

Исследования горизонтального строения (сложения) растительного покрова, помимо самостоятельного значения, важны для понимания происходящих в растительном покрове процессов, для индикации других компонентов ландшафта и ландшафтных процессов, при геоботаническом и ландшафтном картографировании.

Задача настоящей работы – выделить наиболее общие типы горизонтального (территориального) строения растительного покрова. В качестве исходных посылок для решения поставленной задачи отметим следующее.

1. Существуют, по крайней мере, четыре вполне независимых направления исследований, важных для выделения типов территориального строения растительного покрова: 1) изучение территориальной структуры (мозаичности, сложения) растительного покрова и выделение типов неоднородности на основе концепции комбинаций (комплексов) растительности (Катенин, 1988; Холод, 1989); 2) изучение в растительном покрове паттернов (от pattern) разного уровня на основе концепции континуума (Kershaw, 1963; White, 1979; Maarel, 1996); 3) изучение границ растительности и их классификация на основе параметров строения (Ниценко, 1973); 4) изучение рисунка ландшафта (Викторов, 1986). Результаты работ в этих и других направлениях показывают многообразие территориального строения и сообществ, и комплексов сообществ, и их границ.

2. Жесткая оппозиция парадигм континуальности и дискретности, существовавшая в науках о растительности в течение длительного времени, привела к тому, что в большинстве работ сделан акцент либо на континуальность, либо на дискретность растительного покрова (в зависимости от приверженности той или иной парадигме). Лишь более умеренная позиция в отношении дискретности и континуальности позволяет не противопоставлять эти явления, а видеть в растительном покрове и ландшафте многообразные проявления и дискретности, и континуальности.

3. Как правило, отдельно рассматривается строение границ и строение участков растительного покрова. Однако, при выделении типов горизонтального строения растительного покрова важно учесть обе эти характеристики.

4. При изучении строения растительного покрова важную роль играют такие характеристики, как выраженность участка и выраженность границы. В понятии «выраженность» сочетаются два аспекта: пространственный и типологический (Ниценко, 1973; Виноградов, 1978). Участок растительного покрова (сообщество, комбинация и т. д.) выражен тем в большей степени, чем он контрастнее в сравнении с окружающим растительным покровом (это типологический аспект), и чем большую площадь занимает его «ядро» (центральная часть) в сравнении с его границей (приграничной зоной) (это пространственный аспект). Граница тем больше выражена, чем более контрастны разделяемые ею участки (типологический аспект), и чем меньше ее ширина в сравнении с размерами разделяемых ею «ядер» (пространственный аспект).

В основу выделения наиболее общих типов горизонтального (территориального) строения растительного покрова положим такие характеристики как однородность-неоднородность, дискретность-континуальность и регулярность-нерегулярность.

Прежде всего, будем различать однородное и неоднородное строение. Однородное строение характеризуется тем, что определяемые характеристики константны, то есть каждая имеет одинаковые (точнее сказать, не выходящие за заданные пределы) значения в любой точке (некоторые другие определения территориальной однородности растительного покрова см., например, в работе В.И. Василевича (1969)). Неоднородное строение характеризуется значительным варьированием характеристик от точки к точке.

Для неоднородного растительного покрова на основе степени выраженности участков и границ будем различать дискретное и континуальное строение. Первое характеризуется хорошо выраженными, второе – не выраженными границами и участками. Дискретный растительный покров часто сравнивают с мозаикой, а для континуального хорошо подходит сравнение с фреской.

В другом аспекте для неоднородного растительного покрова будем различать регулярное и нерегулярное строение. Регулярное строение характеризуется тем, что определяемые характеристики неоднократно приобретают одно и то же значение на разных участках территории, т.е. «элементарные» участки повторяются. Нерегулярное строение характеризуется тем, что определяемые характеристики приобретают некоторое значение лишь на каком-то одном «элементарном» участке, т.е. каждый «элементарный» участок в значительной степени уникален.

Таким образом, на основе таких характеристик, как однородность-неоднородность, дискретность-континуальность и регулярность-нерегулярность будем различать следующие пять очень обобщенных типов горизонтального (территориального) строения растительного покрова (их же можно рассматривать и как типы рисунка ландшафта).

1. Однородный. Растительный покров любых «элементарных» участков одинаков. Другими словами, определяемые характеристики имеют одинаковые (не выходящие за заданные пределы) значения в любой точке (рис.).

2. Регулярно-дискретный. Растительный покров участка представляется как состоящий из многократно повторяющихся «элементарных» участков нескольких типов; границы между «элементарными» участками хорошо выражены. Большинство существующих классификаций территориального строения растительного покрова (с выделением таких категорий как полосчатый, пятнистый, сетчатый и т. д. рисунок) разработано в рамках именно этого типа.

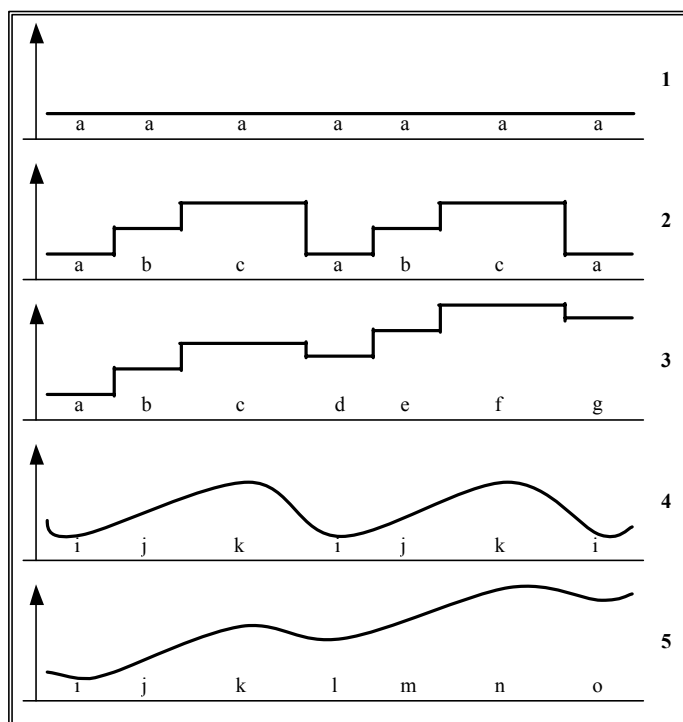
3. Нерегулярно-дискретный. Растительный покров участка представляется как состоящий из разных, практически не повторяющихся «элементарных» участков, между которыми границы хорошо выражены.

4. Регулярно-континуальный. Растительный покров участка представляется как состоящий из многократно повторяющихся «элементарных» участков нескольких типов; границы между «элементарными» участками не выражены («размыты»).

5. Нерегулярно-континуальный. Растительный покров участка представляется как постепенно изменяющийся, с выраженными градиентами и невыраженными границами. Другими словами, растительный покров представляется как состоящий из разных, практически не повторяющихся «элементарных» участков, границы между которыми не выражены («размыты»).

Понятно, что «элементарные» участки, в свою очередь, так же имеют различное территориальное строение.

Выделенные типы территориального строения использованы автором при разработке системы методов детально-маршрутных исследований растительного покрова (Осипов, 2002).



Типы строения растительного покрова:

1 – однородный, 2 – регулярно-дискретный, 3 – нерегулярно-дискретный, 4 – регулярно-континуальный, 5 – нерегулярно-континуальный. По шкале ординат – интенсивность характеристики, по горизонтали – расстояние на местности; а, b, c, ..., o – типы «элементарных» участков растительного покрова

Литература

- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
- Викторов А.С. Рисунок ландшафта. М., 1986. 181 с.
- Виноградов Б.В. Геоботанические границы по дистанционным данным // Геоботаническое картографирование. Л., 1978. С. 22–33.
- Катенин А.Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186–197.
- Ниценко А.А. Границы растительных ассоциаций и синузий в травяном покрове (морфология, причинная обусловленность и динамика) // Исследования структуры и строения растительного покрова. Л., 1973. С. 17–243.
- Осипов С.В. О системе методов детально-маршрутных исследований растительного покрова // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9. № 2. С. 145–155.
- Холод С.С. Крупномасштабное картирование как метод изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры о. Врангеля) // Геоботаническое картографирование. Л., 1989. С. 61–71.
- Kershaw K.A. Pattern in vegetation and its causality // Ecology. 1963. Vol. 44. N 2. P. 377–388.
- Maarel E., van der. Pattern and process in the plant community: Fifty years after A.S. Watt // J. Veg. Sci. 1996. Vol. 7. N 1. P. 19–28.
- White P.S. Pattern, process and natural disturbance in vegetation // Bot. Rev. 1979. Vol. 45. P. 229–299.

ПОПУЛЯЦИИ *CALLIGONUM* НА О. БАРСАКЕЛЬМЕС (СЕВЕРНОЕ ПРИАРАЛЬЕ)

Панкратова И.В.

Санкт-Петербург, Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена

Джужгунники – сообщества широко распространенные в пустынях Средней Азии и Казахстана (Растительный..., 1956; Курочкина, 1966, 1978; Ботаническая..., 2003). В Северном Приаралье они участвуют в образовании разных структурных форм растительного покрова (комплексов, сочетаний, серий сообществ и пр.) песков.

Изучение популяций *Calligonum* – джужгуна проводилось нами на ныне бывшем острове Барсакельмес – типичной территории Северного Приаралья. Известно, что виды джужгуна весьма изменчивы и нередко гибридизируют. Это неизбежно приводит к разному толкованию объема вида (Павлов, 1936, 1960; Парпиев, 1974; Курочкина, 1978; Сосков, 1989 и др.). Все это затрудняет выделение растительных формаций по доминирующим видам. Л.Я. Курочкина (1966) пришла к логичному заключению о возможности выделять формации по доминирующей группе видов. Близость эколого-биологических особенностей таких видов и особенно полное сходство их морфогенеза позволило нам изучить смешанные популяции близких видов по следующим характеристикам: выделение возрастных групп, возрастной состав ценопопуляций, их надземная фитомасса, некоторые особенности водного режима.

Джужгуновые популяции встречаются на острове в песках коренного берега, новоаральской террасы, на морской авантуне и новейшей аральской террасе (полосе осушки). Здесь зарегистрированы следующие виды джужгуна: *C. aphyllum* (Pall.) Guerke, *C. capit-medusae* Schrenk., *C. turbineum* Pavl., *C. acanthopterum* Borszcz., *C. smirnovii* Drob., *C. spinulosum* Drob. (определение Ю.Д. Соскова). Они образуют такие ассоциации как *Calligonum* sp. + *Haloxylon aphyllum* + *Ephedra distachya*, *Calligonum* sp. + *Haloxylon aphyllum* + *Atraphaxis spinosa*, *Calligonum* sp. + *Haloxylon aphyllum* + *Stipagrostis pennata*, *Calligonum* sp. + *Ephedra distachya* + *Alhagi pseudalhagi* и другие.

В перечисленных сообществах изучалась демографическая структура ценопопуляций джужгуна. На основе анализа его морфобиологических особенностей были описаны возрастные состояния, характерные для разных периодов онтогенеза.

Прегенеративный период

1. Проросток (р). На поверхности почвы сохраняется изофилные семядоли. Выражен корешок. Эпикотиль имеет одно междоузлие с пленчатой лигулой. На главном стебле начинают развиваться очередные листья и влагалищные листочки. Высота растений около 10–15 см.

2. Ювенильное растение (j) Заметен след от ювенильных листьев, начинают проявляться междоузлия, видны боковые побеги трех порядков. Растения до 15–40 см.

3. Имматурное растение (im). Сформировались скелетные одревесневшие побеги первого порядка, боковых побегов до 15. Высота растения до 50 см.

4. Виргинильное растение (v). Развита одревесневшая побеги нескольких порядков (возраст до 5 лет). Форма кустика, нет генеративных органов.

Генеративный период

5. Молодое генеративное растение (g1). Преобладают процессы корне- и побегообразования. Немногочисленные генеративные органы, плодоношение слабое. Высота кустов до 80–90 см.

6. Средневозрастное генеративное растение (g2). Четко выделяются три типа побегов – ростовые, ассимиляционные, генеративные. Максимальный прирост фитомассы и плодоношение. Процессы отмирания уравниваются процессами нарастания. Возраст от 5 до 11 лет. Средняя высота 150 см.

7. Старое генеративное растение (g3). Процессы новообразования ослабевают, преобладают процессы отмирания. Снижается генеративная функция. Возраст 15–20 лет. Высота более 155 см.

Постгенеративный период

8. Субсенильное растение (ss). Преобладают отмирающие побеги. Отдельные ассимиляционные побеги. Возраст до 30 лет. Высота 60 см.

9. Сенильное растение (s). Нет генеративных органов и почек возобновления. Средняя высота 40–45 см.

Изучено 53 ценопопуляции джужгунов (в работе принимали участие С.П. Зоря и С.А. Смирнова). Они оценивались в соответствии с общепринятыми классификациями (Уранов, Смирнова, 1973; Работнов, 1992). Все популяции были нормальными.

В исследованных джужгунниках распределение ценопопуляций по типам следующее: 30% ассоциаций включают все типы ценопопуляций, 30% – содержат только зрелые, а 40% – только старческие ценопопуляции. Анализ возрастных спектров показал, что большинство – 89% (от общего числа) ценопопуляций джужгунов относятся к нормальным неполноценным. Преобладают стареющие (41%) и зрелые (32%). Молодых и старых ценопопуляций немного. На коренном берегу джужгунники представлены старым и стареющим типами ценопопуляций (80%). На новоаральской террасе также преобладают стареющие ценопопуляции (50%), зрелые составляют 21%, молодые – 18% и старые 11%. Джужгунники морской авандюны моложе джужгунников новоаральской террасы. Стареющих и старых ценопопуляций в этой части песков значительно меньше (соответственно 26% и 5%). На молодые ценопопуляции приходится 11%, а преобладают здесь зрелые ценопопуляции – 58%. На новейшей аральской террасе ценопопуляции представлены растениями прегенеративного и генеративного периодов (исключая старые генеративные особи). Здесь идет активное формирование джужгунников.

На основе сравнения возрастных спектров нормальных ценопопуляций джужгуна выявлено четыре базовых спектра: одновершинный V, одновершинный G1, одновершинный G2, двuverшинный G1SS. Большое количество молодых особей в стареющих ценопопуляциях джужгуна острова показывает, что эти сообщества не являются регрессивными.

Разные типы ценопопуляций характеризуются определенными величинами продуцируемой наземной фитомассы. Больше всего однолетней биомассы образуется в молодых ценопопуляциях – в среднем до 273 кг/га (воздушно – сухой вес), которые отличаются высокой плотностью. Несколько меньше (213 кг/га) образуют зрелые ценопопуляции. Основными создателями биомассы являются средневозрастные генеративные растения, численность которых может составлять до 80% от общего числа особей. В стареющих ценопопуляциях однолетней биомассы продуцируется почти в 2 раза меньше, чем в предыдущих типах – 146 кг/га. Отметим, что основными создателями биомассы являются старые генеративные особи. Кроме того, здесь немало и молодых растений, на которые приходится до 25% от общей численности. Старые ценопопуляции близки по величине (ПО кг/га) образуемой биомассы к стареющим, в ее создании основную роль играют старые генеративные и субсенильные растения.

Таким образом, по мере старения ценопопуляций джужгуна наблюдается постепенное снижение их продуцирующей способности. Высокая продуктивность молодых ценопопуляций в песках новейшей аральской террасы усиливает процесс обогащения органикой формирующихся песчаных пустынных почв. Это коррелирует с увеличением видового разнообразия джужгунников и повышением их устойчивости. Стареющие и старые ценопопуляции, расположенные, в основном, на коренном берегу и на новоаральской террасе, малопродуктивны, хотя и не являются регрессивными.



Рис. 1. Запас и расход воды (м³/га) в ценопопуляциях *Calligonum*



Рис. 2. Скорость водообмена в ценопопуляциях *Calligonum*

Изученный нами водный режим джугуна и джугунников относится к гидростабильному типу (Панкратова, 2006). Запас воды в надземной массе джугуна всегда больше, чем ее расход на транспирацию (см. рис. 1). Это позволяет виду экономно расходовать водные запасы, что повышает его устойчивость в сообществах и позволяет участвовать в образовании как относительно ранних, так и заключительных стадиях, растительного покрова песков.

Оценим водный режим ценопопуляций.

В молодых ценопопуляциях дневное содержание воды в ассимилирующей массе составляет $9,0 \text{ м}^3/\text{га}$, а расходуется на транспирацию $4,3 \text{ м}^3/\text{га}$. Зрелые ценопопуляции оводнены несколько меньше – их дневной запас воды составляет $6,9 \text{ м}^3/\text{га}$, а ее расход на испарение – $3,3 \text{ м}^3/\text{га}$. Стареющие ценопопуляции за день аккумулируют до $5,7 \text{ м}^3/\text{га}$ воды, а испаряют $2,7 \text{ м}^3/\text{га}$. Дневной запас воды в старых ценопопуляциях самый низкий – он почти в 2–2,5 раза меньше, чем в первых двух типах и равен $3,6 \text{ м}^3/\text{га}$, на испарение расходуется до $1,7 \text{ м}^3/\text{га}$.

Сравнение скоростей водообменных процессов показало, что в молодых и зрелых ценопопуляциях они выше, чем в стареющих и старых (см. рис. 2). Последние характеризуются самой низкой скоростью водообмена. В них аккумулируется почти в 2,5 раза меньше воды, чем в молодых и во столько же раз вода медленнее расходуется в процессе транспирации. Подобное изменение активности водного обмена связано с общим замедлением и постепенным затуханием обменных процессов в организмах старых растений.

Изучение ценопопуляций *Calligonum* показало широкое распространение их в различных местобитаниях и разную ценоотическую приуроченность. Во всех случаях отмечена общая закономерность затухания продукционного процесса в ряду от молодых к старым популяциям. Устойчивость популяций определяется разнообразием демографической структуры и стабильностью водного режима в разных ценоотических ситуациях.

Литература

- Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). СПб., 2003. 424 с.
- Курочкина Л.Я. Растительность песчаных пустынь Казахстана // Растительный покров Казахстана. Т. 1. Алма-Ата, 1966. С. 191–592.
- Курочкина Л.Я. Псаммофильная растительность Казахстана. Алма-Ата, 1978. 272 с.
- Павлов Н.В. Род Жузгун (казахск. или джугун) – *Calligonum* L. // Флора СССР. Т. V. М.-Л.: АН СССР, 1936. С. 527–594.
- Павлов Н.В. Род Жузгун – *Calligonum* L. // Флора Казахстана. Т. III. Алма-Ата, АН Каз. ССР, 1960. С. 118–147.
- Панкратова И.В. О причинах устойчивости эфедрово-джугуново-черносакасуловой экосистемы в Северном Приарале // Проблемы биологии растений. Материалы Междун. конф., посвящ. 100-летию В.В. Письякуовой. 22–24 ноября 2006. СПб., 2006. С. 156–162.
- Партиев Ю.П. Биолого-экологические особенности представителей *Calligonum* L. и их филогенетические аспекты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент, 1974. 51 с.
- Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М. 1:4 000 000. (под ред. Е.М. Лавренко и В.Б. Соцавы). Т. 2. М.; Л., 1956. 971 с.
- Сосков Ю.Д. Род *Calligonum* L. – джугун (систематика, эволюция): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989. 34 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1992. 352 с.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Тез. докл. V делегатского съезда Всес. Бот. об-ва. Киев, 1973.

ГИДРОБОТАНИКА РОССИИ

Папченко В.Г.

пос. Борок, Ярославская обл., Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Гидрботаника, как наука о растениях вод и процессах зарастания водоемов и водотоков, начала активно развиваться лишь в конце 40-х – начале 50-х годов XX столетия, хотя возникла еще в конце XIX века. Начать отсчет, очевидно, следует с иллюстрированного определителя водных растений Б.А. Федченко и А.Ф. Флерова (1897) и переведенной с немецкого книги К. Ламперта «Жизнь пресных вод», изданной в 1900 г. в Санкт-Петербурге. Возможно, в качестве источников гидрботаники можно назвать и другие работы конца 19 века, и даже более ранние. Так, в библиографическом указателе «Высшие водные и прибрежно-водные растения» (Кузьмичев и др., 1992), например, самой ранней из приведенных является небольшая статья «О сибирских водяных орехах (*Trapa natans*)» (Гуляев, 1853). В указателе гидрботанических работ Э.В. Гарина (2006а) таковой будет работа И. Лепёхина «*Turpha Laxmannii*» (Lepeschin, 1801). В 1860 г. появилась работа по морфологии и морфогенезу рясковых (Ка-

уфман, 1860), в 1886 г. – статья А.А. Петунникова «Водяная зараза (*Elodea canadensis*)», годом позже – большая работа С. Коржинского (1887) по географии, морфологии и биологии *Aldrovanda vesiculosa* L. Известно еще несколько подобных работ того времени, но все они имели такой же частный характер и среди других публикаций по морфологии, систематике, таксономии и географии растений выделялись лишь тем, что касались водных растений, что явно недостаточно для принятия их за истоковые работы по гидроботанике.

В начале 20-го века большинство ботанических исследований водных объектов, носили в целом все той же преимущественно систематико-географический характер. Отмечались находки редких водных растений, описывались новые таксоны. Вместе с тем появились географические работы, связанные с комплексным исследованием озер, болот, плавней, в которых, в числе прочего, приводились сведения и о их растительном покрове. В 20–30-е таких работ становится достаточно много. Появляется и ряд несомненно гидроботанических работ, которые посвящены рассмотрению флоры и растительности озер (Лепилова, 1933; и др.).

В сороковые военные и, особенно, послевоенные годы исследования подобного плана продолжались. Число публикаций с гидроботанической тематикой лишь ненамного снизилось по сравнению с десятилетием 1931–1940 гг. Для последнего в моей картотеке имеется 96 источников, а для 1941–1950 гг. – 93 библиографии.

Послевоенной стране требовались новые ресурсы. Их поиск, коснувшийся и водных растений, позволил усилиями ботаников, географов и охотоведов накопить большой материал по продуктивности и запасам, биологии и экологии растений вод, по их флоре. Публикации, обобщающие этот материал, число которых за следующее десятилетие резко возросло, отчетливо обозначили контуры гидроботаники, что позволило Игорю Михайловичу Распопову в 1963 г. объявить о ее существовании. Тогда же были обозначены и 7 направлений, по которым необходимо вести гидроботанические исследования: 1) геоботаническое, 2) экологическое, 3) анатомо-морфологическое, 4) физиологическое, 5) систематическое, 6) продукционное и 7) хозяйственное (Распопов, 1963).

Сейчас хорошо видно, что расцвет этой науки наблюдался с конца 1950-х – в 1970-е годы – в период массового строительства водохранилищ и резкого усиления загрязнения природных вод. Почти все ее направления сформировались именно в это время. Гидроботанические публикации стали достаточно многочисленными и перестали носить случайный характер. Так, список публикаций 1951–1960 гг. насчитывает уже 264 наименования, в 1961–1970 гг. их 461, а в 1971–1980 гг. – 912. Если за период с 1941 по 1950 года среди 93 русскоязычных публикаций данной направленности не нашлось ни одной работы по химическому составу и деструкции водных макрофитов, по их фитоценологии, участию в процессах самоочищения и очистки вод от загрязнении, то публикации 1971–1980 гг. отражают уже все известные сейчас направления гидроботанических исследований. Как и прежде, доминируют публикации по общей характеристике растительного покрова водных объектов (313), их флоре (115), биологии и экологии макрофитов вод (114). Вместе с тем появляется немало работ по продуктивности водных растений и их фитоценозов (53), по химическому составу и накоплению растениями различных элементов и веществ (51), по участию водных растений в процессах самоочищения водоемов и водотоков (40), использованию этих растений в процессах очистки стоков (29), по физиологии водных макрофитов (27). В это время активно изучаются консортивные связи растений вод, проявляется интерес к водным макрофитам как источнику кормов диких и домашних животных, уделяется внимание вопросам охраны водных растений, обращается внимание на их индикационные свойства, появляются новые классификации, не утихают терминологические споры. Заметно больше, чем в предыдущие десятилетия становится работ по систематике и таксономии растений водоемов и водотоков, перестают быть редкостью синтаксономические работы.

Таким образом, к концу 70-х годов были охвачены практически все и сейчас развиваемые гидроботаникой направления исследований, накоплен обширный фактический материал, в те и в последующие годы обобщенный в монографиях и крупных статьях. Большой интерес к гидроботанике и тематическое разнообразие исследований показала организованная в 1977 г. 1-я конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям, в которой приняло участие более сотни человек и еще столько же желающих не было приглашено из-за ограниченных возможностей принимающей стороны.

Этот интерес не ослабевал до середины 1980-х годов, но уже к их концу стал заметно падать и это десятилетие становится переломным. Число публикаций еще возрастает (1030), но основная их часть приходится на первую половину 1980-х годов. К концу же десятилетия явно ощущается спад интереса к гидроботанике, который достиг своего предела в середине 90-х. На третью конференцию по гидроботанике в Петрозавдск 1992 г. собралось всего 30 человек. В этот год опубликовано около 60 гидроботанических работ, подавляющее большинство которых были тезисами докладов прошедшей конференции. В 1995 г. был зафиксирован минимум как опубликованных работ (около 30) (Гарин, 2006б), так и участников конференций – их на очередную Четвертую Всероссийскую конференцию по водным растениям в п. Борок приехало менее 20 человек. На этой конференции было объявлено о глубоком кризисе гидроботаники как науки (Папченков, 1995).

При анализе динамики гидроботанических публикаций, число которых может быть одним из показателей состояния науки, следует обратить внимание не только на общую картину изменения этого показателя, но и на динамику диссертационных защит по данному предмету исследований. График последней явно отличается – в нем два отчетливых пика. Первые три защиты прошли в конце сороковых годов, следующие три – в пятидесятые годы, затем следует первый пик, который приходится на 1961–1970 гг. (27 диссертаций), второй наблюдался в 1981–1990 гг. (28 защит), между ними – в 1971–1980 гг. – было защищено 17 диссертаций и в 1991–1998 гг. – 18. Эти пики явно свидетельствуют о десятилетнем отставании от резких изменений общего числа публикаций. Первый резкий скачок числа последних (троекратное увеличение) наблюдался в период с 1951 по 1960 гг., а первый пик защит – в 1961–1970 гг. Второй же пик, приходящийся на 1981–1990 гг. совпадает с началом резкого падения общего числа публикаций.

Подведение итогов развития гидроботаники в России к съезду Русского ботанического общества, прошедшего в 1998 г., показало, что положение несколько выправилось (Папченков, 1998), но все еще оставалось тревожным как из-за небольшого числа публикаций гидроботанической тематики (всего с 1991 по 1998 гг. их набралось немногим более 300). Продолжающийся кризис объяснялся не только сложным периодом жизни государства. Причины были глубже. Завершился этап накопления первичных знаний и «освоения целинных земель». Необходимо было теоретическое осмысление всего сделанного, создание той теоретической основы, опираясь на которую можно было бы идти в глубь гидроботанических проблем и готовить научные кадры, изначально готовые к этому. Ведь подавляющее большинство исследователей, занимавшихся и занимающихся гидроботаникой, гидроботаниками себя не называют. И для дальнейшего развития этой науки кажется совершенно необходимым соответствующее самоосознание и обучение еще со студенческой скамьи. Вместо же этого происходит смена поколений в отсутствии явно выраженной приемственности. Образовался некий разрыв между поколением И.М. Распопова, В.М. Катанской, В.И. Матвеева, В.А. Экзерцева, И.Л. Кореляковой, Е.В. Лукиной и других ведущих гидроботаников и поколением приступивших к работе в последнее десятилетие 20-го столетия.

Но это новое поколение пришло, и проведенная на рубеже веков пятая гидроботаническая конференция засвидетельствовала, что гидроботаника вновь ожила и привлекла к себе внимание многих новых, молодых исследователей. Если совсем недавно приходилось говорить о глубоком кризисе в гидроботанике (Папченков, 1995), то теперь можно было с полным правом утверждать, что кризис прошел и наступает период нового расцвета этой науки (Папченков, 2000). Поселок Борок, вновь, уже традиционно, принимающий конференцию, с трудом разместил желающих в ней участвовать. Специалистами почти 80 научно-исследовательских институтов и ВУЗов России было сделано более 200 докладов, показавших, что гидроботаническими исследованиями охвачен широчайший спектр водоемов и водотоков Дальнего Востока, Восточной и Западной Сибири, Урала, Севера и Северо-Запада России, ее центральных и южных регионов и, особенно, бассейна Волги. В этот 2000 г. было опубликовано более 250 гидроботанических работ (Гарин, 2006б) – величина максимальная за все время исследований в области гидроботаники.

Эта же конференция показала, что массовый приход молодых исследователей в науку требует скорейшего осмысления сделанного предшественниками, четкого изложения методологии, хорошо обоснованных и проверенных на практике методик полевой, камеральной и лабораторной работы, подходов к обработке и анализу полученных материалов. В резолюции конференции было зафиксировано высказанное многими пожелание провести Школу для молодых гидроботаников и интересующихся этой наукой студентов.

В апреле 2003 г. на базе единственной в России лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН, пос. Борок Ярославской обл.) такая Школа под названием «Гидроботаника: методология, методы» состоялась. Молодые исследователи смогли получить консультации по интересующим их вопросам у ведущих ученых страны. По ее итогам был подготовлен и издан сборник методик гидроботанических исследований. Эта Школа получила широкий положительный резонанс и породила новую волну интереса к гидроботанической науке. Практически сразу стали поступать заявки на повторное ее проведение. Вместе с тем подошло и время проведения традиционной, уже 6-й по счету, гидроботанической конференции. В связи с этим было решено в октябре 2005 г. в ИБВВ РАН провести VI Всероссийскую школу-конференцию по водным макрофитам «Гидроботаника 2005».

Эти Школы позволили скорректировать методические аспекты работы гидроботаников России, ставших вновь многочисленными и рассредоточенными по всей обширной территории страны. На них была, кажется, снята застарелая болезненная проблема, названная «терминологическим проклятием» гидроботаники (Папченков, 1995), чему способствовала разработка коллективом авторов небольшого словаря основных гидроботанических понятий и сопутствующих им терминов (Папченков и др., 2003, 2006).

Литература

- Гарин Э.В. Водные и прибрежно-водные макрофиты России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный библиографический указатель. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2006а. 180 с.
- Гарин Э.В. Статистика библиографических записей о гидрботанике // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2006б. С. 230–233.
- Гуляев С.И. О сибирских водяных орехах (*Trapa natans*) // Тр. Импер. Вольного Экон. О-ва. 1853. Т. II. Отд. III. С. 22–23.
- Кауфман Н.Н. Ряски // Вестн. естеств. наук. МОИП. 1860.
- Коржинский С. Материалы к географии, морфологии и биологии *Aldrovanda vesiculosa* L. // Тр. Казан. о-ва естествоиспытателей. 1887. Т. 17. Вып. 1. С. 1–98.
- Кузьмичев А.И., Краснова А.Н., Карасева В.М. Высшие водные и прибрежно-водные растения (Библиографический указатель). М.: БЭН, 1992. 207 с.
- Ламперт К. Жизнь пресных вод. СПб., 1900. 917 с.
- Лепилова Г.К. Высшая водная растительность озер Кончезерской группы. Растительность Габозера // Тр. Бородин. биол. ст. в Карелии. Л., 1933. Т. 7. Вып. 1. С. 3–25.
- Папченко В.Г. Гидрботаника России сегодня // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям (тезисы докладов). Борок, 1995. С. 2–4.
- Папченко В.Г. Гидрботаника на рубеже веков: проблемы и достижения // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского бот. об-ва (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб, 1998. Т. 2. С. 216.
- Папченко В. Г. Динамика гидрботанических исследований в России // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. Борок, 10–13 окт. 2000 г. Борок, 2000. С. 197–198.
- Папченко В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины. Проект. Рязань: Сервис, 2003. 20 с.
- Папченко В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Рекомендуемые для использования общие понятия гидрботаники // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2006. С. 377–378.
- Петуников А.А. Водяная зараза (*Elodea canadensis*) // Сад и огород. 1886. № 19. С. 163–165.
- Распопов И.М. Об основных понятиях и направлениях гидрботаники в Советском союзе // Успехи соврем. биологии. 1963. Т. 55. Вып. 3. С. 453–464.
- Федченко Б.А., Флёрв А.Ф. Водяные растения Средней России: Иллюстрированный определитель водяных растений, дикорастущих в Средней России. М., 1897. 64 с.
- Lepchin I. *Typha Laxmannii* // Nova Acta Acad. Sc. Petrop. 1801. XII. P. 335–336.

СТЕПЬ ИЛИ ЛЕСОСТЕПЬ?

Паршутина Л.П.

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

В процессе описания степей природного парка (п. п.) «Нижнехоперский» (самый крупный в Волгоградской области – площадь 231 206 га) возникло несколько вопросов: «Соответствует ли действительности установившееся в отечественной ботанической литературе и в картографических материалах (Карта растительности ..., 1956; Карта растительности ..., 1979; Карта восстановленной..., 1996; Тереножкин, 1941; Растительность ..., 1980; Лавренко и др., 1991 и др.) представление о том, что на данной территории и на смежных с ней землях все высокие водоразделы распаханы? Действительно ли исследуемая нами растительность является составной частью растительного покрова степной зоны? И правомерно ли утверждение, что крупные участки степей, особенно луговых, сохранились в этом регионе нашей страны исключительно в пределах запovedников?»

П. п. и расположенные рядом с ним территории, находятся на «стыке» 2-х крупных геоморфологических образований – Средне-Русской возвышенности (Калачская возвышенность – правобережье р. Хопер) и Окско-Донской низменности (Хоперско-Бузулукская равнина – левобережье Хопра). Территория п. п. как бы «вытянута» по меридиану с юга, от устья этой реки, на север вдоль нижнего ее течения (по обеим сторонам Хопра) более чем на 100 км. Она пересекает три административных района: Кумылженский (южная часть п. п.), Алексеевский и Нехаевский (северная часть п. п.). Основные почвы на исследуемой территории – черноземы обыкновенные и южные, под лесами (кроме пойменных) – выщелоченные (Дегтярева, Жулидова, 1970). По литературным данным климат здесь континентальный, общая сумма годовых осадков 400–450 мм, среднегодовая температура воздуха – 6,0°C. Коренной растительностью

были богаторазнотравно- и разнотравно-дерновиннозлаковые (типчаково-ковыльные) степи, тогда как в настоящее время на их месте расположены сельскохозяйственные земли (Карта растительности ..., 1956; Карта растительности ..., 1979; Карта восстановленной ..., 1996; Растительность ..., 1980; Лавренко и др., 1991 и др.).

В действительности ситуация оказалась иной – более сложной, с точки зрения типизации и пространственного распределения растительности, и более благоприятной, с точки зрения ее сохранности. Осмотр исследуемой территории показал, что в ее пределах сохранились значительные массивы не распахиваемых в обозримом прошлом степей и первичных лесов. Их флора, ценотический состав и структура растительного покрова в значительной степени различаются на участках, находящихся у северной границы п. п., и на участках, расположенных близ устья Хопра, и отличаются от литературных характеристик. Для объяснения данной ситуации мы обратились к старым картографическим материалам и получили дополнительные данные по климату для конкретных точек в районе исследования. Наиболее информативной для нас оказалась «Геоботаническая карта Европейской части СССР, М 1:1 050 000», лист 9, составленная в середине 20-х годов прошлого столетия Н.И. Кузнецовым и Е.В. Шифферс при участии большого коллектива авторов. На ней территория района наших исследований в значительной степени, особенно в правобережье Хопра, покрыта лесной растительностью, наравне с которой на водоразделах в северной части п. п. цветом отражено наличие луговых степей – неотъемлемого компонента растительного покрова лесостепи. В более поздних работах, особенно в Нехаевском районе и на сопредельных с ним территориях, авторы (Тереножкин, 1941; Коблова, 1977 и др.) также отмечали в растительном покрове существенное присутствие крупных массивов нагорных, байрачных (*Quercus robur*, *Ulmus glabra*, *Euonymus verrucosa*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* и др.) и пойменных лесов (*Quercus robur*, *Salix alba*, *S. pentandra* и др.). Анализ дополнительных климатических показателей выявил, что среднегодовые температуры воздуха на противоположных концах п. п. расходятся на 0,5°C (6,0° и 6,5°); разница в количестве сумм годовых осадков составляет 125 мм (525 и 450 мм соответственно). Радиационный индекс сухости на северном пределе парка – 1,43, а на южном – 1,78 (неопубликованные данные Н.И. Бобровской). Таким образом, можно констатировать, что в северной части п. п. условия близки к лесостепным, а в южной – к условиям степной зоны. Все это подтверждается достоверным и легко определяемым визуальным индикатором различий в условиях существования природных экосистем (конечно на качественном уровне) – естественной растительностью.

В Нехаевском районе, территория которого менее распахана и более облесена, мы описали значительные площади (сотни гектар) малоиспользуемых в настоящее время степных участков. В первую очередь, это – луговые степи, расположенные на выровненных водоразделах или склонах незначительной крутизны (1–6 градусов) восточных экспозиций. Общее проективное покрытие травостоя колеблется от 70 до 100%. Количество видов в пределах фитоценозов достигает 89, тогда как на пробной площади (100 м²) оно в среднем – 60 видов (не считая растений ранневесенней флоры), среди которых чаще всего явно преобладает разнотравье. Своим постоянством и обилием отличаются: *Salvia tesquicola*, *Galium verum*, *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, виды родов *Centaurea*, *Tragopogon* и др. Среди злаков постоянными компонентами травостоя являются: *Poa angustifolia*, *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *S. dasyphylla*, *Phleum phleoides* и др.; среди осок – *Carex supina* и *C. praecox*. Бобовые встречаются в разных фитоценозах в различных сочетаниях: *Medicago falcata*, *Securigera varia*, *Amoria montana*, *A. hybrida*, *Trifolium alpestre*, *Lathyrus tuberosus* и др. Если рассматривать на фоне однообразного климата экспозицию склона, условия местоположения растительного сообщества в рельефе и почвы, как одни из основных факторов формирования сходных фитоценозов, то можно достаточно достоверно предположить, что многочисленные пастбища с деградированным в настоящее время травостоем имели когда-то такую же по составу, густую и высокую растительность, как в охарактеризованных выше лугостепных фитоценозах.

В Кумылженском районе большинство водораздельных пространств и пологие балочные склоны распаханы, поэтому степи преимущественно сохранились по крутым склонам балок и вдоль их надбровных частей, по опушкам лесов, как отдельные участки среди пашен. Размеры их неравнозначны – от нескольких гектар до десятков или сотен гектар. Преобладают по площади разнотравно-злакомелкодерновинные (виды родов *Festuca*, *Koeleria*, *Poa*, *Cleistogenes*, *Artemisia*, *Thymus*, *Achillea* и др.) и злакомелкодерновинные степи с той или иной долей участия в составе их травостоя ковылей (*Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *S. pennata*, и др.). Ковыльные степи (преимущественно типчаково-ковыльные) с доминированием, в первую очередь, *Stipa capillata* имеют меньшее распространение. Видовая насыщенность фитоценозов в среднем – 40 видов (не считая ранневесенней флоры), общее проективное покрытие травостоя не превышает 70%. Участки луговых степей встречаются чаще всего по ложбинам стока. При движении к устью Хопра (с севера на юг) разнообразие и доля участия пойменных и байрачных лесов в структуре растительного покрова падают. Практически исчезают нагорные леса. Исключением является «Шакинская дубрава». Этот лесной массив на водоразделе (6340 га) – одно из самых южных на территории европейских равнин нахождение нагорных лесов. В данной ситуации растительность с приводимыми выше климатическими показателями

убедительно свидетельствуют: южная часть п. п. находится в пределах степной зоны. Это соответствует картографическим и литературным материалам.

Что же касается северной оконечности п. п., то анализ литературных, картографических и полученных нами данных, позволили предположить, что поскольку в настоящее время растительный покров Нехаевского района является близким к лесостепи, то возможно, и ранее эта территория не находилась в пределах степной зоны. Принадлежность ее и сопредельных с ней земель к лесостепи не была установлена до сих пор лишь в силу отсутствия здесь геоботанического изучения растительного покрова. Конечно, это утверждение требует специальных дополнительных исследований. Однако, в подтверждение нашего предположения можно сослаться на работы некоторых (из-за ограниченности объема статьи) учёных. Согласно Ф.И. Милькову (1951), Л.М. Носовой (1973), Е.М. Лавренко с соавторами (1991), которые в своих научных трудах приводят ряд признаков, характерных для лесостепи, северная часть п. п. – лесостепной регион. Так, нагорные и байрачные леса из дуба (*Quercus robur*) с его многочисленными «спутниками» занимают здесь значительные площади. Искусственные древесные насаждения с доминированием этого же вида, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior* и некоторых других пород устойчивы и имеют способность к возобновлению (Мажарцев, 1977). Лесные сообщества произрастают в местах с пересеченным рельефом, а степь в основном занимает плоские водоразделы или пологие склоны, что тоже характерно для лесостепи, особенно на ее юге. Для южной части лесостепи подходит и почвенный покров региона – обыкновенные и, в меньшей степени, южные черноземы (по Ф.И. Милькову). Не дает повода говорить о степном прошлом исследуемого района и отсутствие здесь в настоящее время оподзоленных почв. Реградация таких почв после сведения леса происходит в исторически обозримое время, особенно на южном пределе лесостепи. О лесостепном прошлом Нехаевского района говорят и климатические показатели, полученные до 1965 года (Агроклиматическая..., 1963). В.Г. Мордкович (2006) считает, что причиной для причисления к лесостепному биому может являться географическая приуроченность – 50-е широты (середина градиента инсоляции) и северная доля оси Воейкова. Благодаря такому положению в условиях лесостепи складывается оптимальный баланс увлажнения и теплообеспечения. Это относится и к расположенной на 50-й широте территории Нехаевского района. Аргументом в пользу его лесостепного прошлого может быть также наличие еще в 16 веке к югу от долины реки Оки огромного лесостепного пространства – «Дикого поля» (Растительность..., 1980), в исторических границах которого он находится.

В то же время, материалы, приводимые рядом других учёных, позволяют утверждать, что исследуемый район относился и относится к зоне степи, которая в связи со значительными в последнее время изменениями климата также значительно изменяется, особенно, на северном своем пределе. Так, еще в 1947 г. Л.С. Берг писал, что в силу происходящего в историческую эпоху изменения климата в сторону большего увлажнения, в настоящее время происходит смещение географических зон к югу: тундра навигается на лесную зону, лесная зона на лесостепь, лесостепь – на степь и т. д. А.Н. Золотокрылин и Т.Б. Титкова (2006) утверждают, что доминирующая тенденция климата на юго-востоке Русской равнины во второй половине XX века – ослабление его континентальности вследствие роста влияния Атлантики. В результате – смена опустынивания быстрой мезофитизацией степной растительности, что сразу же привело к расселению в степях мезофитных видов животных, а также к сокращению численности и сдвигу к югу северных границ ареалов их ксерофитных видов. Это подтверждают фактические материалы, полученные и другими авторами. Например, начиная с 70-х годов XX века по настоящее время на территории степей Нижнего Поволжья среднегодовая температура воздуха в связи с повышением зимних температур превышает климатическую норму на 0,6 градуса С. За этот же период происходило увеличение годовых сумм осадков – от 50–60 мм до 170–200 мм в отдельные годы (Опарин и др., 2006). Таким образом, изученные нами лугово-степные сообщества Нехаевского района являются либо трансформированными исходными луговыми степями, либо мезофитизированными сообществами настоящих степей. Мы склоняемся к первому предположению.

Установление любого факта, какое бы важное значение он сам по себе не имел, является моментом исследования, а не его целью. С получением новых фактов возможно придется отказаться от выдвинутой гипотезы. Но она сослужит свою службу тем, что объединит ряд известных на данный момент данных и даст толчок к продолжению исследований, которые смогут подтвердить или опровергнуть эту гипотезу. Сбор материалов для такой гипотезы – одна из важных задач в исследовании растительности России.

Литература

- Агроклиматическая характеристика Нехаевского района Волгоградской области. Ростов-на Дону, 1963. 17 с.
 Берг Л.С. Климат и жизнь. М., 1947. 356 с.
 Геоботаническая карта Европейской части СССР. М 1:1 050 000. Сост.: Н.И. Кузнецов, Е.В. Шифферс и др. Л., 1928. Л. 9.
 Дегтярёва Е.Т., Жулидова А.Н. Почвы Волгоградской области. Волгоград, 1970. 320 с.

Золотокрылин А.Н., Титкова Т.Б. Изменения климата в области повышенных меридиональных градиентов показателей климата и растительности на юго-востоке Русской равнины // Материалы 4-го международного симпозиума Степи Северной Евразии. Оренбург, 2006. С. 274–277.

Карта растительности СССР. М. 1:4 000 000 / Под ред. В.Б. Сочавы. М., 1956. 6 л.

Карта растительности Европейской части СССР. М. 1:2 500 000 / Под ред. Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. М., 1979. 6 л.

Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы. М. 1:2 500 000 / Под ред. С.А. Грибовой, Р. Нейхейсла. СПб., 1996. 6 л.

Коблова М.Н. Нагорные и байрачные леса Урюпинского и Нехаевского районов // Природа Волгоградской области. Волгоград, 1977. С. 43–46.

Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л., 1991. 145 с.

Мажарцев В.М. Защитные лесные насаждения совхоза «Динамо» // Природа Волгоградской области. Волгоград, 1977. С. 69–72.

Мильков Ф.И. Лесостепной ландшафт и его зональное подразделение // Изв. АН СССР. 1951. Сер. геогр. № 5. С. 3–14.

Мордкович В.Г. О статусе лесостепи в системе биомов // Материалы 4-го международного симпозиума Степи Северной Евразии. Оренбург, 2006. С. 490–492.

Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., 1973. 186 с.

Опарин М.Л., Опарина О.С., Кондратенков И.А., Соколенко О.В. Изменение распространения млекопитающих в степях Нижнего Поволжья в связи с динамикой климата и антропогенной нагрузкой на природные комплексы // Материалы 4-го международного симпозиума Степи Северной Евразии. Оренбург, 2006. С. 538–539.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 325 с.

Тереножкин И. Растительность // Природа Сталинградской области. Сталинград, 1941. С. 7–101.

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *PINUS CEMBRA* L. В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Пашкевич Н.А.

Киев, Институт ботаники НАН Украины

Ареал распространения *Pinus cembra* L. (сосны кедровой европейской) – горы средней Европы: Альпы и Карпаты. В Карпатах вид встречается спорадично в высокогорье Горган, реже Черногоры на высоте до 1650 м н. у. м. Известно около 10 локалитетов на горных хребтах Горган, Свидовца и Черногоры. За последние десятилетия площади распространения вида сокращаются. Причины этого, кроме интенсивной рубки ценной древесины, является сбор семян, что приводит к нарушению нормального воспроизведения вида (Стойко, 1966).

Сосна кедровая вечнозеленое хвойное дерево, которое развивается медленно и плодоносить начинает в благоприятных условиях через 30 лет, а под пологом леса – через 70–80 лет. Это морозостойкий и теневыносливый вид, хорошо растет только на умеренно влажных и свежих глинистых почвах.

Pinus cembra принимает участие в формировании лесных сообществ реликтового типа в верхнем лесном поясе Карпат (до 1550 м н. у. м.) и сланниках с *P. mugo* Turta (Клімчук та інш., 2006).

Сосна кедровая способна расти на очень бедных каменистых почвах и на голых скалах, хорошо развиваются в условиях, неблагоприятных для других видов, стойки к ветрам и снежным лавинам. Тем не менее, в лучших условиях не выдерживают конкуренции с *Picea abies* (L.) Karst. и *Abies alba*.

В Украинских Карпатах вид встречается в таких сообществах (Matuszkiewicz, 2001; Малиновський, Кривалушій, 2002; Клімчук та інш., 2006):

Vaccinion-Piceetea Br.-Bl. 1939

Piceetalia excelsae Pawl. in Pawl., Sokol. et Wallisch 1928

Picenion excelsae Pawl. in Pawl., Sokol. et Wallisch 1928

Luzulo sylvaticae-Piceetum Wraber 1963

Cembro-Piceetum Myczkowski, Lesinski 1974

Pinion mughii Pawl. 1928

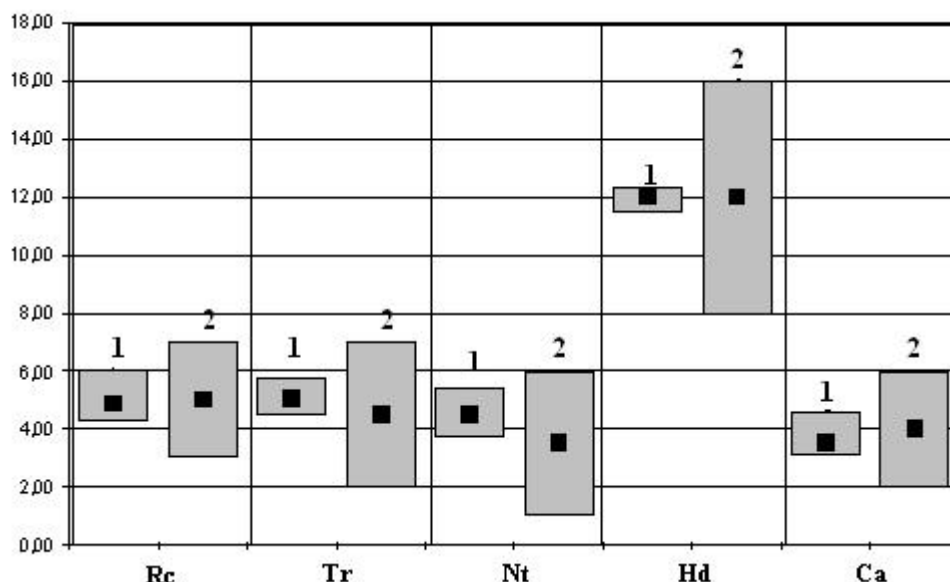
Vaccinio myrtilli-Pinetum mughii Sill. 1933

Целью исследования было установление эколого-ценотических особенностей и оценка экологической амплитуды местообитаний в Украинских Карпатах *P. cembra*. Оценка экологической амплитуды вида производилась на основе анализа литературных данных и геоботанических описаний ценозов с данным видом из фитоценотеки отдела экологии фитосистем Института ботаники НАН Украины при помощи метода синфитоиндикации (Дідух, Плюта, 1994). Анализируемые геоботанические описания позволили уточнить реальную экологическую амплитуду вида в природе.

На основании фитоиндикационных показателей и по результатам ординационного анализа была определена реальная и максимально возможная амплитуда эдафических факторов *P. cembra* (Екофлора України,

2000). По ширине ценотической амплитуды данный вид – гемистенотоп, но его реальная амплитуда гораздо уже (на 10–45%), что говорит о его стенофитности.

В частности, основным дифференцирующим фактором для *P. cembra* является показатель влажности почвы в экотопах (*Hd*), при этом, реальная экологическая амплитуда лишь 10% от максимально возможной для вида в природе (рис.). Сосна кедровая по влажности почв является мезофитом, произрастает в свежих лесо-луговых экотопах с полным промачиванием корневого слоя почвы осадками и талыми водами.



Экологическая амплитуда *Pinus cembra* Украинских Карпат по эдафическим факторам (где 1 – реальная, 2 – амплитуда вида)

Солевой режим – трофность (*Tr*) – очень важный компонент эдафических факторов. Полученные показатели трофности характеризуют сосну кедровую как мезотроф, вид растущий на небогатых солями почвах (около 95–150 мг/л), где отсутствуют сульфаты и хлориды. Её реальная амплитуда составляет всего лишь 25% от возможной видовой амплитуды.

Выявлены значительные колебания содержания карбонатов в почве (*Ca*), отношение реальной амплитуды вида к теоретической составляет 40%. По этому экологическому показателю вид является карбонатофобом, т. е. растет на некарбонатных почвах, где содержание CaO и MgO равно 0,05%.

Достаточно широкая амплитуда вида по содержанию азота (*Nt*), важной составляющей почвы, определяющей ее плодородие. *P. cembra* является субанитрофилем, растет на очень бедных минеральным азотом почвах (не более 0,2%). Реальная амплитуда вида по этому фактору составляет 33% от теоретически возможной в природе.

По показателям кислотности почвы (*Rc*) в экотопах вид также имеет реальную амплитуду почти в два раза меньше (45%) чем теоретическую для вида. *P. cembra* растет на кислых дерново-подзолистых грунтах (pH 4,5–5,5) и является ацидофилем.

Подобные тенденции сокращения реальной амплитуды в природе от теоретической амплитуды вида может быть обусловлено двумя факторами. С одной стороны это антропогенный фактор – нерациональные рубки, хотя и более-менее регулируемые в последние десятилетия (Стойко та інш., 1999). С другой стороны – это конкурентное влияние более теневыносливой *Picea abies* Karst. в ценозе. Поэтому в наше время реликтовые локалитеты *P. cembra* сохранились только в олиготрофных условиях (на каменистых россыпях), где конкурентная способность ели незначительна.

Литература

- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. К.: Наук. Думка, 1994. 280 с.
 Екофлора України. Том 1. / Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 2000. 284 с.
 Клімчук Ю.В., Міскевич У.Д., Якушенко Д.М. та інші. Природний заповідник «Горгани». Рослинний світ. Природно-заповідні території України. Рослинний світ. Вип. 6. Київ: Фітосоціоцентр, 2006. 400 с.
 Малиновський К.А., Крічвалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. Ужгород, 2002. 244 с. + кольор. вклейка 8 с.

- Стойко С.М. Заповідники та пам'ятники природи Українських Карпат. Вид-во Львівського ун-ту, 1966. 143 с.
- Стойко С.М., Третяк П.Р., Бойчук І.І., Онишко З.Д. Сосна кедрова (*P. cembra*) на верхній межі лісу у Горгонах: хореологія, екологія, ценологія / Науковий вісник УДЛУ, Вип. 9.9. Львів, 1999. С. 173–179.
- Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Wyd. naukowe PWN. Warszawa, 2001. 539 s.

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ *BUPLEURUM SCORZONERIFOLIUM* WILLD. В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

Першина Н.А.

Чита, Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический университет им. Н.Г. Чернышевского

По данным Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984) общий ареал *Bupleurum scorzonerifolium* восточно-азиатский. Вид распространен в Западной Сибири (на Алтае), Восточной Сибири, Монголии, Северо-Восточном Китае, на полуострове Корея, в Японии. Также ареал вида проходит на Дальнем Востоке, в Амурской области, в Хабаровском и Приморском крае.

Исследования фитоценотической приуроченности *Bupleurum scorzonerifolium* проводили в степных и лесостепных районах Восточного Забайкалья. Нами были исследованы 23 растительных сообществ с участием *B. scorzonerifolium*, принадлежащих к следующим формациям степей: нителистниковые, мятликовые, литвиновотипчаковые, валлискотипчаковые, байкальскоковыльные, стоповидноосоковые, твердоватоосоковые, полынные и кустарниковые.

Нителистниковые степи самая распространенная формация степей в Восточном Забайкалье (Дулепова, 1993). Доминирует здесь – *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam. В формации нителистниковых степей *Bupleurum scorzonerifolium* с наибольшим обилием встречается в нескольких ассоциациях.

Богаторазнотравно-леспедецево-нителистниковые степи встречается по южным склонам невысоких лесостепных увалов с каменисто-хрящевыми горными черноземами и горно-каштановыми почвами. Травостой богаторазнотравный с не большим участие злаков и полукустарников, высокой видовой насыщенностью (40–50 видов). Доминирующая роль *Filifolium sibiricum* проявляется здесь довольно четко, как и согосподствующая роль *Lespedeza hedysoroides* (Pallas, Kitag). Проективное покрытие составляет – 60%. *B. scorzonerifolium* имеет обилие – 2–3 балла.

Горошково-красоднево-нителистниковая степь встречается в долине р. Агуца по юго-восточным склонам с среднемощными темно-каштановыми супесчаными почвами. Основу травостоя составляет *Filifolium sibiricum*. Отличается резко выраженной согосподствующей ролью ксеромезофитов – *Hemerocalis minor*, *Vicia amoena* и *V. unijga* со значительным участием *Thymus duhuricus* Serg., *Carex korshinskyi*, *B. scorzonerifolium*, *Potentilla acervata*. Проективное покрытие до 70%. Обилие *B. scorzonerifolium* составляет 2–3 балла.

Литвиновотипчаково-нителистниковые степи с *Festuca litvinovii*, встречаются по каменистым склонам. Из злаков кроме *Festuca litvinovii* преобладают *Koeleria cristata*, *Poa attenuata*, *Carex korshinskyi*. Из разнотравья большое обилие имеют: *Aster korshinskyi*, *Artemisia commutata*, *Leontopodium conglobatum*. Общее проективное покрытие – 50–60%. Обилие *B. scorzonerifolium* 2–3 балла.

Разнотравно-нителистниковые степи расположены на юго-восточном склоне. Травостой представлен следующей группой видов: *Platycodon grandiflorus*, *Scutellaria baicalensis*, *Paeonia albiflora*, *Achyrophorus ciliatus*, *Lespedeza hedysoroides*, *Spodiopogon sibiricum*, *Stipa baicalensis*, *Carex pediformis*. Единично встречаются: *Lithospermum erythrorhizon*, *Dictamnus dasycarpus*, *Veratrum nidrum*. Проективное покрытие составляет 70%. Обилие *B. scorzonerifolium* 1–2 балла.

В полынно-нителистниковой степи в большом обилии представлены: *Festuca litvinovii*, *Carex argunensis*, *C. korshinskyi*. Из разнотравья преобладают: *Artemisia commutata*, *Amblynotus rupestris*, *Potentilla acervata*, *Iris uniflora*. Проективное покрытие – 50%. Обилие *B. scorzonerifolium* 1–2 балла.

Для ленскотипчаково-нителистниковой степи характерно преобладание в травостое *Festuca litvinovii*, *Leontopodium conglobatum*, *Potentilla acervata*, *Scabiosa comosa*. Общее проективное покрытие – 30–50%. *B. scorzonerifolium* имеет обилие – 2 балла.

Мятликовые степи с доминированием *Poa attenuata* имеют широкое распространение в долинах рек и котловинах. Встречаются они и по горным склонам, но, как правило, не занимают доминирующих позиций в ландшафте.

B. scorzonerifolium обитает в разнотравно-зопниково-мятливой и разнотравно-змеевково-мятливой степях.

Видовой состав разнотравно-зопниково-мятливой степи представлен следующими видами: *Artemisia commutata* Besser., *Potentilla acervata* Sojak, *Lespedeza hedysoroides* (Pallas, Kitag), *Pulsatilla turczaninovii* Krylov ex Serg. Проективное покрытие составляет – 50%. Обилие *B. scorzonerifolium* – 3 балла.

В разнотравно-змеевково-мятликовой степи *B. scorzonrifolium* произрастает в сообществах с доминированием: *Kleistogenes kitagawae*, *Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Carex korshinskyi*. Из разнотравья преобладают: *Patentilla acervata*, *Patrinia rupestris*, *Iris uniflora*. Общее проективное покрытие – 65%. Обилие *B. scorzonrifolium* составляет 3–4 балла.

Литвиновотипчаковые степи относятся к группе формаций мелкодерновинно-злаковых степей. Встречаются они во всех лесостепных районах Даурии, где занимают вершины увалообразных сопок и крутые склоны гор с повышенной щебнистостью почв. Травостой в этих степях почти всегда значительно изрежен и составляет 60%.

B. scorzonrifolium обитает в песчанково-литвиновотипчаковой степи занимающей крутые южные склоны. В составе травостоя преобладают: *Artemisia commutata*, *Filifolium sibiricum*, *Pulsatilla turczaninovi*. Проективное покрытие 40–50%. Обилие *B. scorzonrifolium* 1–2 балла.

Валлискотипчаковые степи с *Festuca valesiaca* характерны для лесостепных районов Даурии. Валлискотипчаковые степи отличаются низким, изреженным (50% покрытия) травостоем, основу которого образуют дерновины *Festuca valesiaca*, *Artemisia commutata*, *Thymus dahuricus*.

Исследуемый вид произрастает в володушково-полынно-валлискотипчаковой степи, в долине реки Агуца. Основу травостоя в сообществе образует *Festuca valesiaca* при значительном участии представителей мезоксерофитного разнотравья: *Artemisia commutata*, *Aster korshinskyi*, *Bupleurum sibiricum*, *B. scorzonrifolium*. Проективное покрытие составляет 65%. Обилие *B. scorzonrifolium* – 1 балл.

Леймусовые или вострецовые степи с доминированием корневищного мезоксерофита – *Leymus chinensis* имеют широкое распространение в равнинных степных ландшафтах крайнего юго-востока Даурии. *B. scorzonrifolium* была описана в володушково-леймусовой и твердоватоосоково-леймусовой степях.

Володушково-леймусовая степь обычно встречается в Восточном Забайкалье на шлейфах пологих южных склонов устьевых участков безводных падей с солонцеватыми черноземами и темно-каштановыми почвами. *B. scorzonrifolium* является содоминантом. Из разнотравья преобладают *Galium verum*, *Potentilla acervata*, *Artemisia commutata*, *Trifolium lupinaster* L. Основу травостоя составляет *Leymus chinensis* (Trin) Tzvelev. Проективное покрытие составляет 60%. Обилие *B. scorzonrifolium* здесь составляет 4 балла.

Твердоватоосоково-леймусовая степь на равнинных ландшафтах. В составе травостоя преобладают *Poa attenuata*, *Carex duriuscula*, *C. pediformis*, *Potentilla acervata*. Доминирует в сообществе *Leymus chinensis*. Проективное покрытие составляет 50–60%. Обилие *B. scorzonrifolium* составляет 2 балла.

Байкальскоковыльные степи типичны лишь для восточных районов Даурской лесостепи.

B. scorzonrifolium произрастает в богаторазнотравно-байкальскоковыльной степи, где большое обилие имеет *Paeonia lactiflora*. Проективное покрытие – 70%. Обилие *Bupleurum scorzonrifolium* составляет 2–3 балла.

Лапчатково-полынные степи наиболее широкое распространение имеют в западных районах сосновой лесостепи с доминированием *Artemisia commutata*, *A. tanacetifolia* L., *Patentilla acervata* Sojak. Они особенно типичны для южных крутых склонов долин рек Агуца и Енда (Сохондинский заповедник). В лапчатково-полынных степях *B. scorzonrifolium* встречается в нескольких ассоциациях.

Ерниково-лапчатково-полынная степь встречается по юго-западным склонам на каменисто-щебнистой горно-степной почве. Из кустарников в сообществе преобладают *Betula fusca* Pallas ex Georgi. В травостое доминируют следующие виды: *Carex korshinskyi*, *Artemisia gmelinii*, *Lespedeza hedysoroides*. Проективное покрытие травостоя составляет от 50%. Обилие *B. scorzonrifolium* 2 балла.

Мятликово-лапчатково-полынная степь расположена по южным склонам. Основу травостоя образуют: *Artemisia commutata*, *Potentilla acervata*. В значительном обилии присутствуют: *Thymus dahuricus*, *Poa transbaicalica*, *Carex korshinskyi*, *Aster tataricus*. Проективное покрытие 40–50%. Обилие *B. scorzonrifolium* 2 балла.

Сербородниково-лапчатково-полынная степь встречается по юго-восточным склонам на территории Сохондинского заповедника. Основу травостоя здесь образуют *Artemisia commutata* Besser, *Patentilla acervata*. В значительном обилии присутствуют *Carex korshinskyi* Kom и *Thymus dahuricus*. Общее проективное покрытие 45–50%. Обилие *B. scorzonrifolium* здесь составляет 1–2 балла.

Кустарниковые гмелинополынные степи формируются на крутых южных склонах с сильно эродированными грубоскелетными горно-степными почвами.

B. scorzonrifolium встречается по юго-восточным склонам в абрикосовых полужарослях с леспедцево-гмелинополынным травостоем. Кустарниковый ярус образует здесь *Armeniaca sibirica*. Основу травостоя составляет *Artemisia gmelinii*, *Lespedeza hedysoroides* при значительном участии *Carex korshinskyi*, *C. pediformis*, *Spodiopogon sibiricum* Trin., *Artemisia commutata*, *Thymus dahuricus*. Проективное покрытие травостоя – 40–60%. Обилие *B. scorzonrifolium* 2 балла.

Твердоватоосоковые степи в растительном покрове Даурии, играют заметную роль, особенно вторичные, депрессионные. Встречаются они на галечно-песчаных гривах пойменных сегментов и островов в долинах рек и на крутых участках склонов с легкими каменисто-дресвянистыми почвами, подверженными смыву (Дулепова, 1996).

В формации твердоватоосоковых степей *B. scorzonifolium* встречается в ассоциации змеевково-твердоватоосоковых и разнотравно-полевцево-осоковых степей.

Змеевково-твердоватоосоковые степи с доминированием в составе травостоя *Carex duriuscula*, *Cleistogenes squarrosa*, *Arctogeron gramineum*, *Artemisia frigida* Willd., *Pulsatilla turczaninowii*. Проективное покрытие – 50%. Обилие *B. scorzonifolium* – 2–1 балла.

Разнотравно-полевцево-осоковая степь. В сообществе доминируют: *Carex duriuscula*, *Agrostis trinii*, *Poa attenuata* из разнотравья в составе травостоя преобладают: *Artemisia laciniata*, *Dontostemon integrifolius*, *Potentilla anserina*. Проективное покрытие составляет 45–50%. Обилие *B. scorzonifolium* составляет 1 балл.

Стоповидноосоковые степи типичны для всех районов даурской лесостепи, но чаще всего встречаются небольшими участками по узким террасовидным уступам, понижениям склонов гор.

B. scorzonifolium в формации стоповидноосоковой степи, нами была описана в нескольких растительных сообществах.

Полынно-разнотравно-осоковая степь встречается по южным склонам. Значительную роль в сложении травостоя играют *Potentilla acervata* Sojak, *Potentilla tanacetifolia*, *Artemisia commutata* Besser, *Artemisia frigida*, *Carex pediformis*, *Carex korshinskyi* Kom. и *C. duriuscula* C. A. Meyer. Общее проективное покрытие 50%. Обилие *B. scorzonifolium* составляет 1–2 балла.

Разнотравно-лапчатково-осоковая степь встречается на равнинных участках. К обильно сопутствующим видам принадлежат, *B. scorzonifolium*, *Artemisia commutata*, *Leontopodium conglobatum*. Довольно часто встречается кустарник *Pentaphylloides parvifolia*. Проективное покрытие 60%. Обилие *B. scorzonifolium* 2–3 балла.

Зопниково-осоковая степь встречается по южным каменистым горным склонам, где в составе травостоя преобладают: *Poa attenuata*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*, *C. korshinskyi*, *C. duriuscula*, *Phlomis tubirosa*. В данном сообществе присутствует кустарниковый полог, обычно сильно изреженный (5–10% покрытия). Представлен он в основном *Spiraea aquilegifolia*, *S. media*, *Ulmus macrocarpa* Нансе. Проективное покрытие достигает 80%. Обилие *B. scorzonifolium* незначительно и достигает 1 балла.

Таким образом, *B. scorzonifolium*, на территории Восточного Забайкалья, является широко распространенным видом, приуроченным к открытым местообитаниям с несомкнутым растительным покровом. Ценопопуляции исследуемых видов располагаются, преимущественно, на пологих склонах южной и юго-восточной экспозиции. Фитоценокомплекс *B. scorzonifolium* составляют ассоциации нителестниковых, байкальскоковыльных, стоповидноосоковых, мятликовых и литвиновотипчаковых степей, в которых исследуемый вид не является доминантом. Встречается вид в большей степени в степях смешанного типа с наибольшим обилием в володушково-леймусовой, разнотравно-змеевково-мятликовой и разнотравно-зопниково-мятликовой степях. Обилие *B. scorzonifolium* зависит от проективного покрытия растительного покрова. Наибольшая величина обилия *B. scorzonifolium* отмечена нами в сообществах с проективным покрытием травостоя 50–65%. При повышении и понижении величины проективного покрытия обилие данных видов уменьшается.

Литература

- Дулеповой Б.И. Степи горной лесостепи и их динамика. Чита, 1993. 296 с.
 Дулеповой Б.И. Растительный покров Восточного Забайкалья. Чита, 1996. 161 с.
 Малышева Л.И., Пешиковой Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Пребайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 263 с.

КАРТОГРАФИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ИСХОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Петропавловский Б.С.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

Математико-картографическое моделирование природных процессов – перспективная ветвь развития географии (Берлянт, 1978; Жуков, Сербенюк, Тикунов, 1978). Особое значение этот подход имеет в биогеографии, геоботанике (Пузаченко, Петропавловский, Скулкин, 1975; Скулкин, 1979; Киселев, 1979; Пузаченко, Скулкин, 1981; Скулкин, Киселев, 1981). Во многих работах в этом направлении использовалась информационная статистика (информационно-логический анализ), этому содействовала публикация Ю.Г. Пузаченко и А.В. Мошкина (1969). Для задач картографического моделирования растительности успешно может быть использован метод многомерного анализа связи растительности с экологическими факторами (Семкин, Петропавловский и др., 1986). Некоторые результаты использования этого метода отражены в данной работе.

Материалы и методика. На основе методики восстановления (аппроксимации) растительности (Петропавловский, 2004) нами создано много ЭВМ-картосхем лесной растительности на уровне лесообразующих пород и типов леса с отображением точечных ареалов этих таксонов, максимально соответствующих сочетанию градаций 10 ведущим факторам среды (геоморфологические комплексы, высота над уровнем моря, экспозиция склона, крутизна склона, почва, сумма активных, свыше 10°, температур, годовые осадки, увлажненность местности через гидротермический коэффициент, температура в январе, температура в июле).

В качестве исходного массового материала использовались лесотаксационные данные по всем 31 лесхозам и 3 лесным заповедникам Приморского края. Общий массив составил 7065 точек, равномерно распределенных по всей территории Приморья, 2/3 площади которого занимают хребты горной системы Сихотэ-Алиня. Регулярные точки сбора материала представляют собой углы трапедий, образованных пересечениями широт и меридианов через 2,5'. Такой съем информации (опробования структуры растительности) позволяет выявить основные особенности состояния и распространения лесных формаций и преобладающих древесных видов с отображением растительности на картах масштаба 1:1 000 000 – 1:3 000 000.

Методика восстановления (моделирования, аппроксимации) основана на использовании коэффициентов наиболее специфичных отношений или классификационных критериев. Методика приводится в ряде работ (Пузаченко, Мошкин, 1969; Петропавловский, Онищенко, 1980; Семкин, Усольцева, 1982; Семкин, Петропавловский и др., 1986). Методика включает несколько процедур: 1) По каждому экологически значимому (ведущему) фактору среды и анализируемому таксону составляется матрица совместных частот; 2) Производится расчет коэффициентов наиболее специфичных соотношений – отношение условных вероятностей (по каждой градации, строчке) конкретных градаций фактора среды к априорным (суммарным, итоговым); 3) Превышение условной вероятности над априорной, характеризующее типичные соотношения между градацией фактора среды и градацией таксона (в нашем случае конкретные лесообразующие виды), маркируются как «1». 4) Максимальная сумма по всем градациям всех факторов среды показывает на наиболее вероятный таксон для данного сочетания факторов среды, включенных в анализ. Это состояние отображается путем «заливки» любым цветом элементарной ячейки соответствующей картосхемы. В мелком масштабе элементарная ячейка представляет собой практически точку, что используется при математико-картографическом моделировании, в частности при восстановлении исходной (былой) растительности с помощью картографических компьютерных программ. Все процедуры выполнялись с помощью геоинформационной системы с элементами моделирования «Геомод», созданной д.б.н. Е.Я. Фрисманом и д.б.н. А.В. Тузинкевичем.

Обсуждение результатов. Высокая мозаичность восстановленной лесной растительности и слишком мелкий масштаб не позволяют продемонстрировать эффективность картографического моделирования по всем древесным видам на одной карте. Это можно сделать, лишь с помощью ЭВМ-картосхем на отдельные лесообразующие породы (рисунки 1–6). Из основных 17 лесообразующих видов для демонстрации эффективности использования метода приводятся только 6 видов: сосна корейская кедровая («Кедр корейский») *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., ель иезская (аянская) *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carr., пихта почкочешуйная (белокорая) *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., лиственница Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., дуб монгольский *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. subsp. *mongolica*, береза плосколистная (белая) *Betula platyphylla* Sukacz. Картосхемы показывают точечные восстановленные ареалы основных лесообразователей – результат аппроксимации по 10 факторам среды.

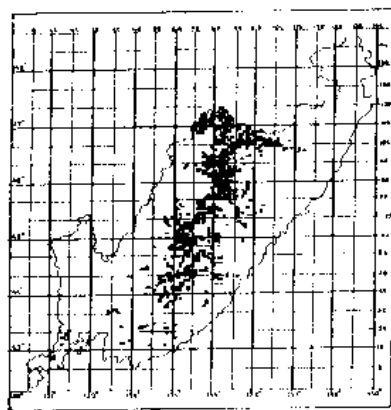


Рис. 1. Восстановленный ареал сосны кедровой корейской *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. в пределах Приморского края

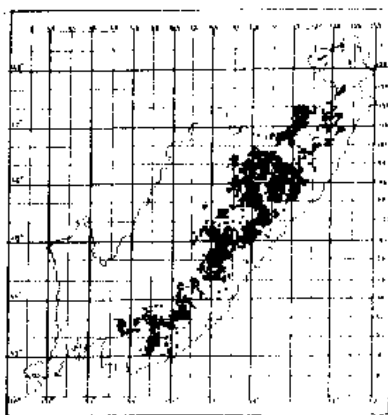


Рис. 2. Восстановленный ареал ели иезской *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carr. в пределах Приморского края

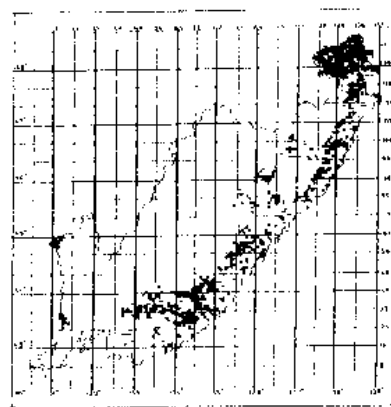


Рис. 3. Восстановленный ареал пихты почкочешуйной *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. в пределах Приморского края

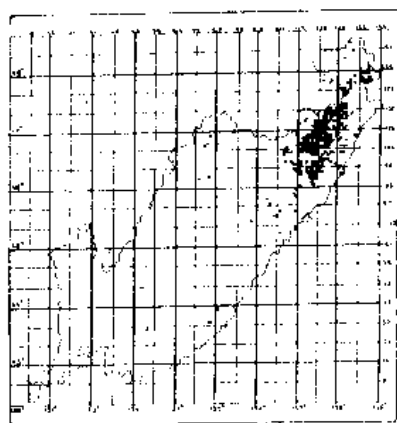


Рис. 4. Восстановленный ареал лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в пределах Приморского края

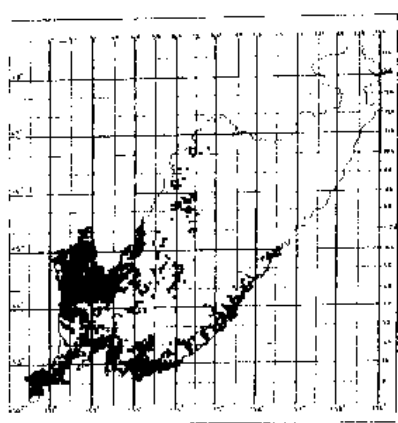


Рис. 5. Восстановленный ареал дуба монгольского *Quercus mongolica* Fisch. Ex Ledeb в пределах Приморского края

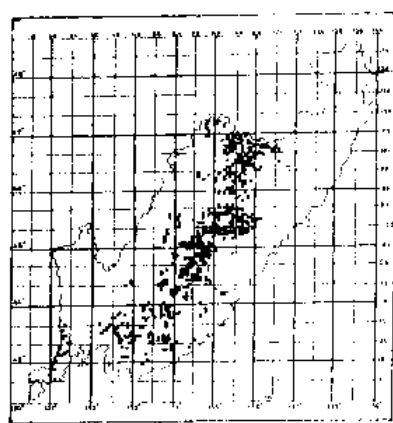


Рис. 6. Восстановленный ареал березы плосколистной *Betula platyphylla* Sukacz. в пределах Приморского края

Анализируя рисунки 1–6, можно отметить, что в целом отмечается довольно высокое соответствие ареалов (в границах Приморского края) восстановленной растительности современной ситуации, отраженной на карте лесов Приморья (Петропавловский, 2001). Приморский ареал восстановленной сосны корейской кедровой (см. рис. 1) оказался несколько больше современного. Это, на наш взгляд, связано с влиянием антропогенного фактора (промышленные рубки, лесные пожары), что привело к значительному сокращению площади лесов с главной породой сосны корейской кедровой. Восстановленный ареал ели иезской (см. рис. 2), маркирующей наиболее распространенную лесную формацию – ельники, совпадает с современным распространением темнохвойных лесов. Несколько сместился к побережью Японского моря в сравнении с современной картиной приморский ареал пихты почкочешуйной (см. рис. 3), хотя этот вид на уровне содоминанта входит в состав пихтово-еловых лесов (ельников). Возможно, что для более точного восстановления ареала этого вида необходимо включение в процесс аппроксимации дополнительных факторов среды (Петропавловский, 1993). Восстановленный ареал лиственницы (см. рис. 4) находится в своих естественных границах. Восстановленный ареал дуба монгольского (см. рис. 5) оказался значительно больше современного. Он не только полностью «закрывает» современный ареал в границах Приморья, но и заполнил всю Приханкайскую равнину, которая в настоящее время занята сельскохозяйственными землями. Восстановленный ареал доминанта березы плосколистной (см. рис. 6) в общих чертах близок к ареалу сосны кедровой, что связано с производным происхождением белоберезняков на месте кедрово-широколиственных лесов в результате промышленных рубок и лесных пожаров.

Таким образом, в совокупности «индивидуальные» картосхемы восстановленной лесной растительности достоверно отражают ареалы исходной растительности до активного влияния человека. Сопоставление исходной и современной растительности позволяет выявить основные динамические процессы, связанные с антропогенным воздействием. Данный метод может быть использован для широкого класса задач, в частности, для задач палеоботаники и палеогеографии, реконструкции исходной растительности по заданным параметрам факторов среды, для прогноза возможных изменений растительности при различных сценариях изменения экологических условий (комбинации тепло и влагообеспеченности), при выборе районов для производства лесных культур – лесных посадок и реконструкции современной лесной растительности, для оценки состояния экологической устойчивости лесной растительности и составления корреляционных, в математическом смысле, фитоценологических карт.

Литература

- Берлянт А.М. Картографический метод исследования. М.: Изд-во МГУ, 1978. 255 с.
 Жуков В.Т., Сербенюк С.Н., Тикунов В.С. Математико-картографическое моделирование: современное состояние и перспективы // Новые методы в тематической картографии. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 4–15.
 Киселев А.Н. Методика крупномасштабного прогнозного картографирования растительности горных территорий (на примере лесной растительности Среднего Сихотэ-Алиня) // Геоботаническое картографирование. Л., 1979. С. 8–21.
 Петропавловский Б.С. Некоторые подходы к разработке биогеографической сетки для задач мониторинга растительного покрова // Локальный мониторинг растительного покрова. Владивосток, 1982. С. 3–10.
 Петропавловский Б.С. Экологические особенности лесообразующих пород Приморского края // Комаровские чтения. Вып. 41. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 16–28.

Петропавловский Б.С. Карта лесов Приморья: преобладающие лесообразующие породы. Масштаб 1:1000000. Владивосток: ГУП ИПК «Дальпресс», 2001.

Петропавловский Б.С. Леса Приморского края: (Эколого-географический анализ). Владивосток: Дальнаука, 2004. 317 с.

Петропавловский Б.С., Онищенко В.В. Методика разработки многофакторной экологической классификации типов леса (на примере лесной растительности Тебердинского заповедника): Препр. Владивосток / ТИГ ДВНЦ АН СССР, 1980. 60 с.

Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки. Сер. Медицинская география. 1969. Вып. 3. С. 104–116.

Пузаченко Ю.Г., Петропавловский Б.С., Скулкин В.С. Статистические модели геосистем и их компонентов // Моделирование элементарных геосистем. Иркутск, 1975. С. 104–116.

Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.

Семкин Б.И., Усольцева Л.А. Об использовании метода разнообразий при исследовании взаимосвязи растительности и среды // Локальный мониторинг растительного покрова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 54–60.

Семкин Б.И., Петропавловский Б.С., Кошкарёв А.В., Варченко Л.И., Усольцева Л.А. О методе многомерного анализа соотношения растительности с экологическими факторами // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1167–1981.

Скулкин В.С. Математико-картографическое моделирование лесной растительности СССР и ЭВМ-карты ее состояний // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1979. № 5. С. 97–111.

Скулкин В.С. Киселев А.Н. Математико-картографическое моделирование растительности для целей экологического мониторинга // Сихотэ-Алинский биосферный район: принципы и методы экологического мониторинга. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 37–55.

ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ *PINUS SYLVESTRIS* L. НА БОЛОТАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Пименов А.В., Седельникова Т.С.

Красноярск, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

В лесоболотных комплексах Западно-Сибирской равнины основную структурообразующую и продуктивную роль играет экологически наиболее эвриалентный вид – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Высокие уровни экотопического разнообразия и абиотической экстремальности болотных массивов определяют широкий спектр генетической изменчивости сосны обыкновенной, проявляющейся в виде большого числа интразональных форм и экотипов. Данная ситуация во многом обусловлена также микроэволюционными эффектами инбридингового характера – «изоляции» и «основателя», циклически повторяющимися в ходе сукцессионных серий открытых и лесных стадий развития гидроморфных комплексов. Болотные массивы Западной Сибири могут рассматриваться не только в качестве действующих «очагов» формообразования, но также и полигонов по сохранению внутривидового разнообразия, вследствие долгосрочной экологической стабильности данных экосистем, характеризующихся высокими уровнями эдафической буферности и ценотической слаженности.

Проведены многолетние исследования биологического разнообразия в популяциях сосны обыкновенной на территории Бакчарского и Тимирязевского лесхозов Томской области в болотных древостоях олиго- и евтрофного типов водно-минерального питания, а также их монопородных аналогах суходольного ряда. Группа олиготрофных болот включает в себя неосушенные сосняки Va-Vб классов бонитета кустарничково-сфагнового типа, сформированные пушицевыми, осоковыми, черничными, брусничными и лишайниковыми ассоциациями («Цыганово», «Киргизное», Бакчарское болота). Евтрофные болота характеризуются формациями осушенных (1961–71 гг.) сосняков III-IV классов бонитета крапивного, крапивно-кипрейного, мелко-травяно-зеленомошного типа («Таган», «Клюквенное», «Большое Жуковское» болота). На суходолах формации сосняков III класса бонитета представлены лишайниковым и зеленомошным типами, включающими брусничные, черничные и разнотравные ассоциации. Наряду с анализом морфолого-анатомических характеристик деревьев различной формовой принадлежности, осуществлялся цитогенетический мониторинг их семенного потомства, позволяющий оценить модифицирующее действие среды и выявить скрытый генетический полиморфизм популяций. В качестве тест-критериев уровня генетической изменчивости использовались встречаемость и спектр хромосомных aberrаций и патологий митоза.

В болотных популяциях сосны обыкновенной выявлено высокое формовое разнообразие, главным образом, по особенностям генеративной сферы: форме апофизов шишек (плоская – f. *plana* Christ, выпуклая – f. *gibba* Christ, крючковатая – f. *reflexa* Heer), окраске микростробилов (желтопыльниковая – f. *sulfuranthera* Kozubow и краснопыльниковая – f. *erythranthera* Sanio) и семенной кожуры (светлоокрашенная – f. *leucosperma* Kurdiani, темноокрашенная – f. *melanosperma* Kurdiani и пестроокрашенная – f. *baliosperma* Kurdiani) (Седельникова и др., 2007). Поскольку процент их участия в насаждениях различных экотопов неодинаков, индивидуальные особенности форм могут рассматриваться как проявления различных экологических стратегий, обеспечи-

вающих устойчивую репродукцию вида в контрастных условиях произрастания. В частности, основной особенностью мужской генеративной сферы в низкотемпературных условиях болот является усиление синтеза антоцианов (краснопыльниковая форма), обеспечивающее ускоренное прохождение микроспорогенеза (Седельникова и др., 2004). В условиях крайнего пессимума (на олиготрофных болотах) частная формовая дифференциация нередко сопровождается общей морфологической нанонизацией (скоррелированным уменьшением размеров) генеративной сферы, снижающей энергетическую «стоимость» репродукции.

Проведен анализ качественных характеристик семян внутривидовых форм сосны обыкновенной в болотных популяциях южно-таежной подзоны Западной Сибири. Установлено, что во всех рассмотренных экотопах деревья краснопыльниковой формы продуцируют более мелкие семена (табл. 1). При этом, как на олиготрофных болотах, так и на суходоле, между желто- и краснопыльниковой формами сохраняется приблизительно одинаковый уровень различия в массе семян. Собственно абсолютные значения этого показателя отражают типичную для вида тенденцию: масса семян максимальна в условиях супесчаных суходолов и минимальна на кислых торфяных почвах олиготрофных болот. Во всех экотопах более высокие значения энергии прорастания и всхожести семян свойственны желтопыльниковой форме. Особенно велики различия между формами в посевных качествах семян в оптимальных для вида условиях суходола. Выявленное различие в качестве семян между красно- и желтопыльниковой формами сосны обыкновенной позволяет рассматривать последнюю в качестве доминантного генотипа оптимальных условий произрастания, имеющего выраженное отклонение в женскую сферу сексуализации и обеспечивающего таким образом семенную репродукцию вида. Краснопыльниковая форма представляет собой, скорее всего, сопутствующий генотип пессимальных условий, имеющий отклонение в мужскую генеративную сферу, обеспечивающей стабильную репродукцию пыльцы в условиях более холодного и короткого вегетационного периода гидроморфных экотопов.

Посевные качества семян различных цветосеменных форм сосны обыкновенной в древостоях олиготрофных и осушенных евтрофных болот отличаются высоким уровнем экотопической изменчивости (табл. 2). Наиболее высокий уровень варибельности характерен для светлоокрашенных семян, а наиболее низкий – для темноокрашенных. В целом, наиболее высокими посевными качествами обладают темноокрашенные семена. Отличаясь при этом еще и незначительной внутривидовой изменчивостью этих показателей, такие семена представляют наибольший интерес для лесохозяйственного использования. Выявленная специфичность качественных характеристик различно окрашенных семян сосны обыкновенной в определенной степени объясняет тот факт, что в различных условиях произрастания формируются насаждения с определенным процентным соотношением деревьев со светло- и темноокрашенными семенами.

Таблица 1

Качество семян желто- и краснопыльниковых форм сосны обыкновенной

Формовая выборка по окраске микростробилов	Показатели качества семян		
	масса 1000 шт., г	энергия прорастания, %	лабораторная всхожесть, %
Суходол			
Желтопыльниковая	7,79±0,291	52,0±2,76	62,2±2,26
Краснопыльниковая	6,68±0,223	12,5±0,78	23,8±1,86
Олиготрофное «Цыганово» болото			
Желтопыльниковая	4,73±0,180	27,9±2,76	34,4±1,57
Краснопыльниковая	4,55±0,172	20,2±1,15	28,9±3,30
Олиготрофное «Киргизное» болото			
Желтопыльниковая	3,93±0,145	24,7±3,84	46,8±4,85
Краснопыльниковая	3,47±0,126	11,1±2,64	18,1±1,71

Таблица 2

Качество различно окрашенных семян сосны обыкновенной

Выборки	Энергия прорастания, %			Лабораторная всхожесть, %		
	светлые	темные	пестрые	светлые	темные	пестрые
Олиготрофные болота						
Бакчарское	8,2±2,31	21,3±1,53	25,1±1,67	49,1±3,82	74,0±2,53	65,0±1,7
«Киргизное»	18,0±3,04	31,4±2,45	39,0±2,70	62,5±4,61	77,6±4,27	65,8±2,3
«Цыганово»	55,6±4,75	41,8±4,31	62,8±4,68	86,4±5,94	79,1±2,30	93,1±5,0
В среднем (С. V., %)	27,0±14,3 (91,7)	31,0±5,77 (32,3)	42,0±10,8 (44,5)	65,7±10,9 (28,6)	76,7±1,45 (3,3)	74,3±9,3(21,8)
Осушенные евтрофные болота						
«Таган»	11,1±3,17	45,6±2,73	28,1±1,14	32,7±3,87	78,2±2,57	66,1±1,3
«Клюквенное»	60,3±4,29	35,5±2,01	41,4±2,40	77,3±4,05	60,1±3,18	46,3±2,3
«Жуковское»	94,0±3,80	48,9±2,78	49,3±3,08	99,0±4,37	77,8±2,70	73,0±4,6
В среднем (С. V., %)	55,0±24,09 (43,8)	42,7±3,93 (9,2)	39,3±6,12 (15,6)	69,3±19,72 (28,5)	71,7±5,84 (8,1)	61,7±8,1(13,1)

У семенного потомства *Pinus sylvestris* на болотах нередко отмечаются хромосомные aberrации: кольцевые и полицентрические хромосомы, фрагменты, миксоплоиды (частота встречаемости – до 20%). В ана-телофазных клетках корневых меристем (с частотой встречаемости до 30%) представлен широкий спектр нарушений: неправильное расхождение хромосом, многополюсный митоз, выбросы хромосом за пределы пластинки, отстающие и забегающие хромосомы, одиночные и парные мосты, агглютинация хромосом (Пименов, Седельникова, 2006). Патологии митоза у деревьев с аномалиями развития типа «ведьмины метлы» представлены мостами, отстающими хромосомами, С-митозом, трансформациями морфологии ядрышек (Седельникова, Муратова, 2001).

Полученные материалы по особенностям внутривидовых форм сосны обыкновенной расширяют и дополняют ранее известные данные об их биологической специфике, позволяя осуществлять функционально-динамическую оценку роли той или иной формы на популяционном и ценоотическом уровнях. Показано, что популяции сосны обыкновенной, произрастающие на болотах Западной Сибири, отличаются широким спектром не только визуально диагностируемого, но и фенотипически скрытого (в виде хромосомных мутаций) полиморфизма. Выявленные цитогенетические изменения, очевидно, носят не только деструктивный характер, но и являются адаптивной реакцией растений, повышающей генетическую лабильность популяций и расширяющей биоразнообразие хвойных.

Литература

- Пименов А.В., Седельникова Т.С. Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на евтрофном осушенном болоте // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1537–1544.
- Седельникова Т.С., Муратова Е.Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (Pinaceae) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 50–60.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. 2004. № 6. С. 58–62.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П., Муратова Е.Н. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций // Лесоведение. 2007. № 4. С. 44–50.

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗЕЛЕННОЙ ЗОНЫ ПЕТРОЗАВОДСКА

Платонова Е.А., Лантратова А.С.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

Город Петрозаводск располагается в среднетаежной подзоне Карелии и относится к Кольско-Карельской подпровинции Северо-Европейской провинции Евразийской таежной области (Геоботаническое районирование..., 1989). Зеленая зона города площадью более 50 тыс. га включает преимущественно лесные территории и имеет огромное значение, поддерживая экологический баланс городской экосистемы, выполняя санитарно-гигиенические и культурно-эстетические функции, заключая потенциальные ресурсы для использования. Приоритетными направлениями фитоценологических исследований на современном этапе являются оценка степени трансформации растительного покрова в результате хозяйственной деятельности, определение современного биоресурсного значения лесных экосистем этой территории, выделение ценных природных объектов и разработка мероприятий для их охраны.

Целью наших исследований являлась оценка современного состояния лесной растительности типичных ландшафтов зеленой зоны Петрозаводска. При этом учитывали ведущую роль антропогенного фактора, влияние которого на лесные экосистемы Северной Европы прослеживалось в течение всего голоцена (Смирнова и др., 2004). В задачи исследования входило: 1. выполнить описание растительности типичных ландшафтов зеленой зоны Петрозаводска, рассматривая катену в качестве основной структурной единицы ландшафта, 2. установить потенциальное распределение основных лесообразующих видов в катенах на основе построения экологических ареалов исследуемых видов и анализа сукцессионных вариантов растительности на разных участках катен, 3. установить варианты потенциальной (квазиклиматической) растительности для разных экотопов исследуемых катен, 4. выявить особенности природопользования на исследуемой территории и оценить его возможное влияние на лесную растительность.

В ходе работ выполнены маршрутные исследования территории, выбор модельных элементов ландшафта, геоботаническое описание растительности и демографической структуры популяций древесных видов на 270 пробных площадях размером 400 м². Полученные материалы заносили и частично обрабатывали с использованием программ в системе управления базами данных DataEase (автор Е.М. Глухова). Построение экологических ареалов древесных видов (Заугольнова и др., 2000) проводили с использованием шкал увлажнения, трофности, богатства почв азотом (Цыганов, 1983), а также замеров pH почвы и сквозистости крон.

В результате исследований установлено, что в пределах зеленой зоны Петрозаводска распространены два типа ландшафта – денудационно-тектонические грядовые (северо-западная часть территории) и ландшафты озерных и озерно-ледниковых равнин (южная часть). Типичная структура современной катены в денудационно-тектоническом ландшафте представлена сочетанием сосняков черничных, брусничных и вересковых на вершинах гряд, сосново-еловых разнотравных или (редко) сообществ с участием широколиственных видов деревьев на нижних участках склонов и ельников болотнотравяных, ельников черноольховых или сосняков сфагновых в межгрядовых понижениях. В моренном холмистом ландшафте это сочетание ельников черничных на возвышенностях с заболоченными лесами и болотными экосистемами в понижениях рельефа. Пойменные участки речной катены в том же ландшафте заняты еловыми или смешанными лесами с высоким участием высокотравья и неморальных видов. Возраст лесов варьирует в широких пределах, преобладают средневозрастные леса, хотя встречаются и фрагменты старовозрастных лесов (более 150 лет).

Анализ экологического пространства популяций древесных видов позволил выявить области возможного их распространения в пределах исследуемых катен. Ель (*Picea × fennica* (Regel) Kom.) и сосна (*Pinus sylvestris* L.) имеют самый широкий экологический диапазон и могут проходить полный цикл онтогенетического развития практически во всех экотопах. Береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) способна формировать нормальные популяции в большинстве экотопов. Береза повислая (*Betula pendula* Roth.) и осина (*Populus tremula* L.) формируют нормальные популяции в более узком диапазоне. Популяции липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) и вяза шершавого (*Ulmus glabra* Huds.) обнаружены только на нижних участках катены на хорошо дренируемых участках, отличающихся высокими значениями трофности и pH почв в сочетании со средним уровнем увлажнения. При повышении увлажнения липа формирует инвазионные популяции и сохраняется в составе фитоценозов благодаря вегетативному возобновлению. Ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) произрастает в депрессиях при сочетании высокого уровня увлажнения и трофности почв, где достигает генеративного состояния, но возобновляется преимущественно вегетативным путем.

Проведенное исследование показывает, что в составе древесного яруса на большей части катен потенциально могут участвовать пять-восемь исследованных видов, в депрессиях с застойным увлажнением – три. В составе потенциальной (квазиклимаксовой) растительности предполагается доминирование ели. Сосна и мелколиственные виды деревьев в силу большей требовательности к условиям освещенности рассматриваются как сопутствующие виды. Определенную нишу в экотопах нижней части катен могут занимать широколиственные виды.

Таким образом, структура потенциальной растительности отличается от современной растительности катен зеленой зоны. Предполагая влияние антропогенного фактора, мы провели анализ архивных и литературных материалов по истории природопользования на пригородных территориях Петрозаводска. Было установлено, что воздействие человека на лесные экосистемы наблюдалось уже со времен мезолита, при этом наибольшее значение имели вырубка леса, пожары, использование лесных территорий под сельхозугодья и выпас скота.

Северо-западная часть территории как более богатая ресурсами имела сравнительно высокую заселенность, со средних веков здесь использовалось подсечное земледелие (Учет земель..., 1916). Широкое распространение сосны как доминанта лесного покрова возможно происходило в результате пожаров антропогенного происхождения. Следы повторяющихся пожаров в верхних частях катен мы находим в настоящее время; имеются документальные статистические данные, публикуемые в Олонецких губернских ведомостях, отчетных материалах лесничеств и других документах о том, что в XIX–XX вв. пожары на пригородных территориях фиксировались каждый год. Причина пожаров была связана по большей части с неосторожным использованием местного населения лесными угодьями.

Предполагается влияние человека и на распространение широколиственных видов, т.к. под пашни осваивались и преобразовывались наиболее продуктивные лесные местообитания – «подошвы гор и пригорков», где в настоящее время и находятся разрозненные популяции липы и вяза. Выработка плодородных участков на исследуемой территории закончилась уже к XVI в. (Чернякова, 1998).

На протяжении длительного времени рубки леса локализовались в непосредственной близости от населенных пунктов и носили фрагментарный характер в удаленных от города лесных массивах. Интенсивные рубки древостоя на исследуемой территории начались при развитии социалистического хозяйства в 30-е годы XX в. и продолжались в ходе Великой отечественной войны. Согласно материалам лесоустройства, именно в начале XX в. рубкам подверглись сохранившиеся старовозрастные леса в южных районах пригородной территории. В северной части территории на начало XX в. старовозрастные леса практически отсутствуют.

Таким образом в связи с разнообразной хозяйственной деятельностью, разновременными и разномасштабными нарушениями и последующим восстановлением лесной растительности, сформировалась мозаичная структура лесного покрова, которая имела аналогичные современной черты уже в начале XX в. При этом наибольшим изменениям подверглась растительность в денудационно-тектоническом ландшафте. Уникальными в зеленой зоне являются старовозрастные фрагменты леса и популяции широколиственных видов, которые требуют охраны и определенных мер по восстановлению, а также катены разных типов, близкие по структуре к потенциальным. Территории с сильно трансформированной растительностью можно рассматривать как модельные, где создаются усло-

вия для реализации жизненного цикла комплекса реактивных и других видов нарушенных местообитаний, отражающие основные этапы хозяйственного освоения края, а также как возможный полигон для углубленного изучения воздействия антропогенного фактора на растительность района.

Авторы выражают благодарность сотрудникам и студентам кафедры ботаники и физиологии растений ЭБФ ПетрГУ, принимавших участие в полевых исследованиях.

Литература

- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / Отв. ред. В. Д. Александрова. Л., 1989. 61 с.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Глухова Е.М. Методика оценки и анализа биоразнообразия растительного покрова заповеников // Оценка и сохранения биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольновой. М., 2000. С. 27–45.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Турубанова С.А., Калякин В.Н. Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднелеистоценового комплекса ключевых видов // Восточно-европейские леса. История в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 1. С. 134–146.
- Учет земель по дачам генерального и специального межевания и по владениям. Петрозаводский уезд. Вып. IV. Издание Олонецкого губернского земства. Петрозаводск, 1916. 218 с.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.
- Чернякова И.А. Карелия на переломе эпох. Очерки социальной и аграрной истории XVII века. Петрозаводск, 1998. 293 с.

КРУПНОМАСШТАБНАЯ КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Полежаев А.Н.

Магадан, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН

Ботанико-географический анализ растительного покрова Северной Евразии весьма актуален в связи с решением экологических проблем. Картографирование – один из традиционных методов изучения закономерностей растительности. По существу, геоботаническая карта представляет собой модель, в которой графически отображается авторская концепция растительного покрова той или иной территории. Использование картографического метода, усовершенствованного с применением современных компьютерных технологий и программного обеспечения, перспективно для разработки научных основ системы мониторинга биоразнообразия на региональном уровне. Цифровые картографические модели, базы данных, географические информационные системы (ГИС) создаются на основе материалов наземного, аэровизуального изучения растительности и данных дистанционного зондирования Земли из космоса. Использование технологии ГИС дает новые возможности для анализа разнообразной информации по флоре и растительности. Способность компьютера достаточно быстро обрабатывать и преобразовывать большие объемы графики обеспечивает включение в проекты ГИС обзорных цифровых карт обширных территорий в крупных масштабах, визуализировать установленные закономерности в распределении растений. Ботанические характеристики, представленные в виде массивов числовых показателей в базах данных, дают возможность создавать серии тематических карт, представлять выявленные зависимости параметров в форме таблиц, графиков, диаграмм.

Цель проводимых нами исследований заключается в выяснении современного состояния, разнообразия, закономерностей распределения флоры и растительности в северных экосистемах в зависимости от пространственного положения, от общих особенностей строения территории, степени антропогенного влияния и других факторов, для прогнозирования динамических процессов в растительном континууме. Основой наших проектов ГИС является разномасштабная пространственная и атрибутивная информация. Объекты пространственного анализа – полигоны с вычисленными показателями, характеризующими признаки растительности, и полигональные покрытия, а также линейные и точечные объекты с возможностью отображения текстов и имиджей.

В лаборатории ботаники Института биологических проблем Севера ДВО РАН за период 1994–2007 гг. разработана серия проектов ГИС по растительности, в том числе региональные информационные системы (РГИС) в административных границах Магаданской области, Чукотского и Корякского автономных округов и территориальная ГИС: «Растительность Севера Дальнего Востока России».

В ботаническом отношении северные окраины Евразии до сих пор остаются недостаточно изученными. Новые сведения по флоре и растительности накапливаются медленно, поскольку за последние 15–20 лет объем научных исследований в этом регионе существенно сократился. Тем не менее, накопленных материалов достаточно для обобщения и сравнительного анализа с использованием современных методических подходов и технических возможностей. Сведения о закономерностях растительности северо-востока азиатской части России содержатся в мелкомасштабных обзорных геоботанических картах и схемах геоботанического районирования, а также в материалах землеустройства оленьих пастбищ и лесоустройства. Последние помимо описательной части включают крупномасштабные хозяйственно-геоботанические карты земельных отводов под оленьи пастбища и карты типов

леса. Опубликованных мелкомасштабных обзорных геоботанических карт, характеризующих растительность Севера Дальнего Востока, немного: «Геоботаническая карта СССР» в масштабе 1:4000000 (1954); Карта «Растительность СССР» в масштабе 1:4000000 (1990); Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» в масштабе 1:8000000 (1999); «Геоботаническая корреляционная карта Азиатской России» в масштабе 1:7500000 (1977). Некоторые сведения о закономерностях дифференциации растительного покрова севера Евразии можно почерпнуть из «Ландшафтной карты СССР» в масштабе 1:2500000. Следует упомянуть также «Circumpolar Arctic Vegetation Map» (2003) масштаба 1:7500000 и «Карту геоботанического районирования СССР» (1947) масштаба 1:10000000. Из схем геоботанического районирования Северо-Востока азиатской части России наиболее известно районирование Арктики, предложенное В.Д. Александровой (1977), схемы распределения типов растительности и геоботанического районирования Севера Дальнего Востока А.Т. Реутт (1970). На севере азиатской части России развитие картирования растительности в крупном масштабе шло преимущественно в связи с организацией кормовой базы оленеводства. Например, хозяйственно-геоботанические карты масштабов 1:200000, 1:100000 были составлены на территорию более 10 млн. квадратных километров и обновлялись с периодичностью примерно 10 лет. Анализ этих материалов позволяет выявить закономерности состава и структуры растительных сообществ и их комплексов, дать оценку ресурсам кормовых растений по всем районам Крайнего Севера России. Использование крупномасштабных хозяйственно-геоботанических карт в проектах региональных информационных систем (РГИС) представляется перспективным направлением в изучении растительности Северной Азии.

В процессе исследований нами были опробованы способы создания разномасштабных цифровых карт растительности по результатам собственных наблюдений с привлечением данных лесоустройства, землеустройства и опубликованных материалов. Работа проводилась в сотрудничестве с научными, учебными учреждениями, ведомствами России, США, Норвегии и в разное время поддерживалась грантами: Фонда МакАртуров, ESRI, GRID Arendal, посольства Канады, посольства Королевства Нидерландов, Фондом Евразия, WWF, ФЦНТП «Биологическое разнообразие», ДВО РАН, РФФИ. Основным методом анализа картографической информации проектов РГИС с целью изучения территориальных единиц растительного покрова разных уровней был выбран метод геоботанического районирования на основе выделения особенных по составу и строению (сложению) растительности районов. Были выделены, охарактеризованы и отображены на картах единицы дробного геоботанического районирования – микрорайоны и районы, а также более крупные единицы – округа. В ранге округа (подокруга), провинции (подпровинции), области и т.д. Наше районирование согласуется с предложенными ранее схемами геоботанического районирования В.Д. Александровой (1977) и «Картой геоботанического районирования СССР» (1947). В качестве низшей учетной единицы был принят элементарный комплекс растительности (или морфотип растительности) – условно вычленяемый в растительном покрове, относительно однородный контур растительности, отличающийся по физиономическим характеристикам и флористическим критериям от соседних контуров растительности. В тундре, лесотундре и горах растительность, оказывая слабое воздействие на окружающие её условия существования, меняется на очень коротких расстояниях в зависимости от небольших изменений крутизны и направления склона, микрорельефа, степени увлажнения и т.д. Отдельные растительные сообщества занимают здесь относительно небольшие площади и поэтому не могут быть отображены на картах масштабов 1:100000 и 1:200000. Вместе с тем, соседние растительные сообщества, относящиеся к разным ассоциациям, образуют обычно закономерно повторяющиеся в сходных экологических условиях комплексы. Обобщенную характеристику множества однотипных комплексов растительности мы определяем как тип комплекса растительности. Физиономическая характеристика типа комплекса растительности дается по доминирующим в преобладающем растительном сообществе (типе растительности) видам растений (их жизненной форме, высоте, распределению и пр.). Учитываются также экотопические условия в контуре, занимаемом тем или иным типом комплекса растительности: степень увлажнения, характеристика почв и грунтов, уровень мерзлоты, особенности микрорельефа, проявления эрозионных, нивальных, мерзлотных процессов, положение в рельефе. Типы комплексов растительности учитываются при аэровизуальном геоботаническом обследовании с высоты 300–400 метров для характеристики состава и структуры территориально более крупных комплексов растительности, которые отображаются на геоботанических картах масштабов 1:100000 и 1:200000 отдельными полигонами (микрорайонами). Микрорайоны выделяются на карте растительности масштаба 1:100000 или 1:200000 с учетом особенностей и взаимосвязей форм мезорельефа и комплексов растительности как основных признаков; учитываются также: гидрография, гидрология, микрорельеф, почвы и другие экологические характеристики. Площадь микрорайонов составляет от 100 га при значительном разнообразии растительного покрова до 3000 га при его относительном однообразии. Микрорайоны могут включать до 10 и более типов комплексов растительности, представленных несколькими сотнями отдельных относительно небольших участков. При аэровизуальном геоботаническом обследовании для каждого контура определяется (в%) соотношение включенных в него участков разных типов комплексов растительности. Учитываются также места с нарушенным растительным покровом в результате воздействия пирогенного, зоогенного, техногенного факторов. Районы – участки земной поверхности, границы которых обусловлены орографией, а минимальная величина масштабом карты (1:1000000, 1:2500000). Выделяются при генерализации геоботанической карты масштаба 1:200000 путем объединения соседних микрорайонов. Характеризуются составом и соотношением включенных в них типов комплексов растительности. На карте районы отображаются отдельными полигонами.

Реализация в конкретных проектах концепции создания региональных информационных систем на основе крупномасштабных карт растительности позволила получить новые сведения о составе и структуре преобладающих комплексов растительности, показать их пространственное распределение, отобразить выявленные закономерности растительного покрова в картографических моделях. В результате проведенных исследований впервые получены региональные (в административных границах Магаданской области, Чукотского и Корякского автономных округов) обобщенные крупномасштабные карты растительности, включенные в проекты информационных систем, и обзорная крупномасштабная (1:200000) геоботаническая карта Севера Дальнего Востока России. Связанная с этой картой база данных содержит сведения о составе растительности для каждого из 86 тысяч обозначенных на ней полигонов, индексы принадлежности последних к единицам районирования и другие показатели. Для наглядности расчленения растительного покрова на структуры разного уровня в легенде выделены единицы геоботанического районирования в ранге области, подобласти, провинции, подпровинции. Внутри этих подразделений перечислены основные зональные типы комплексов растительности. Поэтому, для отображения на карте зональных закономерностей в распределении растительности достаточно выделить соответствующим цветом или штриховкой ведущие для данной зоны (подзоны) типологические категории. Типы комплексов растительности неплакорных местообитаний сгруппированы в следующих подразделениях: заросли кустарников; болота; растительность речных долин и морских побережий. Отдельно показана растительность гор. Технология ГИС разрешает многообразие легенд в зависимости от выбора атрибута, внесенного в базу данных карты. Полная легенда крупномасштабной геоботанической карты Севера Дальнего Востока России содержит более 200 типов комплексов растительности, тогда как для показа зональной растительности и типов поясности, или высших единиц геоботанического районирования достаточно 5–10 подразделений легенды, обозначенных индексами и цветом. Следовательно, карта решает не только задачу выявления типологического разнообразия комплексов растительности, но и отображения крупных макро- и мезоструктур растительного покрова. Для удобства пользования имеющейся в ГИС информацией было признано целесообразным рационально структурировать ее в рамках проекта следующим образом: покрытие обзорной карты растительности условно разделить на отдельные листы, соответствующие листам топографических карт масштаба 1:200000; для каждого листа показать разнообразие комплексов растительности исходя из полной версии легенды обзорной карты. Такой прием применен в *Vegetation Atlas of China* (2001).

ГИС позволяет не только анализировать и наглядно отображать установленные закономерности дифференциации растительного покрова, зональные и подзональные рубежи, но и выявлять ареалы типов комплексов растительности.

Литература

- Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.
 Геоботаническая карта СССР. М. 1:4000000 / Под ред. Е.М.Лавренко, В.Б.Сочавы. Л., 1954. 8 л.
 Геоботаническая корреляционная карта Азиатской России. М. 1:7500000 / Под ред. В.Б. Сочавы. Новосибирск. 1977. 1 л.
 Геоботаническое районирование СССР / Под ред. Е.М. Лавренко, М.-Л., 1947. 152 с.
 Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. М. 1:8000000 / Под ред. Г.Н. Огуреевой. М., 1999. 2 л.
 Ландшафтная карта СССР. М. 1:2500000 / Под ред. И.С. Гудилина. Л., 1980. 16 л.
 Растительность СССР. М. 1:4000000 / Под ред. Т.В. Котовой. М., 1990. 4 л.
 Рейтм А.Т. Растительность // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 257–299.
 Circumpolar Arctic Vegetation Map. CAVM Team / Editor D.A. Walker. 2003. 1 s.
 Vegetation Atlas of China. Beijing, 2001. 260 p.

БЕЛОУСОВЫЕ ПУСТОШИ СЕВЕРО-ЗАПАДА КУРСКОЙ ОБЛАСТИ

Полуянов А.В.

Курск, Курский государственный университет

На территории Курской области *Nardus stricta* L. является довольно редким видом, распространенным преимущественно в северо-западных районах в долинах рек Сейм, Свапа, Клевень. Редки и растительные сообщества с участием белоуса, представляющие собой луга на бедных кислых почвах песчаных надпойменных террас левых берегов рек. Белоусовые пустоши в бассейне р. Свапа изучала Е.А. Кузнецова; в окр. с. Михайловка Железнодорожного р-на ей были выделены 3 ассоциации – разнотравно-белоусовая, белоусово-политриховая и разнотравно-белоусовая (Кузнецова, 1975). Ассоциации выделялись на основе доминантного подхода, при этом для каждой из них приведен лишь краткий список из 5–10 характерных видов.

ГЕОБОТАНИКА

Ассоциация *Nardetum strictae* (Schwergunova et al. 1983) em. Bulokhov 1990,
субассоциация *festucetosum ovinae* subass. nov. hoc loco

Вариант	Juncus conglomeratus (a)							typica (b)												Постоянство		
ОПП, %	травы	80	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	90	95	80	100	80	80			80
	мхи	10	50	10	—	20	—	10	—	1	—	—	—	—	—	—	—	5	5			—
Высота травостоя, см		15	25	25	15	15	20	10	15	10	15	15	10	15	10	15	8	10	10			
Число видов		26	26	29	26	20	24	22	25	25	30	27	32	30	31	28	27	26	25			
Влажность почвы		7,4	7,5	7,1	6,5	6,6	7,6	6,2	4,6	4,8	4,9	4,9	4,9	5,5	4,9	5,9	3,6	4,5	3,7			
Кислотность почвы		3,8	4	3,3	4,2	3,6	4	3,7	4,8	4	4,8	3,7	5,1	4,6	4,6	4,4	4,1	4,1	4,3			
Номер описания: авторский		1031	1037	1038	1218	1219	1221	1035	1024	1025	1028	1032	1215	1217	1216	1220	1036	1029	1033			
табличный		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11*	12	13	14	15	16	17	18			
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Диагностические виды асс. Nardetum strictae																						
Nardus stricta N-C		+	+	.	3	3	3	5	5	5	5	4	4	3	3	r	+	+	V	V		
Luzula multiflora N-C		+	+	+	r	+	1	+	1	1	1	+	r	.	.	+	+	+	+	V	V	
Potentilla erecta		3	2	3	3	4	3	2	.	+	1	1	r	+	+	1	.	1	+	V	V	
Диагностические виды субасс. festucetosum ovinae																						
Festuca ovina		+	.	+	r	+	+	1	+	+	.	1	2	2	3	3	3	4	4	V	V	
Диагностические виды варианта Juncus conglomeratus																						
Juncus conglomeratus		1	+	+	1	1	1	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	V	I	
Agrostis canina		+	1	1	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	V	I	
Succisa pratensis		1	.	r	+	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	V	I	
Cirsium palustre		+	1	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV		
Viola uliginosa		+	2	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV		
Carex nigra		+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV		
Juncus filiformis		2	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III		
Диагностические виды союза Violion caninae																						
Viola canina		+	.	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	III	V	
Carex pallescens		.	+	.	r	.	.	+	.	+	+	+	2	2	+	+	.	.	.	II	IV	
Hypericum maculatum		.	.	r	+	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.	+	+	II	III	
Диагностические виды порядка Nardetalia и класса Nardo-Callunetea (N-C)																						
Anthoxanthum odoratum		.	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	r	+	.	+	+	.	+	IV	IV	
Carex leporina		.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	+	.	r	.	+	.	.	.	IV	II	
Briza media		+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	III	III	
Agrostis tenuis		.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	V		
Hieracium pilosella		.	.	.	.	.	.	+	1	+	r	+	+	.	1	.	3	1	1	V		
Veronica officinalis		.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	+	+	II		
Диагностические виды класса Molinio-Arrhenatheretea																						
Deschampsia cespitosa		1	2	2	+	+	+	1	.	r	+	1	1	+	+	.	.	.	.	V	IV	
Achillea millefolium		.	.	.	.	r	.	.	+	+	+	.	.	r	.	.	r	+	r	I	III	
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Festuca rubra		+	+	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.	II	III	
Prunella vulgaris		.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	r	r	+	.	.	.	.	.	II	II	
Rumex acetosa		.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	II	II	
Galium mollugo		.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	r	r	.	.	I	IV	
Ranunculus acris		.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	.	.	I	I	
Poa pratensis		.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	.	+	.	+	.	III		
Plantago lanceolata		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	+	III		
Phleum pratense		.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	+	.	r	r	r	.	.	III		
Veronica chamaedrys		.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	+	+	+	.	r	.	+	III		
Centaurea jacea		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	r	r	.	.	.	II		
Lotus corniculatus		.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	r	.	.	II		
Plantago media		.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	I		
Диагностические виды класса Sedo-Scleranthetea																						
Rumex acetosella		.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	II	I	
Potentilla argentea		.	.	.	.	.	.	.	r	+	+	.	r	.	.	+	+	+	+	IV		
Artemisia campestris		.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	+	.	+	II		
Helychrisum arenarium		.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	I		
Ceratodon purpureus		.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	+	1	III		
Прочие виды																						
Kadenia dubia		.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+	.	+	+	1	.	+	r	II	IV
Lysimachia vulgaris		+	1	+	.	+	+	+	.	.	.	.	r	.	+	.	.	+	.	V	II	
Galium uliginosum		.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	III	I	
Pinus sylvestris (juv.)		+	+	+	.	.	.	r	r	r	.	r	r	r	.	r	.	r	r	III	IV	
Frangula alnus (juv.)		+	+	+	r	+	+	r	r	.	+	.	.	.	.	r	.	.	.	V	II	
Chamaenerion angustifolium		+	r	r	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r	.	III	II	
Hieracium umbellatum		.	.	.	.	r	.	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	r	r	I	III	

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

<i>Betula pendula</i> (juv.)	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	.	II	I
<i>Hieracium</i> sp.	.	.	+	.	.	.	.	r	r	r	.	.	.	.	.	.	+	.	I	II
<i>Campanula patula</i>	.	.	.	r	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	I	II
<i>Populus tremula</i> (juv.)	.	.	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I
<i>Epilobium palustre</i>	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I
<i>Equisetum arvense</i>	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	I	I
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	I	I
<i>Galium palustre</i>	+	1	1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I
<i>Bistorta major</i>	.	.	.	+	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	III	I
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i>	.	.	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	
<i>Thyselinum palustre</i>	r	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	
<i>Carex echinata</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	
<i>Scutellaria galericulata</i>	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	
<i>Dianthus deltoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	r	+	+	+	.	.	III	
<i>Thymus ovatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	2	r	.	.	.	II	
<i>Carex hirta</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	r	.	+	.	.	.	.	II	
<i>Carex ericetorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	II	
<i>Campanula rotundifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	+	r	.	.	.	II	
<i>Coryza canadensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	+	II	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	.	I	
<i>Poa angustifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	I	
<i>Phalacrolooma annuum</i>	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Alchemilla vulgaris</i> s. l.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	I	
<i>Linaria vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	I	
<i>Veronica spicata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	I	
<i>Viola arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Polytrichum commune</i>	1	3	1	.	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	I
<i>Aulacomnium palustre</i>	+	2	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I
<i>Brachytecium albicans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	I	
<i>Polytrichum piliferum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	II	

Примечание. Знаком * отмечен номенклатурный тип субассоциации. Виды, встреченные в 1 описании: *Agrostis vinealis* 16 (+), *Berteroa incana* 14 (r), *Calamagrostis epigeios* 7 (+), *Carex cespitosa* 4 (+), *Carex contigua* 12 (r), *Comarum palustre* 6 (+), *Chamaecytisus ruthenicus* 16 (r), *Elytrigia repens* 14 (r), *Epilobium adenocaulon* 4 (r), *Erigeron acris* 8 (r), *Festuca pratensis* 14 (+), *Filipendula ulmaria* 6 (+), *Fragaria vesca* 10 (+), *Geum rivale* 6 (+), *Jasione montana* 16 (r), *Koeleria delavignei* 12 (+), *Malus sylvestris* (juv.) 12 (r), *Persicaria lapathifolia* 4 (r), *Potentilla anserina* 3 (r), *Potentilla heptaphylla* 18 (r), *Ranunculus polyanthemus* 9 (+), *Rhamnus cathartica* (juv.) 13 (r), *Salix cinerea* 6 (r), *Salix myrsinifolia* 1 (r), *Scleranthus annuus* 16 (r), *Stellaria graminea* 13 (r), *Taraxacum officinale* 10 (r), *Trifolium pratense* 8 (r), *Veronica verna* 18 (+), *Syntrichia ruralis* 16 (+), *Pleurozium schreberi* 7 (+).

Пункты описаний. **Курская область. Фатежский р-н, надпойменная терраса левого берега р. Свапа: 1, 8–11, 17, 18** – в 2 км к СВ от д. Гнездилова, полевые № 1024, 1025, 1028, 1029, 1031–1033, 11.06.2007; **2, 3, 7, 16** – 1,5 км к С от д. Гнездилова, № 1035 – 1038, 12.06.2007; **Железногорский р-н, надпойменная терраса левого берега р. Свапа: 4–6, 12–16** – в 2 км к Ю от с. Михайловка, № 1215–1221, 23.07.2007. Автор – А. Полуянов.

В 2007 г. при геоботанических исследованиях в бассейне р. Свапа в северо-западных районах Курской области нами были описаны растительные сообщества с участием *Nardus stricta*. Описание растительности проводилось по стандартной методике (размер пробной площадки – 100 м²). Материал был обработан с использованием принципов школы Браун-Бланке. Традиционно низкотравные пустошные луга равнинных и субмонтанных регионов Европы относятся к союзу *Violion caninae* Schwickerath 1944, входящему в порядок *Nardetalia* Oberd. ex Prsg. 1949 класса *Nardo-Callunetea* Prsg. 1949. По флористическому составу и комбинации диагностических видов описанные нами сообщества отнесены к ассоциации *Nardetum strictae* (Schwergunova et al. 1983) em. Bulokhov 1990. Она приводится для сопредельной Брянской области (Булохов, 1991) и является восточноевропейским вариантом белоусовых пустошей. Диагностические виды ассоциации – *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Luzula multiflora* (L. campestris auct.), являющиеся и диагностическими видами порядка и класса, широко представлены в сообществах союза *Violion caninae* Центральной Европы (Oberdorfer, 1978); таким образом, надежным отличительным критерием сообществ ассоциации *Nardetum strictae* служит отсутствие группы центральноевропейских субатлантических видов – *Genista sagittalis*, *Galium pumilum*, *Centaurea nigra*, *Holcus lanatus* и др. Своеобразие белоусовых лугов северо-запада Курской области заключается в присутствии суббореального евразийского вида *Festuca ovina*. Овсяница овечья является редким видом флоры Курской области и, находясь у нас на юго-восточной границе равнинной части ареала, до сих пор была известна из единичных разрозненных местонахождений (Полуянов, 2005). В сообществах союза *Violion caninae* Центральной Европы она является б. м. обычным видом; сообщества овсянищевых пустошей выделены в качестве отдельной ассоциации *Thymo-Festucetum ovinae* Oberd. et Görs in Görs 1968 (Oberdorfer, 1978). Мы сочли целесообразным объединить сообщества ассоциации *Nardetum strictae* северо-западных районов Курской области в новую субассоциацию.

Асс. *Nardetum strictae* (Schwergunova et al. 1983) em. Bulokhov 1990.

Субасс. *festucetosum ovinae* subass. nov. hoc loco (табл., оп. 1–18; номенклатурный тип (*holotypus*) – оп. 11). Диагностический вид – *Festuca ovina*.

Сообщества представляют собой низкотравные луга на песчаных и песчано-торфянистых почвах первой надпойменной террасы р. Свапа. Режим увлажнения по шкалам Элленберга – от влажно- до сухолугового (7,6–3.6). В зависимости от этого меняется и состав доминантов, в качестве которых выступают *Potentilla erecta*, *Nardus stricta*, *Festuca ovina*; субдоминантами могут быть *Deschampsia cespitosa*, *Carex pallescens*, *Hieracium pilosella*. Проективное покрытие травяного яруса – 80–100%.

Ценофлора субассоциации насчитывает 108 видов, в т. ч. 7 видов мхов. Флористическая насыщенность составляет 20–32 вида на 100 м² (в среднем – 27 видов). Антропогенное воздействие ограничивается эпизодическим выпасом. На основании эколого-флористических особенностей в составе субассоциации выделено 2 варианта:

Вар. *Juncus conglomeratus* (табл., оп. 1–6). Диагностические виды: *Juncus conglomeratus*, *Agrostis canina*, *Succisa pratensis*, *Cirsium palustre*, *Viola uliginosa*, *Carex nigra*, *Juncus filiformis*. Сообщества варианта занимают наиболее влажные местообитания: небольшие западины, окраины заболоченных щучковых лугов и осоково-гипновых болот. Средний показатель увлажнения – 7.1.

Вар. *typica* (табл., оп. 7–18) не имеет своих диагностических видов. Его сообщества распространены на ровных или слегка пониженных участках надпойменной террасы, где белоус имеет наибольшие показатели обилия (оп. 7–11), а также на возвышенных местах, где начинает доминировать *Festuca ovina* (оп. 16–18). Средний показатель увлажнения – 4,9. С уменьшением увлажнения возрастает доля псаммофильных видов класса *Sedo* – *Scleranthetea* Br.-Bl. 1955. Сообщества варианта обнаруживают некоторое сходство с ассоциацией *Veronico spicatae* – *Nardetum strictae* Аверина 2006 (Аверина, 2006), описанной на песчаных террасах р. Сейм в окр. г. Курска. Однако для сообществ данной ассоциации характерно заметное остепнение, чего не наблюдается в сообществах ассоциации *Nardetum strictae*.

Литература

- Аверина Е.А. Эколого-флористическая классификация травяной растительности бассейна р. Сейм (в пределах Курской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 2006. 24 с.
 Булохов А.Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.
 Кузнецова Е.А. Об изменениях редких для Курской области участков растительности // Изменение растительности Курской области под влиянием антропогенных факторов. Науч. тр. Курск. гос. пед. ин-та. Т. 187. Курск, 1978. С. 20–26.
 Полуянов А.В. Флора Курской области. Курск, 2005. 264 с.
 Oberdorfer E. Süddeutsche Pflancengesellschaften. 2. Aufl. Т. II. Stuttgart, 1978. 355 S.

КЛАССИФИКАЦИЯ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ БОРОВЫХ ЛЕНТ МИНУСИНСКОЙ МЕЖГОРНОЙ КОТЛОВИНЫ (ЮЖНАЯ СИБИРЬ)

Полякова М.А., Ермаков Н.Б.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Южные сосновые боры – характерный элемент аazonальной растительности степной зоны Евразии. Своеобразное эколого-географическое положение, специфика субстрата и островное распространение обусловили сложный процесс формирования аazonальных сосновых лесов в различных частях ареала и, как следствие, их высокое флористическое и синтаксономическое своеобразие.

Минусинские ленточные боры приурочены в правобережной части р. Енисей в виде лент простирающихся с северо-востока на юго-запад и пересекающих лесостепную и степную кольцевые зоны центральной части Минусинской впадины на юге Красноярского края.

Целью настоящего исследования является разработка системы классификации сосновых лесов Минусинской котловины методом Браун-Бланке и характеристика эколого-фитоценологических и флористических особенностей выделенных синтаксонов.

Исследование осуществлялось на территории пяти боровых лент: Минусинской, Лугавской, Шушенской, Ашпинской и Ермаковской. Материалом классификации послужили 145 полных геоботанических описаний, выполненных по стандартной методике на площадках 200 м² (Полевая геоботаника, 1964, 1972; Миркин, Наумова, Соломеш, 2000). Из всех геоботанических описаний создана база данных на основании стандартного европейского пакета TURBOVEG (Hennekens, 1996).

Классификация выполнена методом Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1973) с использованием прикладных пакетов MegaTab и TWINSpan (Hill, 1979, Hennekens, 1996). Дополнительно использованы более поздние источники, содержащие современные подходы к данному методу классификации (Миркин и др.,

1989, 2000; Dierschke, 1994). Номенклатура синтаксономических единиц выполнена в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000).

Высокая степень контрастности ультраконтинентального климата Минусинской котловины, а также неоднородность эдафических свойств донного рельефа и его топографии обусловили формирование разнообразных эколого-фитоценологических типов сосновых лесов на географически относительно небольшой территории. В результате выполненной классификации методом Браун-Бланке сообщества сосновых лесов отнесены к 3 классам, 3 порядкам, 4 союзам, 4 подсоюзам, 9 ассоциациям, 9 вариантам. Высшие единицы растительности представлены классами: *Brachypodio pinnati* – *Betuletea pendulae*, *Vaccinio* – *Piceetea u Rhytidio rugosi* – *Laricetea sibiricae*.

Продромус лесной растительности ленточных боров Минусинской котловины

Союз *Lathyro gmelinii* – *Pinion sylvestris* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Подсоюз *Geranio albiflori* – *Pinenion sylvestris* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Асс. *Carici shmidtii* – *Betuletum pendulae* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Асс. *Equiseto sylvaticae* – *Pinetum sylvestris* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Союз *Vicio unijugae* – *Pinion sylvestris* Ermakov et al. 1991

Подсоюз *Cruciato krylovii* – *Pinenion sylvestris* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Асс. *Platanthero bifoliae* – *Pinetum sylvestris* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Подсоюз *Achyrophoro* – *Pinenion sylvestris* Ermakov et Lashchinsky 1991

Асс. *Cimicifugo foetidae* – *Pinetum sylvestris* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Асс. *Crepido praemorsae* – *Pinetum sylvestris* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Союз *Hieracio umbellati* – *Pinion sylvestris* Anenkhonov et Chytry 1998

Асс. *Oxytropido campanulatae* – *Pinetum sylvestris* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Асс. *Ptilio crista-castrensis* – *Pinetum sylvestris* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Союз *Carici pediformis* – *Laricion sibiricae* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Подсоюз *Sedo hybridi* – *Pinenion* Ermakov in Ermakov et al. 2000

Асс. *Artemisio commutatae* – *Pinetum sylvestris* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Асс. *Euphrasio pectinatae* – *Pinetum sylvestris* Polyakova et Ermakov ass. nova hoc. loco

Результаты выполненного синтаксономического анализа показали, что на географически небольшой территории Минусинских боровых лент наблюдается сочетание различных экологических типов сосновых лесов, которые относятся к разным поясно-зональным единицам растительности южной Сибири и соответственно к разным высшим единицам классификации – классам *Brachypodio* – *Betuletea*, *Vaccinio* – *Piceetea*, *Rhytidio*–*Laricetea*. Сочетание экологически контрастных единиц в пределах одного ландшафта обусловлено специфичным комплексом региональных экологических условий, среди которых выделяются ультраконтинентальный макроклимат Минусинской котловины, своеобразие режимов влажности и трофности песчаных почв, пересеченный донный рельеф и особенности гидрологического режима экотопов. Сложное взаимодействие всех этих факторов, способствует формированию на внутриландшафтном уровне разнообразных контрастных условий местообитаний, очень специфичных по сравнению с расположенными рядом зональными экотопами. В результате проявления таких компенсационных экологических эффектов, как способность песков конденсировать атмосферную влагу на фоне регионального сухого климата приводит к тому, что в одном и том же сообществе могут произрастать группы экологически существенно различных видов, как правило, совместно не встречающихся в зональных местообитаниях. Это с одной стороны приводит к смешению диагностических признаков различных синтаксонов и к возникновению проблемы их четкой идентификации. С другой стороны, возникает необходимость отразить данное эколого-флористическое своеобразие на определенном синтаксономическом уровне.

Наибольшее сближение флористических признаков в лесах Минусинских боровых лент наблюдается между сообществами *Brachypodio*–*Betuletea* и *Vaccinio*–*Piceetea*, занимающими очень близкие экологические позиции местообитаний по режиму увлажнения, но существенно различающиеся по трофности. По последнему фактору формируется гораздо более продолжительный градиент, чем в зональных условиях и соответствующий ему ряд ассоциаций: *Crepido*–*Pinetum* (мегатрофные леса) – *Cimicifugo*–*Pinetum* – *Ptilio*–*Pinetum* – *Oxytropido*–*Pinetum* (олиготрофные леса). Синтаксономическое положение первой и четвертой ассоциаций по всем диагностическим признакам четко определяется в составе соответственно классов *Brachypodio*–*Betuletea* и *Vaccinio*–*Piceetea*. Вторая и третья ассоциации – переходные между двумя классами и их положение определяется только по степени преобладания диагностических видов одного из классов. Поэтому основным диагностическим признаком ассоциации *Cimicifugo*–*Pinetum* класса *Brachypodio*–*Betuletea* выступили виды хорошо развитого мохового яруса таежных мхов (*Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), а диагностическая комбинация ассоциации *Ptilio*–*Pinetum* класса *Vaccinio*–*Piceetea* объединила виды гемибореальных травянистых растений (*Cimicifuga foetida*, *Euphorbia pilosa*, *Aquilegia sibirica*, *Brachypodium pinnatum*, *Equisetum pratense*, *Pulmonaria mollis*, *Viola uniflora*), часть из которых типична для класса *Brachypodio*–*Betuletea*. Такой подход к классификации лесных сообществ со

смешанными признаками реализован только для лесов псаммофитных местообитаний, тогда как в зональных условиях синтаксономическая граница между классами *Brachypodio–Betuletea* и *Vaccinio–Piceetea* достаточно четкая и не возникает необходимости выделения транзитных по признакам единиц в ранге ассоциаций.

По своей экологической природе леса *Brachypodio–Betuletea* являются мега-мезотрофными сообществами и синтаксономический статус уклоняющихся олиго-мезотрофных экологических типов отражен в ранге ассоциаций. Совершенно другая ситуация наблюдается в положении псаммофитных таежных типов в системе класса *Vaccinio–Piceetea*. В системе европейской классификации сообщества наиболее олиготрофных умеренно сухих (умеренно влажных) бореальных сосновых лесов традиционно относят в союз *Dicrano–Pinion* (Libbert 1932) Matuszkiewicz 1962. Положение же самого союза в системе высших единиц довольно неоднозначно в подходах различных авторов. Большинство центрально-европейских синтаксономистов (Libbert, 1933, Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J., 1973, Ellenberg, 1986 и др.) включают союз в состав центрального порядка *Piceetalia excelsae* Pawlowski in Pawlowski et al. 1928, в то время как фитосоциологи, занимающиеся классификацией растительности Северной Европы (Kielland – Lund, 1981, Dierssen, 1996) относят его в состав особого порядка *Cladonio–Vaccinietalia*. Такого же мнения придерживаются и многие из Российских синтаксономистов (Korotkov et al. 1991, Морозова, 1999, Заугольнова, Морозова, 2004 и др.). Выполненный анализ географически новых материалов по сосновым лесам Минусинской котловины подтверждает изложенную ранее концепцию этого порядка (Ermakov et al. 2002, Ermakov, Cherosov, 2005), отличающуюся от североευропейской. В соответствии с этой концепцией единство наиболее важных специфических признаков экологии сообществ порядка *Cladonio–Vaccinietalia* – олиготрофности и умеренной сухости местообитаний диагностируется диагностическим блоком таксонов, ядро которого составляют характерные виды из числа умеренно сухолюбивых облигатных псаммофитов евразийского ареала: *Chimaphylla umbellata*, *Antennaria dioica*, *Pyrola chlorantha*, *Carex ericetorum*, *Polytrichum piliferum*. Умеренную сухость экотопов, свойственную всем сообществам порядка, индицирует группа дифференциальных ксеромезофильных видов из числа факультативных псаммофитов, которые не являются бореальными растениями: *Pulsatilla patens*, *Viola arenaria* (*V. rupestris*), *Scorzonera radiata*.

Роль дифференциальных видов сообществ данного порядка выполняет также группа напочвенных лишайников. В оригинальной трактовке порядка видам лишайников (прежде всего кустистым лишайникам – *Cladonia stellaris*, *Cl. amaurocraea*, *Cl. rangiferina*, *Cl. arbuscula* и др.) придавалась ведущая диагностическая роль. Однако вовлечение новых материалов показало, что лишайники часто выступают не столь надежным индикатором высших единиц растительности и неоднозначно индицируют особенности экологии сообществ. По сути, лишайники имеют высокую фитоценотическую роль в тех сообществах, в которых сильно ослаблена конкуренция со стороны травяного яруса, вне зависимости от характера экологических причин этого ослабления. Поэтому в качестве диагностической группы для порядка *Cladonio–Vaccinietalia* лишайники могут рассматриваться только в совокупности с другими диагностическими признаками данного порядка.

Присутствие в составе Минусинских боров сосновых лесов, относимых в порядок *Rhytidio–Laricetea* обусловлено исключительно мезо-климатическими условиями межгорной котловины. Эти леса представляют крайне ксерофитный тип лесной растительности в составе ленточных боров и хорошо отличаются группой лугово-степных мезоксерофитов (*Kitagawia baicalensis*, *Veronica incana*, *Dianthus versicolor*, *Bupleurum scorzonrifolium*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Koeleria cristata*, *Schizonepeta multifida*, *Achnatherum sibiricum*, *Rhytidium rugosum*, *Carex pediformis*, *Aster alpinus*, *Abietinella abietina*, *Galium verum*, *Pulsatilla patens*, *Thalictrum foetidum*) от окружающих их лесов *Vaccinio–Piceetea* и *Brachypodio–Betuletea*. На территории Минусинской котловины проходит западная граница распространения ксерофитных псаммофитных сосновых лесов *Rhytidio–Laricetea* восточносибирско-северомонгольского типа.

Литература

- Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Леса бореальной (таежной) полосы. Распространение и классификация бореальных лесов // Восточноевропейские леса. М., 2004. С. 205–329.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М., 2000. 264 с.
- Морозова О.В. Леса заповедника «Брянский Лес» и Неруссо-Деснянского Полесья. Брянск, 1999. 98 с.
- Полевая геоботаника. Новосибирск, 1964. Т. 3. 530 с.; 1972. Т. 4. 336 с.
- Dierschke H. Pflanzensociologie. Stuttgart: Ulmer, 1994. 683 p.
- Dierssen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart: E. Ulmer, 1996. P. 471.
- Ermakov N., Cherosov M. Differentiation of the *Vaccinio–Piceetea* and *Loiseleurio–Vaccinietea* in mountains of Yakutia // Annali di Botanica nuove serie. 2005. Vol. 5. P. 14–28.
- Ermakov N., Cherosov M., Gogoleva P. Classification of ultracontinental boreal forests in Central Yakutia // Folia Geobotanica. № 37. 2002. P. 419–440.
- Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. Lancaster: IBN-DLO, University of Lancaster, 1996. 59 p.

- Hill M.O. DECORAN и TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntington: Institute of Terrestrial Ecology, 1979. P. 58.
- Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. 1981. V. 9. N 1/2. P. 53–250.
- Korotkov, K., Morozova, O. & Belanovskaja, E. The USSR Vegetation Syntaxa Prodrumus. Moscow: Dr. G. E. Vilček. 1991. 346 p.
- Libbert, W. Die Vegetationseinheiten der Neumärkischen Staubeckenlandschaft // Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg. 1933. V. 74. P. 229–348.
- Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk lesnych Polski. Cz. II. Bory sosnowe. // Phytocoenosis. Biuletyn Fitosocjologiczny, 2.4, Warszawa-Białowieża, 1973. p. 273–356.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3er edition // Journal of Vegetation Science. 2000. V. 11.5. P. 739–768.
- Westhoff V. & van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Handb. Veg. Sci. 1973. V. 5. P. 617–726.

ИЗУЧЕНИЕ С ПОМОЩЬЮ МАТЕРИАЛОВ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА, СПРОВОЦИРОВАННОЙ ТЕХНОГЕННЫМИ, АНТРОПОГЕННЫМИ И ЗООГЕННЫМИ ФАКТОРАМИ

Попова Т.А., Бычкова И.А.

Санкт-Петербург, НИИКАМ

Практика работ с материалами дистанционного зондирования (МДЗ) свидетельствует, что на них отражаются изменения природной среды, как длительные необратимые, так и обусловленные сезонными и погодными явлениями (Попова и др., 1995).

Растительный покров чрезвычайно динамичен. Он подвержен ритмичным изменениям: суточным, сезонным и погодным. Кардинальные изменения происходят при сукцессионных сменах экзогенного характера, обусловленных техногенной, антропогенной, зоогенной деятельностью.

МДЗ объективно отражают состояние растительного покрова на момент съемки, в соответствии с аппаратными характеристиками и погодными условиями в районе работ. Различия в разновременных изображениях свидетельствуют об изменениях в растительном покрове за время между съемками.

Ответственным моментом является подбор пар для сравнения. Идеальным вариантом являются плановые снимки одного сезона, времени суток, погодных условий и полученные одной и той же аппаратурой. При сравнении разновременных снимков могут быть выявлены изменения площади занятой тем или иным сообществом, увеличение обводненности, изменения в структуре сообществ, появление новых вырубок, пожаров, ветровалов, несанкционированных свалок, объектов строительства.

Для разработки программ по регулированию природопользования, по оздоровлению экологической обстановки необходим прогноз многолетних изменений. Основой прогноза может служить длительный ряд наблюдений, то есть мониторинг. Самым оперативным и объективным, по нашим представлениям, является аэрокосмический мониторинг. Он позволяет выявлять причинно-следственные связи изменений природной среды и её элементов с ландшафтными условиями, технологией производства, видом антропогенной деятельности; обнаруживать источники и ареалы загрязнения; рассчитывать скорости процессов. Объективный прогноз способствует своевременному принятию защитных решений и предотвращению экологических бедствий.

Многолетний мониторинг был выполнен нами в районе крупного промышленного объекта – ЦБК. Наблюдения велись за прибрежной зоной Ладожского озера, в которую производился выпуск сточных вод целлюлозно-бумажного производства. Экспериментальные крупномасштабные аэрофотосъемки велись с 1977 по 1990 год включительно. Они выполнялись в разные сезоны (с марта по декабрь), при разнообразных погодных условиях, на пленки: изопанхроматическую, панхроматическую, ортохроматическую, спектрзональную и цветную. Выполнена и съемка аппаратурой «Вулкан». При дешифрировании учитывался рельеф береговой зоны и подводного склона, многолетние циклы водности Ладожского озера, гидродинамический режим акватории, влияние ЦБК.

Многолетняя деятельность комбината (с 1928 г.) привела к формированию на участке выпусков специфического почвенного и растительного покровов. На почвенных разрезах обнаружены техногенные слои из разлагающихся обломков коры и измельченной древесины, пропитанных щелочами. Растительные группировки и сообщества в этих условиях очень неустойчивы. В связи с циклами водности и активными ветро-волновыми процессами линия уреза воды перемещается: процессы аккумуляции и нарастания суши сменяются процессами размыва, поэтому устойчивые сообщества не успевают сформироваться (Попова и др., 1999).

С 1982 по 1988 год проводился мониторинг шахтного поля площадью более 100 м², где шахтным способом добываются сланцы. Выработки расположены на глубине более 35 м. Наличие карстующихся пород нередко ведет к обрушению «кровли» с последующим образованием на поверхности мульды проседания

(Леонтьева и др., 1995). Мульды углубляются, в них скапливается верховодка, происходит заболачивание. На облесенных участках в мульдах деревья усыхают и отмирают; на месте леса формируются осочники, осочники с тростником и рогозом, ивняки. На сеяных лугах в пределах мульд злаки сменяются осоками.

На болотах переходного типа происходит подтопление, образуются «окна» с открытой водной поверхностью. Постепенно они зарастают кустарничками и кустарниками, а позднее березой пушистой и болотными формами сосны.

Мониторинг показал, что процесс формирования мульд проседания, сопровождающийся коренной сменой растительного покрова, длится годами.

Многолетние изменения, вызванные зоогенными факторами, мы наблюдали на территории природного парка «Вепсский лес» (Попова и др., 2005; Бычкова, Попова, 2007) и национального парка «Себежский».

Бобры, завезенные в парк во второй половине прошлого века, быстро расселились по небольшим речкам и ручьям. Сооружение плотин и строительство их поселений ведет к преобразованию экосистем. Происходит затопление поймы, заболачивание прилегающих лесов и их быстрая деградация. Такая картина наблюдалась на р. Канжая и её безымянном притоке. За изменениями на этом участке мы следили по аэро- и космическим снимкам (Бычкова, Попова, 2007). В 1991 г. ширина затопленной поймы равнялась всего 30 м, что можно было наблюдать на аэрофотоснимке. К 2002 г. ширина затопленной поймы достигала 120–150 м, что видно на снимке с ИСЗ Landsat-7/TM. Увеличилась площадь заболоченных лесов и болот, появились завалы деревьев и сухостой.

На территории парка «Себежский» подобные нарушения с расширением площади болот наблюдались у южной оконечности оз. Осыно.

Выполненные работы свидетельствуют о возможностях и целесообразности изучения по данным МДЗ динамики растительного покрова, обусловленной техногенными, антропогенными и зоогенными факторами.

Литература

Бычкова И.А., Попова Т.А. Использование аэрокосмической информации для оценки многолетних изменений природной среды, обусловленных деятельностью бобров // Сб. докладов Международной научно-практической конференции «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства», 22–25 мая 2007 г. г. Киров. Киров, 2007. С. 63.

Леонтьева Е.В., Попова Т.А., Семенова Н.Н. Аэрокосмический мониторинг формирования мульд проседания в районе шахтной добычи сланцев // Исследование Земли из Космоса. 1995. № 3. С. 93–103.

Попова Т.А., Бычкова И.А. и др. Природный парк «Вепсский лес». СПб.: «Вести», 2005. 346 с.

Попова Т.А., Леонтьева Е.В. и др. Изучение динамики природной среды на основе материалов дистанционных съемок // Информ. Сб. «Геоэкологические исследования и охрана недр». АОЗТ «Геоинформатика». М. 1995. № 1. С. 17–32.

Попова Т.А., Семенова Н.Н., Леонтьева Е.В. Л Геодинамика береговой зоны Ладожского озера в зоне выпуска сточных вод целлюлозно-бумажного производства по материалам дистанционных съемок // Отечественная геология. 1999. № 6. С. 60–67.

ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ В ТИПИЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВЕРХОВЬЕВ Р. КОЛЫМА

Пугачев А.А., Тихменев Е.А., Гаджиев А.Р.

Магадан, институт биологических проблем Севера ДВО РАН

Изучение запасов и структуры биомассы фитоценозов проводилось в бассейне верхнего течения р. Колыма. Растительный покров территории относится к горно-долинному Верхнеколымскому округу Колымско-Верхоянской континентальной провинции лиственничных редколесий Восточно-Сибирской подобласти светлых хвойных лесов (Колесников, 1961). Согласно флористическому районированию Северо-Восточной Азии (Юрцев, 1974) район исследований расположен в Верхнеколымской континентальной подпровинции Северо-Охотской провинции Бореальной флористической области. Здесь основу рельефа составляют среднегорья с отметками 400–700 м н. у. м. с достаточно четко выраженной высотной поясностью. Горный рельеф обуславливает разнообразие растительного покрова района, где достаточно четко выделяются 3 высотно-растительных пояса: гольцовый (горнотундровый), подгольцовый (переходный) и лесной (горнотаежный). Основным лесообразователем лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr). В долинах и по нижним частям склонов вместе с лиственницей встречается береза Каяндера, или плосколистная (*Betula cajanderi* Sukaczew (*B. platyphylla* Sukaczew)). Редкими небольшими рощами, чаще по старым гарям на хорошо прогреваемых склонах южной экспозиции или на нарушенных землях присутствует осина (*Populus tremula* L.). Значительные площади занимают заросли кедрового стланика, или сосны стланиковой (*Pinus pumila* (Pallas) Regel), как чистые, так и подлеском в лиственничных лесах.

Исследования выполнялись по общепринятым методикам (Родин, Базилевич, 1965; Родин и др., 1968). При этом за границу раздела фитомассы на надземную и подземную принималась линия перехода «живых» частей мхов в буре (отмершие). У лишайников к подземной массе относились более темные (по сравнению с верхними) «омыленные» части (Пугачев, 2007). На основании полученных данных составлена карта-схема распределения запасов фитомассы в ландшафтах района будущего водохранилища.

Горные тундры. Совокупность всех формаций горной тундры в континентальной части региона рассматриваемые природные образования не опускаются ниже 700–750 м н. у. м (Пугачев, Тихменев, 2005).

Диапениево-кассиопеево-лишайниковая пятнистая тундра. Приурочена к выположенной вершине склонов. Каменистость поверхности до 12% площади, на пятна голого грунта приходится около 26%. Кустарниковый ярус разрежен. Его высота составляет 5–10 см. Среди кустарников доминируют *Betula exilis* и *Salix phlebophylla*. Травяно-кустарничковый ярус слагают *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron parviflora*, *Cassiope ericoides*, *Dryas punctata*, *Carex melanocarpa* и другое разнотравье. В лишайниковом покрове доминируют *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia divergens*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis* (табл. 1).

Таблица 1

Биомасса горнотундровых фитоценозов, т/га сухого вещества

Компоненты биомассы	Диапениево-кассиопеево-лишайниковая пятнистая тундра	Дриадово-кассиопеево-лишайниковая тундра
Надземная биомасса	4,50	5,52
Фитомасса	3,26	4,08
в т.ч. кустарнички	1,19	1,02
травы	0,03	0,06
мхи и лишайники	2,04	3,00
Отмершие части растений	1,24	1,44
в т.ч. кустарнички	1,03	1,40
травы	0,21	0,04

Дриадово-кассиопеево-лишайниковая тундра. Находится на краю гребня склона. Камни занимают до 17% поверхности. Травяно-кустарничковый ярус представлен *Rhododendron parviflora*, *Cassiope ericoides*, *Dryas punctata*, *Bistorta elliptica*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Claytonia soczaviana* и рядом других видов. На лишайники приходится около 30% площади. Среди них доминируют *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia divergens*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis* и *Thamnolia vermicularis*.

Кедровостланиковые сообщества. Кедровник шикшево-бруснично-лишайниковый приурочен к платообразной поверхности шлейфа склона. Высота *Pinus pumila* 1,5–2,0 м, сомкнутость 0,7–0,8. За пределами рассматриваемой экосистемы на расстоянии 15–20 м друг от друга встречаются отдельные *Larix cajanderi* высотой 3,0–7,0 м. Кустарники представлены *Betula middendorffii*. В кустарничковом ярусе доминируют *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum androgynum*. По периферии пятен вымораживания обильна *Arctous alpina*. Среди лишайников преобладают *Cladonia rangiferina* и *Cetraria islandica*.

Кедровник багульниково-лишайниковый приурочен к средней части склона юго-восточной экспозиции. Абсолютная высота местообитания 810 м, уклон участка 5–10°. Сомкнутость зарослей 0,7–0,8, высота 1,5–2,0 м. Встречаются единичные кусты *Betula middendorffii*. Кустарничковый ярус представлен *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Empetrum androgynum*. Среди лишайников доминируют *Cladonia alpestris* и *Cetraria cucullata*. Мхи распространены диффузно. По сравнению с кедровником шикшево-бруснично-лишайниковым напочвенный покров данного фитоценоза характеризуется большим однообразием и бедностью флористического состава. Общая надземная фитомасса кедровостланиковых фитоценозов колеблется от 26 до 43 т/га (табл. 2), что по 10-бальной шкале продуктивности фитоценозов соответствует V (25–50 т/га) группе (Родин, Базилевич, 1965).

Таблица 2

Структура биомассы кедровостланиковых фитоценозов, т/га сухой массы

Компоненты биомассы	Шикшево-бруснично-лишайниковый	Багульниково-лишайниковый
Надземная биомасса	37,87	64,15
Фитомасса	25,96	43,32
в т.ч. кедровый стланик	22,17	40,67
кустарнички	2,93	1,82
мхи, лишайники	0,80	0,84
Отмершие части	11,91	20,82
в т.ч. кедровый стланик	8,13	18,10
кустарнички	3,78	2,72

Лиственничные леса и редколесья. Рединный сфагновый лиственничник расположен на третьей террасе р. Колыма. Насаждения чистые, перестойные, древостой низкорослый, сбежистый и деформированными кронами. Имеются единичные экземпляры сухостоя. Подлесок сформирован *Betula middendorffii*, *Salix* и *Pinus pumila*. В кустарничковом ярусе обилие *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum androgynum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Rubus chamaemorus*, *Chamaedaphne calyculata*. Из травянистых растений – *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex lugens*, *C. globularis*, *Hierochloa alpina*, *Pyrola grandiflora*, *Equisetum palustre*. Хорошо развит моховой покров из *Sphagnum palustre*, *S. wulfianum*, *S. angustifolium*, *S. girgensohnii*, значительно реже встречаются виды *Dicranum*. Из-за мощного сфагнового покрова слабо развиты лишайники, представленные *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *Cetraria nivalis*, *C. cuculata*. Запасы и структура надземной биомассы рединного лиственничника приведены в табл. 3 (колонка № 1).

Таблица 3

Запасы и структура надземной биомассы лиственничных лесов и редколесий, т/га сухой массы

Компоненты биомассы	Фитоценозы*			
	1	2	3	4
Фитомасса	13,36	50,89	40,27	96,70
Древостой лиственницы	7,61	34,17	36,41	85,75
Подрост лиственницы	0,28	13,82	1,04	9,22
Подлесок	1,57	0,13	1,15	0,53
в т.ч. кедровый стланник	0,84	0,04	–	0,47
береза Миддендорфа	0,57	0,09	1,15	сл.
ольховник	0,16	–	–	0,06
травы и кустарнички	3,90	2,77	1,67	1,20
отмершие части	4,99	6,13	4,17	6,91
в т.ч. ветви лиственницы	3,05	2,16	1,09	0,33
сухостой лиственницы	1,52	0,70	1,52	3,13
валеж древостоя	–	1,49	–	1,31
хвоя и листья	0,42	1,78	1,56	2,14
Надземная биомасса	18,35	57,02	44,44	103,31

Примечание: * номера фитоценозов соответствуют номерам описаний в тексте; – отсутствует.

Лиственничник бруснично-зеленомошный (колонка № 2) с подлеском из *Pinus pumila*, *Betula middendorffii* и *Duschekia fruticosa* расположен на коренном берегу р. Колыма. Насаждение чистое, средневозрастное, высокополнотное. Подлесок редкий, невысокий. Напочвенный покров сплошной, развит хорошо. Травяно-кустарничковый ярус представлен *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Poa pratensis*, *Carex pallida*. Моховой покров из пятен зеленых мхов: *Polytrichum commune*, *P. alpinum*, *Dicranum mayum*; лишайники развиты слабо.

Лиственничник бруснично-зеленомошный (№ 3) без подлеска расположен на третьей надпойменной террасе. Редкостойный, средневозрастной. Насаждение чистое, III^х разряд высот, II класс бонитета. Хорошо развит подрост лиственницы. Напочвенный покров сильно развит, проективное покрытие достигает 90%. В кустарничковом ярусе обильны *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum androgynum*. Травянистый покров изрежен и представлен *Calamagrostis langsdorffii*, *C. angustifolia*, *Carex pallida*, во влажных микрозападинах *Pyrola minor*, *Equisetum arvense*.

Лиственничник бруснично-зеленомошный (№ 4) с подлеском из *Pinus pumila*, *Alnus hirsuta* и *Betula middendorffii* расположен на террасе р. Колыма. Насаждение чистое, спелое, V класса возраста, V класса бонитета. Древостой высокополнотный. Подрост лиственницы средней густоты, рассеян группами, несколько угнетен. Подлесок редкий, невысокий с преобладанием *Pinus pumila*. Напочвенный покров развит слабо. Преобладают кустарнички: *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Rosa acicularis*, *Rhododendron parvifolium*. Травянистый покров: *Orthilia obtusata*, *Carex pallida*, *Equisetum arvense*. Лишайники отсутствуют. Мхи пятнами в небольших западинах: *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Sphagnum girgensohnii*. Характеристика запасов и структуры надземной биомассы лиственничных лесов и редколесий приведены в табл. 3.

Тополево-чозениевые леса, являясь уникальными природными почвенно-растительными комплексами и энергетическими узлами экосистем, занимают немногим более 1% лесопокрытой площади региона. Встречаются только в поймах рек, где размещение их носит ленточно-островной характер. Характерен густой подлесок, представленный *Padus avium*, *Sorbus sambucifolia*, *Rosa acicularis*, *Alnus hirsuta*. Хорошо развито пойменное разнотравье. Средний запас древесины в тополево-чозениевых лесах составляет 170 м³/га, полнота – 0,7, класс бонитета чаще II и III. Данные лесные сообщества отличаются высокой производительностью: фитомасса достигает 160 т/га, ежегодный прирост достигает 5 т/га.

Анализ полученных данных по запасам и структуре надземной биомассы исследованных растительных сообществ свидетельствует, что все параметры их продуктивности, от горных тундр до долинных лесов, при отсутствии аномалии увлажнения, подчиняются общим закономерностям. Они отражают процесс формирования фитомассы в четком соответствии с энергетическим обеспечением экосистем. При изменении режима влажности отмечены заметные различия в запасах фитомассы, чаще всего, в сторону увеличения.

Литература

- Колесников Б.П. Растительность // Дальний Восток (физико-географическая характеристика). М., 1961. С. 183–245.
- Пугачев А.А. Структура надземной фитомассы тундровых сообществ арктического побережья Чукотки // Растительные ресурсы. 2007. Вып. 3. С. 41–47.
- Пугачев А.А., Тихменев П.Е. Биологический круговорот и почвообразование в экосистемах горных тундр Крайнего Северо-Востока Азии. Сибирский экологический журнал. № 5. 2005. С. 885–897.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л., 1965. 254 с.
- Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968. 144 с.
- Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М., 1985. 395 с.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

РОЛЬ ИСТОРИЧЕСКОГО ФАКТОРА В СОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКЕ ЛЕСОВ

Рысин Л.П.

Московская область, Институт лесоведения РАН

Проблема временной изменчивости лесов одновременно имеет и научное, и прикладное значение. Только изучая динамические процессы, можно понять те закономерности, которые управляют жизнью леса. С другой стороны, очень важно представлять будущее леса и, в случае необходимости, постараться изменить тенденции в его развитии, если они приобретают нежелательную направленность. Примерно четверть века назад интерес к динамике растительности оказался столь значительным, что стало возможным говорить о «динамическом буме» в геоботанике (Миркин, 1984).

Новым стимулом стала весьма популярная в последние годы проблема «парникового эффекта» – климатических изменений и, в первую очередь, потепления, вызываемого накоплением в атмосфере так называемых «парниковых газов» (двуокиси углерода, метана и др.), уменьшающих естественную потерю тепловой энергии поверхностью Земли. Хорошо известна высокая избирательная чувствительность многих видов растений к тем изменениям, которые происходят в среде; отсюда и возникает соблазн напрямую связывать многие изменения в растительном покрове с трансформацией климата.

В.Н. Сукачев в «Основах лесной биогеоценологии» (1964) предложил очень простую, на первый взгляд, и вместе с тем глубоко продуманную классификацию различных форм динамики лесных биогеоценозов, разделив их на две основные группы: циклические (суточные, сезонные, погодичные и др.) и сукцессионные.

Сингенетические сукцессии протекают на участках, по разным причинам оказавшихся лишенных растительного покрова. На этом этапе мы имеем дело не с растительными сообществами, живущими по законам природы, а с группировками растений, в которых большее место занимает хаос, чем закономерности. Эндогенные, или эндогенетические, сукцессии являются следствием преобразования среды самими организмами в процессе их жизнедеятельности. В отличие от сингенеза этот тип динамики характерен для уже относительно сформировавшихся биотических систем (биогеоценозов, экосистем); движущей силой происходящих изменений становится взаимодействие всех биогеоценологических компонентов. Экзогенные, или экзогенетические, сукцессии обусловлены изменением среды в результате действия сил, внешних по отношению к биогеоценозам.

Влияние человека следует относить также к числу экзогенетических факторов, поскольку человек не является компонентом биогеоценоза и действует на него извне. Антропогенное действие осуществляется не только прямо, но и опосредствовано – огромное значение зачастую имеет не то, что происходит в настоящий момент, а то, что имело место в далеком историческом прошлом. Лес развивается не только в силу своих внутренних причин; он восстанавливается, возвращаясь к своему исходному состоянию, залечивая те раны, которые когда-то нанес ему человек и о которых мы далеко не всегда догадываемся.

Рассмотрим в качестве примера центральную часть Русской равнины. Здесь практически невозможно найти участок леса, который никогда не вырубался, не горел и не становился на тот или иной отрезок времени сельскохозяйственным угодьем. Исключением являются только сфагновые сосняки и черноольховые топи.

Исследованиями палеогеографов раскрыта история землепользования в Московском регионе, начиная с появления самых первых поселений. Основным видом хозяйства было подсечно-огневое земледелие, основывавшееся на систематической вырубке и выжигании леса. Такой способ природопользования сохранялся долгое время и, по мере расселения человека в новые районы, охватывал все большие территории. Предпочтение отдавалось надпойменным террасам и хорошо дренированным участкам моренных и зандровых равнин; работать здесь было легче, а почвы были достаточно плодородными. Охотнее всего крестьяне осваивали лессовидные покровные суглинки, отличающиеся благоприятными физическими свойствами и высоким естественным плодородием.

Леса менялись не только вследствие своего периодического полного уничтожения, но и в результате выборочных рубок, в ходе которых выбирались деревья пород, представлявших наибольшую ценность. Например, хорошо известно, какому лесохозяйственному «геноциду» вплоть до середины XIX века подвергалась липа, потреблявшаяся в России в колоссальных количествах. Рубили и дуб, который шел не только на строительные работы и дрова, но и на изготовление ободьев и полозьев, для получения дубового корья, издавна использовавшегося как дубильное сырье. Но все-таки дуб истреблялся в меньшей степени, чем липа, и это побудило некоторых авторов считать его господствующей и коренной породой в широколиственных лесах лесной зоны Русской равнины. Однако, С.Ф. Курнаев пришел к выводу, что коренными лесами в этих условиях были липняки, а дубняки являются производными и в настоящее время могут сохраняться только там, где их поддерживает деятельность человека.

Для понимания сукцессионных изменений леса крайне важно, чтобы исследования были многолетними, комплексными и стационарными. По инициативе академика В.Н. Сукачева в начале 50-х годов прошлого столетия были начаты стационарные исследования лесов Москвы и Подмосковья, для чего в пределах опытного Серебряноборского лесничества были заложены первые постоянные пробные площади. Впоследствии исследования вышли за границы лесничества и охватили весь лесопарковый пояс, а после создания системы лесных заповедных участков на территории Московской области стали проводиться в еще более широком масштабе. Общее число наблюдаемых пробных площадей составило несколько десятков. Максимальная продолжительность наблюдений на некоторых постоянных пробных площадях приблизилась к пятидесятилетию. Для жизни леса это срок относительно небольшой, но и он позволяет выявить определенные сукцессионные изменения в лесах разных типов и не только описать обнаруженные тенденции, но и попытаться их объяснить с учетом исторического фактора, роль которого в формировании лесов региона очень велика.

К числу «старейших» наблюдаемых объектов принадлежат пробные площади, заложенные в нескольких типах сложных сосняков на надпойменных террасах р. Москвы. В сосновых лесах со вторым ярусом из широколиственных пород и густым подростом нет жизнеспособного соснового подроста, и это обстоятельство делало непонятным и их происхождение, и их будущее. В.Н. Сукачев полагал, что такие леса своим существованием обязаны периодически повторяющимся пожарам и к естественному воспроизводству не способны. Наши наблюдения показали правоту В.Н. Сукачева. Очевиден распад сосновой части древостоя при полном отсутствии его воспроизводства. Напротив, липа постепенно наращивает свое значение и уже приобрела функции создателя. За 40 лет наблюдений численность липы первоначально входившей во второй ярус древостоя, увеличилась вдвое, причем часть липы уже вышла в первый ярус. За счет успешно растущего подроста сформировался ярус более молодой липы, количество которой с каждым годом увеличивается. Очевидно, что в будущем она займет в составе древостоя место сосны. Изменения в составе нижних ярусов растительности, в основном, связаны с разрастанием липы. С одной стороны, многие светолюбивые виды растений выпали из состава яруса. С другой - происходит некоторая «мезофитизация» напочвенной растительности, заключающаяся в увеличении проективного покрытия и встречаемости типичных мезофитов. Эксперимент с определением почвенного запаса семян позволил взглянуть в прошлое этого участка леса. Не только обнаружили в большом количестве семена видов растений, которые встречаются и сейчас, но в минимуме и обычно не цветут и не плодоносят из-за сильного затенения. Проросли семена видов растений, которых вообще нет сейчас в составе яруса. Еще один интересный факт. Чтобы вызвать осветление под пологом леса, мы вырубали лещину и тут же сжигали. Через год вокруг каждого кострища появился бордюр из молодых растений вики собачьей. В центральных частях кострищ, где в течение нескольких часов сохранялась очень высокая температура, семена, покоящиеся в почве на глубине 5–10 см погибли. По краю же действия огня повышение температуры вызвала так называемую скарификацию семян (разрушение их прочной оболочки) и их массовое прорастание. Этот вид в момент эксперимента также в лесу почти не встречался. Из этого следует вывод, что ранее лес был разрежен, в нем был совершенно иной световой режим, допускающий успешный рост светолюбивых видов, явно несвойственных исходной для этого местообитания растительности. Липу перестали рубить, в лесу больше не пасется скот, в результате чего лес постепенно устраняет чуждые для него виды. Идет процесс, который можно назвать «антропогенно-демутационным», причем относящимся к категории «эндо-экогенных» (лес восстанавливается, меняясь в результате своей собственной жизнедеятельности, но первоисточником этих изменений является человек).

Дуб под пологом сосны не растет столь успешно как липа, но тем не менее также образует второй ярус (средняя высота 13–14 м) и в совокупности с растущей под его пологом липой также создает затенение настолько сильное, что естественное возобновление сосны исключено. Характерная деталь подпологовой растительности – разрастание крупномерной (диаметр более 6 см) рябины, что впрочем, присуще многим участкам леса; за время наблюдений ее численность увеличилась в 10 раз. В целом видовой состав подлеска почти не изменился, хотя несколько трансформировалось ценотическое значение отдельных пород. Нет существенных изменений и в структуре травяно-кустарничкового покрова, но и здесь происходит мезофитизация, которую мы объясняем увеличением затенения. С 15 до 5% уменьшилось проективное покрытие мохового покрова; изменился его видовой состав.

Можно предположить, что рубками и интенсивным выпасом скота дуб и липа здесь были полностью (или почти полностью) истреблены и только сейчас они постепенно возвращаются в свои прежние местообитания. Позже здесь появятся сопутствующие им представители дубравного флористического комплекса.

На обследованной территории есть участки, где распад сосновой части древостоя принял катастрофический характер и составил 40–45% по сравнению с началом наблюдений. Через два-три десятилетия здесь останутся только отдельные сосны, возвышающиеся над пологом лиственных деревьев, которые в отличие от сосны достаточно устойчивы и увеличили свою численность (береза – в 2 раза, липа – в 5 раз). Липа преобладает и в составе подроста; есть также дуб, клен остролистный и даже ель, но совершенно отсутствует сосна. В перспективе – березово-липовый лес с многопородным подлеском, в котором помимо рябины, также быстро увеличивающей свое обилие, будут расти лещина, черемуха, жимолость, бересклет бородавчатый, крушина, бузина, ирга. Местами кустарники создают почти непроходимые заросли.

В сосняках-брусничниках отпад сосны составил около 35%, причем место сосны занимает береза, в настоящее время растущая во втором ярусе (на участке, где длительное время ведутся наблюдения, ее численность выросла в 8 раз, а запас стволовой древесины – в 30 с лишним раз). И здесь разрастается кислица, занимающая место прежнего доминанта – брусники. Лес «движется» в направлении березняка с пологом из крупномерной рябины, и вполне вероятно, что эта смена произойдет через 40–50 лет.

Трудно поверить, что сосновые леса в традиционных местах их обитания (на песчаных и супесчаных почвах речных террас) сменят лиственные леса, но выявленные тенденции в сукцессионной динамике лесов свидетельствуют об этом достаточно убедительно. Более того, можно предположить, что формируются леса, которых никогда раньше не было. Сосновые леса возникали и поддерживались не только благодаря человеку. Был еще один мощный фактор, который в центре Русской равнины за последние десятилетия почти полностью устранен – периодически проходящие по лесам пожары, как верховые, так и низовые. Горят сфагновые болота, но пожары в лесах очень быстро гасят – при современной густой заселенности и застроенности это необходимо. Прежде пожар в лесу был явлением естественным, нередко его причиной была молния. Верховые пожары создавали поверхности, открытые для заселения лесом, сосна принадлежит к числу пионерных пород. Низовые пожары устраняли растительность нижних ярусов, мешавшую появлению и успешному развитию соснового подроста. Теперь огонь, игравший прежде столь значительную роль в жизни хвойных лесов, выпал из числа действующих факторов. Дальнейшие наблюдения на постоянных пробных площадях покажут, как будут меняться сосновые леса в последующие годы.

Возможно, кого-то удивит сделанный нами вывод о неустойчивости многих сосновых лесов на территории центра Русской равнины. Но высказано предположение (Абатуров, Антюхина, 2000), что столь же неустойчивыми могут быть и еловые леса. Ранее подобную точку зрения высказывал С.Ф. Курнаев (1968), считавший, что формирование так называемых субнеморальных и неморальных ельников связано с массовой вырубкой липы и интенсивным выпасом в лесу и что при устранении действия этих факторов можно ожидать формирования второго яруса из липы.

Наблюдения на постоянных пробных площадях в течение многих лет ведутся нами и в лиственных лесах Подмосковья. В липняках нет никаких признаков, которые указывали бы на смену липы какой-либо иной древесной породой. Практически никаких существенных изменений не произошло в мощно развитом травяном покрове; отмеченные различия имеют скорее флюктуационный, а не сукцессионный характер. Однако анализ почвенного запаса семян показал, что ранее этот ярус имел иной облик. По-видимому, древостой был менее сомкнут, здесь выпасался скот, и в составе травяного покрова было немало лугово-лесных видов. В соответствии с существующими лесоводственными канонами мы должны назвать эти липняки производными (точнее – устойчиво-производными) от еловых, но сейчас эти липняки значительно устойчивее сосняков и ельников, считает. Впрочем, А.В. Абатуров считает, что и они не станут конечной стадией естественного развития наших лесов, поскольку липа слабо возобновляется семенным путем, и со временем превращаются в редины с единичным участием перестойной ели и подлеском из лещины.

Трудно сделать вывод о будущем современных березняков, хотя бы уже потому, что в большинстве своем они еще очень молодые и поэтому устойчивы. Многие березняки сформировались в военные и послевоенные годы на забрасываемых пашнях и огородах. Наблюдения на пробных площадях говорят о том, что они

будут сохраняться еще в течение длительного времени даже в условиях интенсивного техногенного загрязнения и высоких рекреационных нагрузок. Однако в ряде случаев общее состояние березы постепенно ухудшается – все большее число деревьев из здоровых становятся ослабленными и сильно ослабленными. Там, где в березняках в составе древостоев или возобновления есть липа, она будет постепенно усиливать свои позиции и вполне возможно, что когда-нибудь заменит березу.

Осинники встречаются сейчас довольно часто участками разных размеров. Трудно предсказать их будущее; скорее всего без хозяйственного вмешательства они сменятся зарослями лещины, которая сейчас формирует не слишком густой подлесок.

Очевидно, что проводимые нами исследования, несмотря на их большую длительность, пока не могут дать достоверные ответы на все возникающие вопросы. Но несомненно и другое – к расшифровке сукцессионной динамики лесных сообществ нужно подходить, отчетливо представляя все многообразие факторов, которыми она определяется, обязательно учитывая возможное значение **фактора исторического**.

Литература

- Абатуров А.В., Антюхина В.В. Динамика ельников на территории лесопаркового защитного пояса Москвы // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 86–115.
 Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 358 с.
 Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 5. М., 1984. С. 139–232.
 Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 458–486.

ПОДПОЛОГОВОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В РАЗЛИЧНЫХ ФОРМАЦИЯХ ЭКСПЛУАТАЦИОННЫХ ЛЕСОВ БОРИСОВСКОГО РАЙОНА БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Рябцев И.С., Магид И.М.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

В настоящее время большая часть лесостепной зоны распахана, лесистость большинства областей не превышает 10%. Небольшие участки условно-естественных старовозрастных лесов сохранились только на охраняемых территориях. Более широко распространены леса, подвергающиеся интенсивному лесохозяйственному использованию, представленные, в основном, молодыми и средневозрастными насаждениями. Изучению лесной растительности заповедных территорий посвящено значительное количество исследований (Нешатаев, 1986; Рыжков, 2001; Романовский и др., 2004), тогда как эксплуатационным лесам уделялось меньше внимания. Для понимания общей картины состояния лесной растительности в лесостепи необходимо изучение лесов с разными режимами природопользования. Одним из важнейших аспектов лесоведения является изучение процесса естественного лесовозобновления и факторов, влияющих на развитие подроста. Целью данного исследования является оценка подпологового возобновления широколиственных пород в различных формациях эксплуатационных лесов Борисовского района Белгородской области.

В Борисовском районе находится один из участков заповедника «Белогорье» – дубрава «Лес на Ворскле», более полувека являющаяся научной и учебной базой Ленинградского университета. Растительность «Леса на Ворскле» подробно изучалась, сведений же о состоянии растительного покрова других лесных массивов района практически нет. Нами были исследованы 9 лесных массивов площадью от 14 до 1489 га, на территории которых проводятся лесохозяйственные мероприятия. Практически все исследованные насаждения представлены искусственными посадками или порослевыми послерубочными лесами. Их возраст не превышает 80 лет. Наиболее широко распространенной формацией являются дубняки из *Quercus robur* L. Они занимают разнообразное местообитание – плакорные участки, склоны балок («байрачные леса»), надпойменные террасы. Ясенники из *Fraxinus excelsior* L. приурочены к наиболее возвышенным элементам рельефа. Липняки из *Tilia cordata* Mill., преимущественно порослевые, формируются в основном на месте выборочных дубовых рубок, по склонам, а также при зарастании днищ яров и полей. Сосняки из *Pinus sylvestris* L., представленные в Борисовском районе исключительно посадками, занимают песчаные надпойменные террасы. Они подвержены рекреационному использованию, что приводит к регулярным пожарам. Березняки из *Betula pendula* Roth. также представлены преимущественно посадками, но встречаются и естественные древостои, образовавшиеся при зарастании вырубок. Осинники из *Populus tremula* L. развиваются при зарастании сплошных рубок.

Для оценки подпологового возобновления широколиственных пород в различных формациях исследовали видовое разнообразие и обилие подроста. На пробных площадях 20×20 м выполняли геоботанические описания лесных фитоценозов (Ипатов, 2000). Учет подроста производили отдельно по каждой

породе методом прямого пересчета числа особей на всей пробной площади, разделяя его при этом по классам высоты: мелкий подрост (0–0,5 м); средний подрост (0,5–2 м) и высокий подрост (2–5 м). Численность подростка оценивали по шкале обилия (Атрохин, Кузнецов, 1989): «единично» – <250 особей на га; «редко» – 251–2000; «средней густоты» – 2001–8000; «обильно» – 8001–13000; «очень обильно» – > 13000.

Как показали исследования, наибольшее видовое разнообразие подростка отмечено в сосняках и березняках (рис. 1), что связано, прежде всего, с высокой подпологовой освещенностью (сквозистость 30–50%), так как именно освещенность является лимитирующим фактором для развития подростка (Рыжков, 2001). Кроме того, и сосна, и береза являются слабыми эдификаторами. В данных формациях присутствует даже подрост наиболее светолюбивых мелколиственных пород (осины и березы). Наименьшее разнообразие подростка в относительно светлых ясенниках объясняется наличием во втором ярусе значительного количества клена остролистного (*Acer platanoides* L.), создающего сильное затенение. Высокое видовое разнообразие подростка в дубняках, при более разреженном втором ярусе, достигается за счет подростка пород 2-й величины: груши обыкновенной (*Pyrus communis* L.), яблони лесной (*Malus sylvestris* Mill.), черемухи обыкновенной (*Padus avium* Mill.). Присутствие в большинстве формаций интродуцированных видов: клена ясенелистного (*Acer negundo* L.), дуба красного (*Quercus rubra* L.), ясеня пенсильванского (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), белой акации (*Robinia pseudoacacia* L.) свидетельствует об активном вмешательстве человека в процесс формирования данных сообществ.

По количеству подростка широколиственных пород также лидируют березняки (10600 шт./га), однако в них много мелкого подростка, характеризующегося низкой выживаемостью (рис. 2). В сосняках наблюдается иная картина – при небольшой общей численности подростка количество мелкого, среднего и высокого подростка примерно одинаково. Различия сосняков между собой достаточно велико. Присутствие подростка определенных пород в одних сосновых массивах и отсутствие его в других связано, прежде всего, с видовым составом ближайших лиственных насаждений, откуда могут долетать семена. Небольшое количество подростка в одних насаждениях обусловлено изолированностью их от лиственных массивов и, следовательно, сложностью попадания вегетативных и генеративных зачатков. В других массивах возобновление древесных пород подавляется присутствием сомкнутого яруса подлеска из малины (*Rubus idaeus* L.) и бузины (*Sambucus nigra* L.), затеняющего подрост, или развитием плотной злаковой дернины, препятствующей прорастанию семян. В сосняках, активно посещаемых местным населением, основной причиной низкой численности подростка являются периодические пожары. В то же время в сосняках отмечается высокая выживаемость подростка, связанная, прежде всего, с благоприятными условиями подпологовой освещенности (средняя сквозистость 40–50%). Константность подростка большинства пород в сосняках низкая – 15–60% (рис. 3), что обусловлено их неоднородностью. Повсеместно распространен только подрост дуба, однако количество его невелико (не более 2000 шт./га). Преобладает высокий подрост, растущий на участках, где высота подлеска не превышает 1–1,5 м. Подрост ильма (*Ulmus glabra* Huds.) встречается реже (константность 83%), однако в некоторых сообществах, его обилие выше, чем у дуба (до 8000 шт./га).

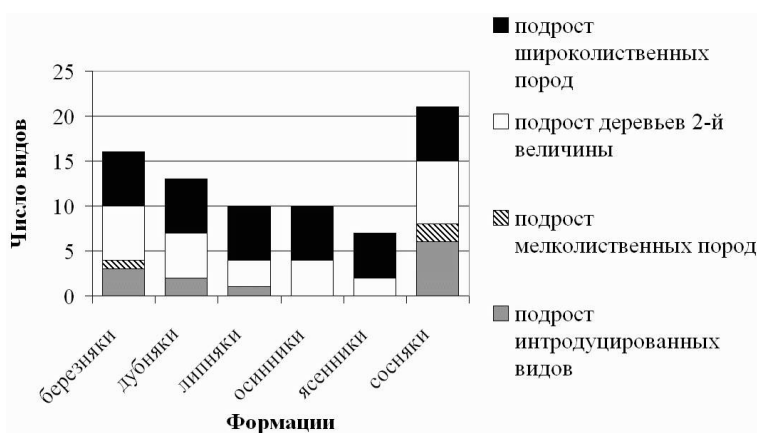


Рис. 1. Видовое разнообразие подростка в различных формациях

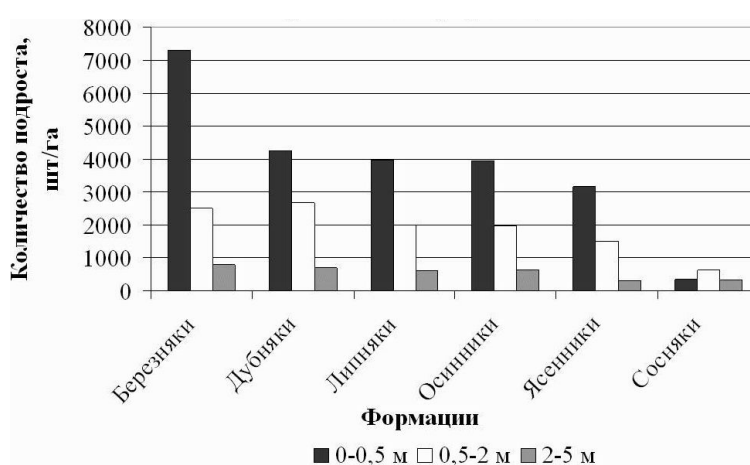


Рис. 2. Количество подростка широколиственных пород в различных древесных формациях

Формации широколиственных пород по общему количеству подроста, а также соотношению численности мелкого, среднего и высокого подроста между собой различаются незначительно, что объясняется сходными условиями развития подроста, в первую очередь низкой подпологовой освещенностью (средняя сквозистость 10–20%). Ясенники наиболее однородны по представленности подроста. Повсеместно в них распространен подрост липы, ясеня, клена остролистного и клена полевого (*Acer campestre* L.). Наибольшее обилие отмечено у подроста клена остролистного и клена полевого (до 8000 шт./га), тогда как подроста липы и ясеня немного. Подрост дуба в данной формации не зафиксирован (рис. 3). В дубняках, напротив, наблюдается значительная неоднородность сообществ. Повсеместное распространение подроста ни для одной породы не зафиксировано. Наиболее широко распространен подрост ильма (константность 87%) и клена остролистного (константность 80%), причем обилие клена в некоторых сообществах очень велико и достигает 13 000 шт./га. Константность подроста клена полевого несколько ниже (70%), однако численность его в большей части сообществ значительна (2000–8000 шт./га). Подрост дуба представлен единичными экземплярами (рис. 3).

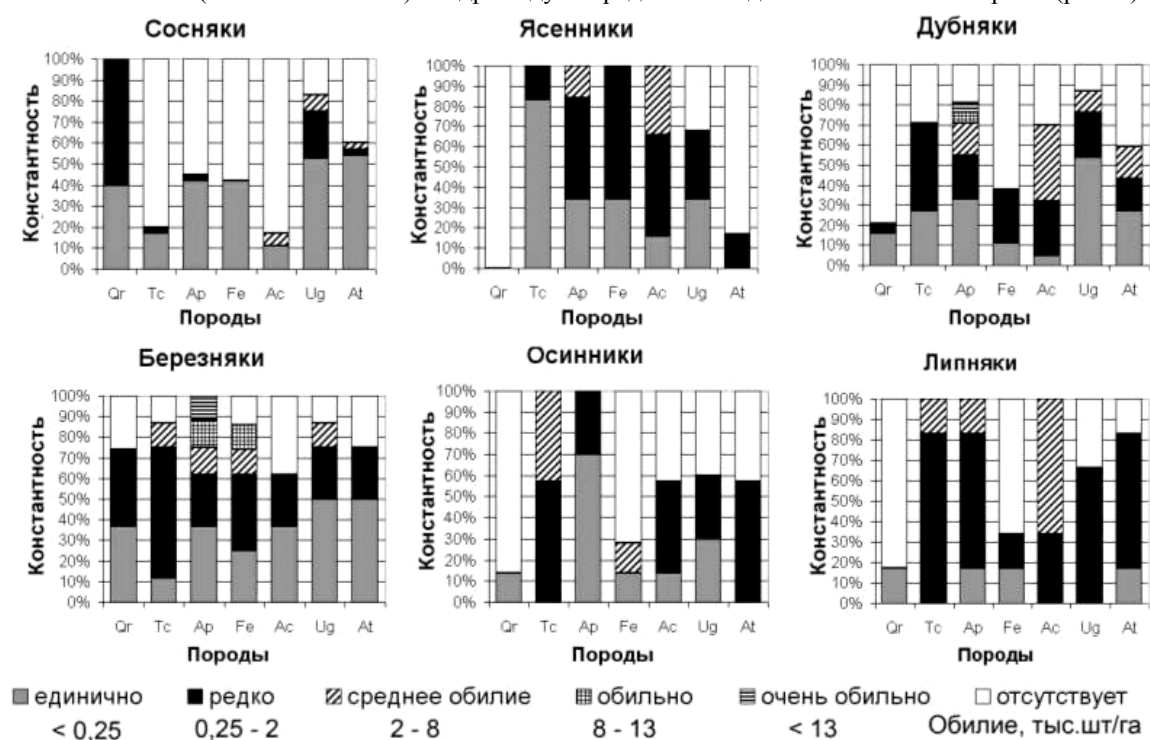


Рис. 3. Константность подроста широколиственных пород с учетом его обилия в различных формациях эксплуатационных лесов Борисовского района.

Qr – *Quercus robur*; Tc – *Tilia cordata*; Ap – *Acer platanoides*; Fe – *Fraxinus excelsior*; Ac – *Acer campestre*; Ug – *Ulmus glabra*; At – *Acer tataricum*

В березняках высокая константность подроста – 60–100% отмечена у всех пород. Максимальное количество подроста зафиксировано у клена остролистного (более 13 000 шт./га), при этом и распространен он повсеместно. Весьма обилен также подрост ясеня. Количество подроста дуба, клена полевого и клена татарского (*Acer tataricum* L.) менее значительно (см. рис. 3).

Что касается распространения подроста в липняках и осинниках – то, прежде всего, следует отметить их сходство (рис. 3), обусловленное наличием в осинниках сомкнутого второго яруса из липы. В обеих формациях повсеместно распространен подрост липы и клена остролистного, причем обилие подроста липы в осинниках выше. Представленность подроста остальных пород и в липняках, и в осинниках примерно одинаковая. Исключение составляет только подрост клена полевого, повсеместно распространенный в липняках, причем в большинстве сообществ его обилие велико (2000–8000 шт./га).

Особо следует отметить отсутствие подроста породы-эдикатора древесного яруса почти во всех исследуемых формациях. Для развития подроста светолюбивых пород (березы, осины, сосны, дуба) освещенность под пологом материнского древостоя недостаточна. Препятствует развитию подроста также конкуренция с подлеском и злаковой дерниной. В сосняках подрост сосны появляется только на вырубках и опушках, а также на гарях, где уничтожается напочвенный покров, подлесок и подрост лиственных пород. Исключение составляют липняки и ясенники. В липняках теневыносливая липа активно возобновляется вегетативно, причем количество ее высокого перспективного

подроста значительно. В ясенниках же преобладает мелкий семенной подрост ясеня, выживаемость которого очень низкая, что обусловлено возрастанием светолюбия ясеня с возрастом (Попадюк и др., 1994).

Прогнозируя дальнейшую судьбу исследуемых формаций, можно предположить, что березняки и осинники достаточно скоро сменятся широколиственными древостоями с доминированием липы мелколистной, клена остролистного и клена полевого. В сосновых насаждениях, где пожары редки, в древостой могут выйти ильм и клен ясенелистный. В сосняках, подверженных регулярным пожарам, имеет шанс выйти в древесный ярус только подрост дуба, устойчивый к воздействию огня (Lanham et. al., 2002). В дубняках же, напротив, благонадежный подрост дуба отсутствует и следует ожидать замены существующего дубового древостоя на древостой, сложенный преимущественно липой, кленом остролистным и кленом полевым. Единственной формацией, способной к естественному самовозобновлению, являются липняки. Однако в эксплуатационных лесах данные насаждения, как правило, не имеют возможности развиваться естественным путем и, достигнув возраста спелости, они вырубаются, а затем возобновляются посадкой лесных культур, порослевым способом или проходят через стадию мелколиственных формаций.

Литература

- Атрохин В.Г., Кузнецов Г.В. Лесоводство. М., 1989. 399 с.
 Ипатов В.С. Методы описания фитоценоза. СПб., 2000. 53 с.
 Неиштаев Ю.Н. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника «Лес на Ворскле» // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л., 1986. С. 32–48.
 Попадюк Р.В., Чистякова А.А., Чумаченко С.И., Евстигнеев О.И., Заугольнова Л.Б. Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.
 Рыжков О.В. Состояние и развитие дубрав центральной лесостепи. Тула, 2001. 182 с.
 Романовский М.Г., Мамаев В.В., Селочник Н.Н., Жиренко Н.Г. Экосистемы Теллермановского леса. М., 2004. 340 с.
 Lanham J.D., Keyser P.D., Brose P.H., Van Lear D.H. Oak regeneration using the shelterwood-burn technique: management options and implications for songbird conservation in the southeastern United States // Forest Ecology and Management. 2002. № 155. P. 143–152.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАЛЬЦИФИЛЬНЫХ БОЛОТ ЛАТВИИ

Салминя Л.Г.

Саласпилс, Институт биологии Латвийского университета, лаборатория геоботаники

Кальцифильные болота являются одним из самых редких типов болот в Латвии, которые распространены главным образом на территории Приморской низменности в западной части страны и в долине реки Абава и её притоков. Площадь кальцифильных болот и богатых низинных болот в Латвии примерно 1500 га и самое большое кальцифильное болото, болото Платене, занимает 230 га. Кальцифильный характер болот главным образом связан с неглубоким залеганием девонских доломитов и также накоплением известняковых отложений.

Нами изучено 19 кальцифильных болот и, по методике Браун-Бланке (Braun-Blanquet 1964; Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), сделано 485 описаний растительности. Площадь пробной площадки составляла 1 м² или 4 м² в местах с явно выраженным кустарничковым ярусом. По системе Центрально-европейской школы классификации растительности (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974; Dierssen, 1996; Ellenberg, 1996) нами выделено 12 ассоциаций: *Schoenetum ferruginei*, *Caricetum davallianae*, *Caricetum buxbaumii*, *Cladietum marisci*, *Eleocharitetum quinqueflorae*, *Chrysohypno-Trichophoretum alpini*, *Caricetum lasiocarpae*, *Caricetum hostianae*, *Caricetum panicea* и *Caricetum elatae*. Растительные сообщества с доминирующими *Myrica gale* или *Sesleria caerulea* пока ещё не выделены в ранге ассоциации поскольку число описаний невелико. *Schoenetum ferruginei*, *Caricetum davallianae*, *Caricetum buxbaumii*, *Caricetum hostianae*, *Cladietum marisci* и *Eleocharitetum quinqueflorae* являются типично кальцифильными сообществами, но *Caricetum panicea*, *Caricetum lasiocarpae*, *Chrysohypno-Trichophoretum alpini* и *Caricetum elatae* в Латвии может иметь как характер кальцифильных, так и некальцифильных растительных сообществ. По нашим данным, *Schoenetum ferruginei*, *Caricetum davallianae* и *Caricetum buxbaumii* являются самыми редкими ассоциациями кальцифильных болот Латвии. Среднее число видов колеблется от 6,3 в *Caricetum panicea* до 22,6 в *Schoenetum ferruginei*. Максимальное число видов – 26 было установлено в ассоциации *Schoenetum ferruginei*. Моховой ярус хорошо выражен только в описаниях сделанных на более влажных местах, где проективное покрытие мхов образует в среднем 50%. В моховом ярусе доминирует *Campylium stellatum*, *Drepanocladus revolvens* или *Scorpidium scorpioides*. Травяной ярус обычно гомогенный, с одним доминирующим видом, который и является характерным видом ассоциации. Кустарничковый ярус ярко

выражен только в сообществе с *Myrica gale* или в местах сильно подвергнутых мелиорации, тогда в последних обильно произрастают *Salix cinerea* и *Betula pubescens*, а в травяном ярусе доминирует *Molinia caerulea*. Поскольку работа над изучением растительности кальцифильных болот Латвии продолжается, данный материал представляет только короткий очерк первых результатов.

Данные исследования финансированы Европейским социальным фондом (ESF) в рамках проекта «Опора научной деятельности докторантов и юных научных сотрудников в Латвийском университете».

Литература

- Braun – Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Wien, New York, 1964. 865 S.
 Dierssen K. Vegetation Nordeuropas. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1996. 385 p. Ellenberg, H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Auflag. Stuttgart, 1996. 1095 S.
 Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. New York, 1974. 879 p.

К 100-ЛЕТИЮ ТЕРМИНА «ПОЛУПУСТЫНЯ»

Сафронова И.Н.

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

100 лет назад Н.А. Димо и Б.А. Келлер (1907) использовали термин «полупустыня» по отношению к растительному покрову северо-восточной части возвышенности Ергени, охарактеризовав его как комплекс полупустынных, пустынных и степных сообществ. Термин широко вошел в русскую научную, учебную и справочную литературу. Однако со времени возникновения и до сих пор его содержание достаточно неопределенно и разными специалистами (геоботаниками, ландшафтоведомы, почвоведомы, климатологами, экологами и т. д.) понимается по-разному.

По Б.А. Келлеру (1923, 1938), полупустынный тип растительности занимает промежуточное положение между степным и пустынным типами и связан с ними многочисленными переходами. Сообщества полупустынного типа характеризуются разреженностью, низкорослостью, в них наряду со степными злаками (типчаком – *Festuca valesiaca*, ковылями – *Stipa* spp., тонконогом – *Koeleria cristata*) большую роль играют пустынные полукустарнички – полыни – *Artemisia* spp., прутняк – *Kochia prostrata*. В своем распространении они связаны со светло-каштановыми почвами.

Некоторые исследователи объединяли в полупустынную зону территории не только со светло-каштановыми, но и бурыми почвами, называя и те и другие полупустынными. Вопрос о зональном положении бурых почв долгое время среди почвоведов был дискуссионным. С конца 60-х годов XX века казахские почвоведы бурые почвы относят к пустынному типу (который делится на два подтипа: бурые и серо-бурые), а светло-каштановые – к степному (Котин, 1967; Новикова и др., 1968; Успанов, Фаизов, 1971). Процесс почвообразования в полосе бурых почв протекает совершенно в особых биоклиматических условиях, существенно отличающихся от процесса почвообразования в полосе каштановых почв. Для степных почв характерно наличие дернины, так как основу растительного покрова составляют дерновинные злаки. Светло-каштановые почвы представляют собой самый южный подтип каштанового типа и обладают всеми признаками степных почв. Они пригодны для возделывания засухоустойчивых сельскохозяйственных культур. При искусственном орошении являются пахотно-пригодными землями и не нуждаются в проведении предварительных мелиоративных мероприятий. Солонцеватые светло-каштановые почвы используются как пастбищные угодья. Бурые почвы, как и другие пустынные почвы, лишены дернины, вместо нее формируется трещиноватая корка. По количеству гумуса и ряду других признаков они более сходны с серо-бурыми, чем со светло-каштановыми, характеризуются устойчивым летним биологическим покоем (Боровский и др., 1969; Федорович, 1969; Фаизов, 1970).

Одним из основных критериев выделения полупустынной зоны Н.А. Димо и Б.А. Келлер считали комплексность почвенного и растительного покровов. В комплексах полукустарничково-дерновиннозлаковые ценозы приурочены к светло-каштановым почвам, полукустарничковые (пустынные, по их мнению) – к солонцам. Согласно современным данным, комплексность не является атрибутивным свойством полупустыни (Николаев и др., 1998). Комплексная структура – обычное явление для степной и пустынной зон и связана с засоленностью почв, сухостью климата, огромным испарением, большим дефицитом влаги и ее перераспределением по элементам микрорельфа.

Изменилось представление и о полукустарничках. Эта жизненная форма, господствуя в пустынях, характерна также и для степной зоны, где полукустарничковые сообщества формируются в определенных экологических условиях (на засоленных и каменисто-щебнистых почвах), причем некоторые виды полукустарничков не выходят за пределы зоны.

Широкое распространение полукустарничковых ценозов в районе работ Н.А. Димо и Б.А. Келлера объясняется широким распространением солонцеватых почв и солонцов, т. е. особенностью природных условий этого района, кроме того, как писал об этом в своих работах Б.А. Келлер (1923, 1938), наличием залежей и пастбищ на больших площадях.

Ведущим физико-географическим фактором является климат. Следует отметить, что в полосе светло-каштановых почв максимум количества осадков наблюдается летом, как во всей степной зоне, а в полосе бурых почв – весной. Казахские климатологи считают, что данную климатическую зону можно было бы назвать пустынно-степной или зоной сухих степей (Кузнецов, 1959).

Определение полупустынного типа растительности Б.А. Келлера (1923, 1938) не получило признания геоботаников (Прозоровский, 1940; Левина, 1959; Лавренко, 1980; и др.). Отсутствие зонального типа растительности, отсутствие специфических видов во флоре (Левина, 1964), говорит о том, что растительный покров полупустыни лишен характерных признаков (Вальтер, 1975), и возникает вопрос, стоит ли выделять зону полупустыни? Тем более что крупнейший знаток аридной растительности академик Е.М. Лавренко полупустыни Б.А. Келлера назвал опустыненными степями и территорию их распространения рассматривал как южную подзону степной зоны (Лавренко, 1940, 1947, 1954, 1956, 1970, 1980; Лавренко и др., 1991).

Неопределенность содержания термина приводит к его неправильному применению (вплоть до появления полупустынь в северо-восточном Забайкалье в долине р. Чара по данным из Интернета).

Неудачен термин «полупустыня» не только по содержанию, но и с номенклатурной стороны. Как справедливо отмечает Н.В. Павлов (1948), данный термин ничего не говорит о сути. Он определяет только неполноту одного из типов растительности, (в то время как термин «лесостепь» указывает на смешанный характер образования) и мог бы быть заменен термином «полустепь» (что, с моей точки зрения, было бы лучше, так как более правильно отражало бы зональную принадлежность территории – не к пустынной, а к степной зоне).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 07-04-00353).

Литература

- Боровский В.М., Успанов У.У., Шувалов С.А. при участии М.А. Глазовской и Ю.Г. Евстифеева. Почвы // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Казахстан. М., 1969. С. 191–221.
- Вальтер Г. Аридные области Центральной Азии // Растительность Земного шара. М., 1975. Т. 3. С. 187–293.
- Димо Н.А., Келлер Б.А. В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Саратов, 1907. 532 с.
- Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь // Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж, 1923. Вып. 1. 183 с.
- Келлер Б.А. Главные типы растительности СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 133–181.
- Кузнецов А.И. Климатические зоны // Климат Казахстана. Л., 1959. С. 64–89.
- Лавренко Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1940. Т. 2. С. 1–265.
- Лавренко Е.М. Евразийская степная область // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. С. 95–110.
- Лавренко Е.М. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники. М.; Л., 1954. Вып. 1. С. 155–191.
- Лавренко Е.М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1:4 000 000. М.; Л., 1956. Т. 2. С. 595–730.
- Лавренко Е.М. Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 12. С. 609–625.
- Лавренко Е.М. Степи // Растительность Европейской части СССР. Л., 1980. С. 203–272.
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л., 1991. 145 с.
- Левина Ф.Я. К вопросу о зональности и подразделении европейских полупустынь // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 8. С. 1051–1061.
- Левина Ф.Я. Растительность полупустыни Северного Прикаспия и ее кормовое значение. М.; Л., 1964. 336 с.
- Новикова А.Г., Стороженко Д.М., Бикмухамедов М.А., Тюрменко А.Н. Почвы Актюбинской области // Почвы Казахской ССР. Алма-Ата, 1968. Вып. 11. 376 с.
- Котин Н.И. Почвы Уральской области // Почвы Казахской ССР. Алма-Ата, 1967. Вып. 9. 348 с.
- Павлов Н.В. Ботаническая география СССР. Алма-Ата, 1948. 712 с.
- Прозоровский А.В. Полупустыни и пустыни СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1940. Т. 2. С. 207–480.
- Успанов У.У., Фаизов К.Ш. О бурых и серобурых почвах пустынной зоны Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1971. № 2. С. 1–15.
- Фаизов К.Ш. Почвы Гурьевской области // Почвы Казахской ССР. Алма-Ата, 1970. Вып. 13. 352 с.
- Федорович Б.А. Природное районирование // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Казахстан. М., 1969. С. 289–307.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ КОМПЛЕКСНОГО АНАЛИЗА ЦЕНОФЛОРЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СИНТАКСОНОМИИ ТРАВЯНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Семенниченко Ю.А.

Брянск, Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского

Травяная растительность Южного Нечерноземья России в настоящее время достаточно хорошо изучена. Попытки ее классификации на доминантной основе предпринимались начиная с 40-х годов XX века (Виноградов, 1941; Луга Нечерноземья, 1984; Булохов, 1990). С 90-х годов обширные геоботанические исследования и созданный на кафедре ботаники БГУ фитоценоарий позволили представить многообразие травяной растительности с позиций эколого-флористической классификации (Булохов, 2001; Радченко, 1999; Семенниченко, 2006).

Сама по себе синтаксономическая схема достаточно информативно характеризует фитоценоотический покров. Однако важным и показательным сравнительным критерием качества синтаксономического построения может стать комплексный анализ ценофлоры, цель которого – представление флористических, ботанико-географических и экологических различий синтаксонов, отражение общего разнообразия растительности, ее экотопологической приуроченности, основных закономерностей распределения, фитоиндикационной ценности, степени нарушения и сукцессионного статуса, а также прогнозирование ее динамики. Как показывает практика синтаксономии, анализ ценофлоры в ряде случаев играет важную роль при вынесении синтаксономических решений (Булохов, 1993; Булохов, 2003).

Изучение травяной растительности проведено детально-маршрутным методом в течение 1999–2007 гг. в Судость-Деснянском междуречье – крупном староосвоенном регионе Южного Нечерноземья России, расположенном в центральной части Брянской области. Установлено 47 ассоциаций, 16 субассоциаций и 14 вариантов в составе 20 союзов, 15 порядков и 8 классов. Описаны 13 безранговых синтаксономических единиц (базальных и дериватных сообществ) (Семенниченко, 2006).

Ценофлора травяной растительности сформирована 465 видами сосудистых растений в составе 278 родов. Из них 106 видов (22,8%) – однодольные и 353 (75,9%) – двудольные растения. На споровые растения приходится 1,3% (6 видов). В составе 10 лидирующих семейств сосредоточено 64,3% видов ценофлоры (299 видов).

Флористическое разнообразие ассоциаций оценено как общее видовое богатство; с использованием показателей «аналитического» (α_1), «абсолютного синтетического» (α_2) и «относительного синтетического» альфа-разнообразия» (α_3) (Миркин и др., 1998, 2004); индексов флористического разнообразия Шеннона (H) и Симпсона (D), показывающих выровненность обилия видов в сообществах. Величина α_1 синтаксонов колеблется от 5,1 до 31,1 и достигает максимума в асс. *Agrimonia-Agrostietum tenuis* (31,1), представляющей оstepенные луга союза *Scabioso-Poion*. Минимальные значения отмечаются для ряда ассоциаций прибрежноводной бедной видами растительности илестых мелководий класса *Phragmiti-Magnocaricetea*: асс. *Butometum umbellati* (5,1), асс. *Sparganietum erecti* (5,8), асс. *Scirpetum lacustris* (6,0). Показатель α_3 колеблется от 0,1 до 2,1. Наименьшая гомотонность характерна для флористического состава асс. *Equisetetum fluviatilis* (2,1), что во многом объясняется распространением сообществ в широком спектре экологических условий от сырых лугов до открытых водоемов на глубинах до 0,4 м. Величина значений индекса Шеннона варьирует от 0,11 до 0,49; Симпсона – от 1,16 до 2,24. В наименьшей степени выровнено обилие видов в маловидовых сообществах асс. *Butometum umbellati* (H = 0,11; D = 1,16), в которых с различным обилием рассеянно встречаются всего 16 видов, причем обилие самого диагностического вида также сильно варьирует. Минимальная выровненность обилий характерна для сообществ асс. *Inulo britannicae-Allietum angulosi* (H = 0,39; D = 2,25). В них представлены сходные комбинации видов, однако их обилие достаточно широко изменяется. Общее видовое богатство ценофлоры варьирует от 6 (асс. *Nasturtietum officinalis*) до 122 (асс. *Agrimonia eupatoria-Poetum angustifoliae*) видов. Абсолютное синтетическое альфа-разнообразие синтаксонов как правило уменьшается на градиенте нарастания почвенного увлажнения, установленного методом экологических шкал (H. Ellenberg et al., 1992) – $r = -0,79$; $t_r > t_{st}$, $p < 0,05$. Наиболее маловидовые сообщества образуются чаще в местообитаниях с богатыми минеральным азотом почвами ($r = -0,67$; $t_r > t_{st}$, $p < 0,05$).

Анализ бета-разнообразия проведен методом кластерного анализа на основе матрицы значений индекса Сьеренсена-Чекановского для пар 47 ассоциаций. Синтаксоны материковых лугов ксерофитных и мезоксерофитных местообитаний (союзы *Scabioso-Poion*, *Hyperico-Scleranthion*, *Koelerion glaucae*, *Festucion valesiacae*) имеют высокую флористическую специфичность. Гигро-мезофитная и гигрофитная пойменная растительность (остальные союзы), напротив, в большей степени континуальна и формирует единое экологическое пространство. Кластерный анализ позволил выделить и синтаксономические экотоны: на уровне союза – сообщества союза *Cynosurion*, на уровне ассоциации – асс. *Inulo britannicae-Allietum* и т.д.

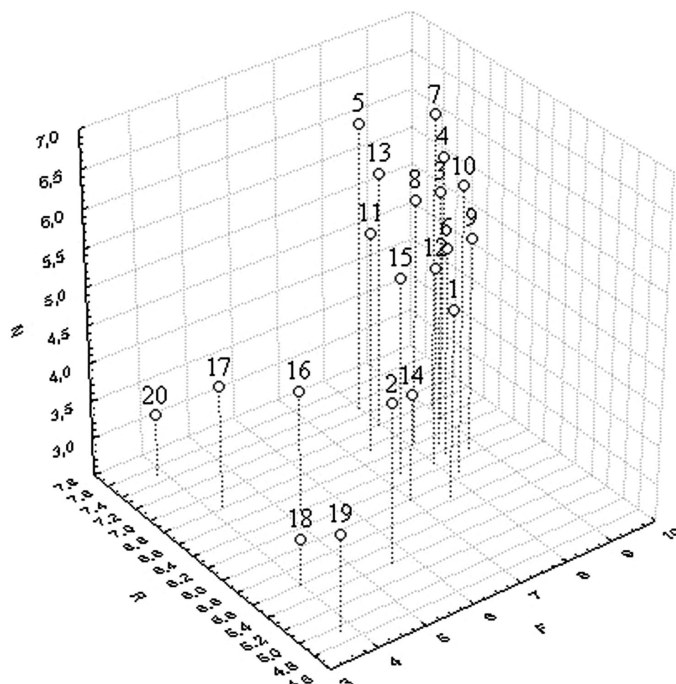
Ботанико-географический анализ проведен на уровне союзов с использованием понятий «геоэлемент» (Walter, 1977; Walter, Straka, 1970; Клеопов, 1990), «полизональный флористический комплекс» (Булохов, 2000) и «тип ареала» (Meusel et al., 1965). Ведущее положение в ценофлорах занимают виды полизонального комплекса

(39,1–91,5%) с преобладанием средиземноморско-бореальной группы (12,5–51,4%). Особенно многочисленны полизональные виды в ценофлорах союзов *Equisetion* (92,0%), *Sparganio-Glycerion* (87,5%), *Magnocaricion* (86,0%), *Cardamino-Montion* (88,1%), *Koelerion glaucae* (85,2%), что демонстрирует азональность растительности союзов. Характерной чертой мезо-ксерофитных лугов союза *Cynosurion* является появление в ценофлоре ксерофитных видов субпонтического геоэлемента (5,0%). Их доля в ценофлоре союза остепненных лугов *Scabioso-Poion* возрастает до 15,4%, а союза псаммофитной растительности *Hyperico-Scleranthion* – до 14,3%.

Степные виды понтического геоэлемента вносят заметный вклад в формирование сообществ союза *Festucion valesiacae* (21,5%). Доля субпонтических видов здесь еще выше (29,6%). Такое высокое остепнение не характерно для других союзов и подчеркивает экстразональность и ботанико-географическую уникальность сообществ союза в Судость-Деснянском междуречье. Обогащение степными видами характерно и для ценофлоры союза *Scabioso-Poion* (6,9%). Местообитания таких сообществ приурочены, как правило, к сухим балкам южной, юго-восточной и восточной экспозиций и коренным берегам рек. Миграция понтических и субпонтических видов по долинам рек идет достаточно далеко на север, о чем свидетельствуют данные о широком географическом распространении сообществ союза (Булохов, 2001; Радченко, 1999). В ценофлорах союза *Alopecurion* и других союзов, представляющих пойменную травяную растительность, остепнение практически не сказывается.

Отмечается тенденция к уменьшению доли циркумполярных видов по мере нарастания общей ксерофитности местообитаний от союза *Phragmition* (40,0%) к союзу *Festucion valesiacae* (3,8%). Для этого ряда характерно и нарастание континентальности ценофлор от неясных субокеанических (4,3) до температурных (5,0) (по Н. Ellenberg et al., 1992). Вместе с тем, по мере описанного выше «остепнения» в ценофлорах союзов *Scabioso-Poion* и *Festucion valesiacae* повышается роль европейских видов. Достаточно константна представленность в ценофлорах блоков еврозападноазиатских, еврозападносибирских, евроазиатских и восточноевропейских видов.

Эколого-биологический анализ проведен посредством анализа спектров жизненных форм и экобиоморф. Спектр жизненных форм по К. Раункье (1936) отличается доминированием гемикриптофитов в ценофлорах большинства союзов (32,9–86,7%), что отражает климатические условия региона и характерно в целом для травяных сообществ (Булохов, 2001). Присутствие гидрофитов максимально для союзов прибрежно-водной растительности *Phragmition* (41,8%) и *Oenanthion* (55,3%). В спектре жизненных форм по И.Г. Серебрякову (1964) представительна группа длиннокорневищных поликарпиков, наиболее характерных для сообществ класса *Phragmiti-Magnocaricetea*, а также более мезофитных пойменных лугов. По мере нарастания ксерофитности и остепнения ценофлоры длиннокорневищные вытесняются стержнекорневыми – более устойчивыми к условиям сильно прогреваемых, бедных органическим азотом и влагой почвам. В сообществах союза *Hyperico-Scleranthion* появляются виды-суккуленты (7,6%). Спектр экобиоморф (Лавренко, Свешникова, 1965) демонстрирует тенденцию нарастания ксерофитности местообитаний от союза *Phragmition* к союзу *Festucion valesiacae*. В состав ценофлор союзов прибрежно-водной растительности входит ряд гидроморфных видов, доля которых максимальна для союзов *Oenanthion* (30,9%) и *Cicution virosae* (31,6%). От союза *Filipendulion* к союзу *Festucion valesiacae* происходит существенная мезофитизация ценофлор с повышением роли мезоморфных видов с 3,8 до 43,8%. Наряду с этим нарастает ксерофитность, что проявляется в большом количестве ксероморфных видов в ценофлорах союзов *Scabioso-Poion* (13,0%), *Koelerion glaucae* (36,5%), *Hyperico-Scleranthion* (41,5%) и *Festucion valesiacae* (15,5%). Спектры хорошо диагностируют местообитания сообществ синтаксонов, что подтверждается данными их экологической оценки методом экологических шкал (рис.).



Экограмма союзов травяной растительности в трехмерном пространстве осей экологических факторов: влажности (F), кислотности (R), обеспеченности минеральным азотом (N) почвы (по Н. Ellenberg et al., 1992)

Обозначения союзов травяной растительности: 1 – *Elatini-Elleocaricion ovatae*, 2 – *Equisetion arvensis*, 3 – *Potentillion anserinae*, 4 – *Phragmition*, 5 – *Scirpion maritimi*, 6 – *Sparganio-Glycerion*, 7 – *Oenanthion*, 8 – *Magnocaricion*, 9 – *Cicution*, 10 – *Cardamino-Montion*, 11 – *Calthion*, 12 – *Agrostio-Beckmannion*, 13 – *Filipendulion*, 14 – *Molinion*, 15 – *Alopecurion*, 16 – *Cynosurion*, 17 – *Scabioso-Poion*, 18 – *Koelerion glaucae*, 19 – *Hyperico-Scleranthion*, 20 – *Festucion valesiacae*

Фитосоциологические спектры ценофлор с высоким разнообразием аффинных видов разных классов отражают распространение сообществ синтаксонов в широком спектре экологических условий. Наибольшее синтаксономическое разнообразие отмечается для классов *Phragmiti-Magnocaricetea* и *Molinio-Arrhenatheretea*. Отличительная черта ценофлор – присутствие видов синантропных классов (*Artemisetea vulgaris*, *Bidentetea tripartitae*, *Epilobietea angustifoliae*), а также видов с неясной синтаксономической приуроченностью. Среди них есть заносные виды, нередко ведущие себя агрессивно в естественных сообществах (*Echinocystis lobata*, *Heracleum sosnovskii* и др.). Для ряда синтаксонов установлены «антропогенные» варианты, объединяющие сообщества, ценофлора которых несет последствия вмешательства человека (выпас, рекреация и др.). Широко распространены сообщества синтаксонов неопределенного ранга (сообщества), формирующиеся, как правило, в изначально трансформированных или нарушенных человеком местообитаниях.

Таким образом, ценофлоры установленных синтаксонов достаточно четко дифференцируются в соответствии с условиями местообитаний и могут быть использованы в целях фитоиндикации. Комплексный анализ ценофлор демонстрирует самоостоятельность и эколого-флористическое своеобразие выделенных единиц растительности.

Литература

- Булохов А.Д. Типология лугов Южного Нечерноземья как основа экологической стратегии их использования // Тез. докл. науч.-практич. конф. Брянск, 1990. С. 98–100.
- Булохов А.Д. Фитоценология и флористика: анализ флоры в синтаксономическом пространстве // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 2. С. 201–209.
- Булохов А.Д. К проблеме ботанико-географического анализа флоры зонально-азональной растительности // Экология и охрана биологического разнообразия: Сб. науч. тр. Брянск: Изд-во БГУ, 2000. С. 21–22.
- Булохов А.Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.
- Булохов А.Д. Флористическое районирование и синтаксономия // Растительность России. 2003. № 5. С. 19–28.
- Василевич В.И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Санкт-Петербург, 1992. С. 162–168.
- Виноградов И.С. Растительные ассоциации заливных лугов Восточного Полесья (по наблюдениям в поймах р. Ипуты и Десны) // Ученые зап. Сев.-Осетинск. пед. ин-та. 1941. Т. 2. № 2. С. 3–40.
- Клеонов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 359 с.
- Лавренко Е.М., Свешникова В.М. Об основных направлениях изучения экоморф в растительном покрове // Основные направления современной геоботаники. Л., 1968. С. 10–15.
- Луга Нечерноземья / Под ред. А.Г. Воронова. М.: Изд-во МГУ, 1984. 160 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г. 2004. О роли классификации растительности для современной экологии // Журн. общ. биол. Т. 65. № 2. С. 167–177.
- Радченко Л.А. Синтаксономия как основа стратегии охраны растительного покрова ландшафтов лессовых равнин (в пределах Брянской области): Автореф. дис....канд. биол. наук. Брянск, 1999. 24 с.
- Семенецков Ю.А. Эколого-флористическая классификация как основа охраны флористического и фитоценологического разнообразия (на примере Судость-Деснянского междуречья): Автореф. дис.... канд. биол. наук. Брянск, 2006. 24 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Ellenberg H., Weber E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulsen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. 1992. 258 S.
- Meusel H., Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropaischen Flora. Bd. 1. Text, Karten. Jena, 1965. 583 s.
- Raunkier K. The life forms of plants and statistical plant geography being the collect papers. Oxford, 1936. 632 p.
- Walter H. Vegetationzonen und Klima: der okologischer Gliederung der Biogeosphäre. Studgart; Ulmar, 1977. 309 s.
- Walte, H., Straka H. Arealkunde. Froristisch-historische Geobotanik. 2. Aufl. Stuttgart, 1970. 478 s.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Смагин В.А.

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

На территории таежной зоны Европейской России представлены верховые сфагновые, лесные и открытые грядово-мочажинные и грядово-озерковые; переходные; аапа; низинные травяные и лесные болота. Краем ареала, на северной границе зоны, в неё заходят бугристые.

В таежной зоне бугристые болота представлены подтипом крупнобугристых болот (Юрковская, 1992). Встречаются либо в виде отдельных массивов, что редко в этой зоне, либо в виде отдельных болотных участков среди болот другого типа. Высокие бугры покрыты кустарничково-лишайниковыми сообществами, на бо-

лее низких, часто вытянутых в виде высоких гряд, произрастают кустарничково-сфагновые сообщества. Доминантом мохового яруса является *Sphagnum fuscum*, как правило, не образующий сплошного покрова. Значительная часть поверхности бугра занята лишайниками и зелеными мхами. Специфической особенностью сообществ является активная фитоценотическая роль *Vaccinium uliginosum*. Часто в состав сообществ входят *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Carex globularis*. Обычными доминантами кустарничкового яруса являются *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, на Кольском полуострове *Calluna vulgaris*, исчезающий к востоку от Белого моря. Во флористической классификации эти сообщества относятся к классу *Oxycocco-Sphagnetes*. В топях, занимающих пространство между буграми, называемых ерсеями, располагаются сообщества с разреженным травяным ярусом из *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*, *E. polystachion*, *Carex aquatilis*. Моховой ярус обычно образуют *Sphagnum lindbergii* и *S. majus*. Ерсеи бывают разной трофности, мезотрофные, индицируются присутствием *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*. Во флористической классификации, невзирая на трофность, все их сообщества включаются в состав союза *Rhynchosporion albae* класса *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Dierssen, 1982).

Встречающиеся в той же подзоне, северные аапа-болота по растительности мочажин сходны с бугристыми. Гряды их покрыты травяно-кустарничковой растительностью. Среди трав совместно произрастают виды с разными экологическими шкалами: *Rubus chamaemorus*, *Baeothryon cespitosum*, *Menyanthes trifoliata*, западнее Белого моря *Molinia caerulea*. Среди кустарничков преобладает *Betula nana*, на Кольском полуострове обилеи *Calluna vulgaris*, на северо-востоке *Chamaedaphne calyculata*. В моховом ярусе доминирует *Sphagnum fuscum*. Южнее, в подзоне средней тайги, доминирующая роль в травяном ярусе сообществ мочажин переходит к *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *Scheuchzeria palustris*. Типичными видами мочажин аапа-болот являются *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum jensenii*. На низких грядах доминирует *Sphagnum papillosum*, на евтрофных аапа-болотах – *S. warnstorffii*. Вблизи южной границы распространения аапа-болот обычными сообществами мочажин становятся очеретниково-вахтовые.

Верховые болота, покрытые сообществами с древесным ярусом из сосны, распространены по всей таёжной зоне. Южнее её границ они становятся господствующим по занимаемой площади типом. В северной тайге отдельных массивов этого типа мало. Сосново-кустарничково-сфагновые сообщества располагаются на периферии грядово-мочажинных верховых и аапа массивов. Несмотря на однообразие и бедность видового состава в нем происходит варьирование в широтном и меридиональном направлении. Для сообществ болот северной тайги характерно постоянное присутствие *Sphagnum fuscum*, *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*. *Sphagnum fuscum* и *Betula nana* исчезают из их состава в южной тайге, *Rubus chamaemorus* – вблизи границы с хвойно-широколиственной зоной. В пределах последней, из состава сообществ исчезает и *Empetrum nigrum*. Главным изменением, происходящим в меридиональном направлении, является исчезновение *Calluna vulgaris*, постоянного компонента сообществ в западной части России (Кузнецов, 2005). На Северо-Западе граница *Calluna vulgaris* на болотах проходит по р. Волхов, Ладожскому озеру. Сосново-кустарничково-сфагновые сообщества отличаются и по высоте и сомкнутости древостоя, с которым коррелирует и состав нижних ярусов. Качественные изменения происходят с рубежа: сомкнутость крон 0,4, высота 10 м. В сообществах отвечающим этим условиям в травяно-кустарничковом ярусе появляются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, становятся заметными в моховом ярусе *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Sphagnum russowii*. И наоборот, исчезают *Drosera rotundifolia*, *Andromeda polifolia*, становится редкой и малозаметной *Oxycoccus palustris*. В северной тайге, эти различия нивелируются. Во флористической классификации ранее эти сообщества относили к отдельному классу *Vaccinietea uliginosae*, сейчас в Европе принято рассматривать в ранге ассоциации **Ledo-Pinion** и вариантов асс. **Ledo-Sphagnetum fuscii**. Выпуклые грядово-мочажинные болота. Их массивы состоят из разных болотных участков, но главными, характерными для них, являются грядово-мочажинный и озерковый комплекс. Они распространены по всей таёжной зоне, от её северной границы до южной, выходя за её пределы. Их растительность варьирует в широтном и меридиональном направлении. Изменения в составе сообществ гряд близки к тем, что происходят в сосново-кустарничково-сфагновых сообществах. В меридиональном направлении на тех же рубежах происходит исчезновение *Calluna vulgaris*. Несколько дальше на восток продвигается *Sphagnum rubellum*, но и он в основном исчезает с болот в восточной части Ленинградской и Новгородской областей. По мере удаления от берегов Финского залива и Белого моря уменьшается покрытие и частота встречаемости лишайников, которые сходят на нет. В северной тайге сообщества гряд верховых болот во многом похожи, а зачастую и аналогичны, сообществам, покрывающим невысокие бугры. На них велика роль *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*. В западной части – *Calluna vulgaris*. Их отличительным признаком является присутствие *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Pleurozium schreberi*. Очень слаба фитоценотическая роль *Sphagnum magellanicum* (отсутствующего в западной части), *Oxycoccus palustris*, уступающей здесь место *O. microcarpus*. Род *Empetrum* представлен северным видом *E. hermaphroditum*. В моховом ярусе доминирует *Sphagnum fuscum*. Эти сообщества относятся к асс. *Empetro hermaphroditi* – *Sphagnetum fuscii* союзу *Oxycocco-Empetrium hermaphroditi* класса *Oxycocco-Sphagnetes*. По мере движения на юг видовой состав меняется. За

пределами средней тайги остаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*. В южной тайге редко можно встретить в их составе *Betula nana* и *Vaccinium uliginosum*, совместное произрастание которых является типичным для этих сообществ в средней тайге. В южной тайге *Sphagnum fuscum* утрачивает монодоминантную роль. В моховом ярусе чаще наблюдается триумвират доминантов: *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*. Эти сообщества относятся к другой ассоциации и союзу, **Ledo-Sphagnetum fusci** и **Sphagnion magellanici**. Вблизи границы южной тайги, в хвойно-широколиственной зоне, доминирование переходит к *Sphagnum magellanicum*. Вместе с *S. fuscum* исчезает и *Oxycoccus microcarpus*. За пределами таёжной зоны исчезают *Rubus chamaemorus* и *Empetrum nigrum*. Эти сообщества включаются в состав асс. **Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici** (Смагин, 2007а). В зональном направлении меняется и растительность мочагин. В северной тайге их занимают те же сообщества, что и олиготрофные ерсеи бугристых болот. Наряду с северными видами осок и *Baeothryon cespitosum*, их отличительными признаками является отсутствие или крайне редкая встречаемость *Scheuchzeria palustris*, *Drosera anglica*, *Oxycoccus palustris*. Начиная с подзоны средней тайги, господство в травяном ярусе переходит к *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*, или *Eriophorum vaginatum*, в менее сырых мочажинах. В моховом ярусе *Sphagnum balticum* замещает *S. lindbergii*. *S. majus* сохраняет свои позиции и в южной тайге. В направлении с запада на восток, в подзоне средней тайги, в мочажинах исчезает *Rhynchospora alba*, переходящая в мезотрофные мочажины аапа-болот. В хвойно-широколиственной зоне она продвигается на восток довольно далеко, по крайней мере, до Волги. Утрачивает фитоценотические позиции, хотя и продолжает встречаться, *Sphagnum cuspidatum*. Краем ареала заходит на территорию России *Sphagnum tenellum*. Местами, на болотах запада России, можно увидеть признаки изменения экологической амплитуды *Sphagnum magellanicum*, становящегося в Европе мочажинным мхом. Во флористической классификации все эти сообщества включаются в состав союза *Rhynchosporion albae*.

Низинные болота. На территории России проходит важная ботанико-географическая граница, разделяющая синтаксоны высокого уровня, к которым относят сообщества евтрофных болот. В западной её части, на болотах богатого известкового питания произрастают сообщества с набором центрально-европейских видов: *Schoenus ferrugineus*, *Carex hostiana*, *C. lepidocarpa*, *C. panicea*, *C. flava*, *Primula farinosa*, *Pinguicula vulgaris*, *Eriophorum latifolium*. Они отмечены на западе Псковской и Ленинградской областей. Они относятся к союзу **Caricion davallianae**, диагностической группой которого и являются перечисленные виды. Далее на восток на болотах богатого минерального питания произрастают сообщества иного состава. Их отличительным признаком является набор видов, включающий как типично болотные, так и луговые и лесные виды: *Carex appropinquata*, *C. diandra*, *Menyanthes trifoliata*, *Angelica sylvestris*, *Bistorta major*, *Rumex acetosa*, *Poa pratensis*, *Caltha palustris*, *Galium uliginosum*, *Saxifraga hirculus*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*. Также как и отсутствие диагностической группы **Caricion davallianae**. Эти сообщества включены в состав союза **Bistorto-Caricion diandrae** (Смагин, 2007б). В пределах тайги европейской России имеются как открытые, так и лесные евтрофные болота покрытые сообществами, содержащими перчисленное ядро видов. Причем лесные болота в подзоне средней тайги явно преобладают. Для них характерен древесный ярус небольшой высоты и сомкнутости, состоящий исключительно из сосны, или из сосны с примесью березы и ели. Болота напорного минерального питания с древесным ярусом из березы, преимущественно встречаются в западной части таёжной зоны. Эти сообщества отличаются от предыдущих не только по составу древесного яруса (ель и в них играет порой заметную роль), но и присутствием и обилием *Thelypteris palustris*, *Climacium dendroides*, *Sphagnum teres*, *S. squarrosum*, отсутствием болотных кустарничков, меньшей фитоценотической ролью *Sphagnum warnstorffii*. И совсем редко можно увидеть черноольховые болота ключевого питания. Низинные лесные болота намывного питания, покрытые березовыми и черноольховыми сообществами, встречаются чаще, хотя больших площадей в пределах зоны не занимают. Они характерны для более южных областей. Небольшие их массивы располагаются вдоль берегов рек и озер. Сообщества с древесным ярусом из березы и черной ольхи занимают лагги выпуклых верховых болот. Для них характерным является травяной ярус, состоящий из *Thelypteris palustris*. В чернольшатниках – из *Calla palustris*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Solanum dulcamara*. В березняках – из *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*. Во флористической классификации все сообщества лесных низинных болот принято относить к классу **Alnetea glutinosae**, являющимся, как и **Scheuchzerio-Caricetea nigrae** слишком широким по охвату. Открытые травяные и травяно-гипновые низинные болота, также больших площадей в таёжной зоне не занимают, но иногда встречаются в виде крупных приречных или приозерных массивов с мощной торфяной залежью. Наиболее типичным доминантом их сообществ является *Carex diandra*. В постоянно встречающемся ядре видов входят: *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Thyselium palustre*, *Galium palustre*, *Epilobium palustre*, *Equisetum fluviatile*. Моховой ярус либо отсутствует, либо его образуют гипновые мхи (*Hamatocaulis vernicosus*, *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*), либо состоит из мезоевтрофных видов сфагновых мхов (*Sphagnum squarrosum*, *S. teres*, *S. contortum*). Моховой ярус из сфагновых мхов сомкнутостью не отличается. Такие сообщества принято включать в состав союза **Caricion lasiocarpae** класса **Scheuchzerio-Caricetea nigrae**.

Крупноосоковые болота покрытые сообществами, с доминированием *Carex acuta*, *C. vesicaria* для болот региона не характерны и встречаются в основном по берегам крупных озер. Они отличаются мелкой торфяной залежью или вообще отсутствием торфа. В составе этих сообществ сфагновых мхов нет, гипновых мало. В них утрачивают позиции многие типично болотные растения, такие, как например *Menyanthes trifoliata*. В подзоне северной тайги доминантом подобных сообществ является *Carex aquatilis*.

Переходные болота встречаются по всей территории зоны, но нигде, в масштабах мало-мальски крупного региона, преобладающими не являются. Типичными сообществами открытых переходных болот являются осоково-сфагновые, относящиеся к асс. *Caricetum rostratae* и *Caricetum lasiocarpae* класса *Scheuchzeria-Caricetea nigrae*. Часто встречаются и лесные переходные болота, покрытые сообществами асс. *Sphagnetum betulo-pinosum*, где древесный ярус образуют сосна и береза, а моховой, чаще всего, *Sphagnum fallax*. Переходные болота в пределах северной половины зоны часто иллюстрируют типологический континуум, давая образцы перехода к аапа-болотам. Наиболее типичными для таких болот являются сообщества, в которых доминируют вахта и осока топяная. По таким болотам на юг проникают некоторые типичные виды аапа-болот, такие как *Hammarbia paludosa*.

Заключение

Состав болотной растительности в пределах таежной зоны европейской России претерпевает существенные изменения в широтном и меридиональном направлении.

Наиболее заметные изменения в составе сообществ верховых сфагновых болот происходят на границе северная – средняя тайга.

Что касается растительности евтрофных низинных и аапа-болот, то наибольшие изменения происходят в меридиональном направлении. Изменения эти весьма существенные и могут быть отражены на уровне синтаксонов высокого ранга.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-00265-а.

Литература

- Кузнецов О.Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Тр. Кар. Н.Ц. РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 15–46.
- Смагин В.А. Порядок *Sphagnetalia magellanici* Kästn. et Flöss. 1933 на болотах европейской части России // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 6. С. 807–840.
- Смагин В.А. Растительность союза *Bistorto-Caricion diandrae* all. nov. на болотах таежной зоны европейской части России // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 9. С. 1340–1365
- Юрковская Т.К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.
- Dierssen K. Die Wichtigsten pelanzengesellschaften der moore NW – Europas. Geneve, 1982. 382 s.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ ЕВРАЗИЙСКОЙ ТАЙГИ

Смирнова О.В.

Москва, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

Исследования истории природопользования в Северной Евразии в плейстоцене и голоцене показали, насколько велик вклад предшествующих способов природопользования в создание современной евразийской тайги (Vera, 2000; Смирнова и др., 2001; Восточноевропейские..., 2004). В связи с этим, целесообразно предложить вербальные модели потенциального облика этого биома на разных этапах его формирования и развития. Это позволит понять, с какого момента антропогенная деятельность оказывает на природу сравнимое или более сильное влияние, чем изменение климата и другие естественные процессы.

Исследование литературы показывает, что в качестве исходного для современной тайги биома целесообразно рассматривать саванноподобные арктотретичные смешанные хвойно-широколиственные леса плиоцена Северной Евразии с богатой дендрофлорой (Баранов, 1954; Гричук, 1989) и гиппарионовой мегафауной (Верещагин, Барышников, 1980). В плиоцене на территории европейской России встречались как уже полностью исчезнувшие к началу – середине плейстоцена родовые комплексы (*Liriodendron*, *Chamaecyparis*, *Pterocaria*, *Myrica*, *Taxus*, *Celtis*, *Tsuga*, *Carya*), так и сохранившиеся до настоящего времени в отдельных рефугиумах (*Plex*, *Juglans*, *Castanea*, *Carpinus*, *Fagus*) или на более обширных территориях (*Quercus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Tilia*, *Ulmus*, *Corylus*, *Picea*, *Pinus*, *Larix*, *Abies* и др.). Виды этих родовых комплексов выступали как эдификаторы собственно лесных участков, создавая необходимую среду обитания теневыносливых видов-ассектаторов. Одновременно в арктотретичных лесах была широко представлена гиппарионовая мегафауна, которая включала трехпалых лошадей, носорогов, мастодонтов, жирафов и многих

других крупных стадных животных. Их эдификаторная деятельность определяла формирование внутри лесного пояса обширных лугово-степных полей и опушек, где существовали светолюбивые виды разных трофических групп. Именно появление травоядных стадных животных привело к формированию биомов нового типа, где собственно лесные участки чередовались с зоогенными полянами и представляли собой прообраз современных саванн (Восточноевропейские леса..., 2004). Понимание арктотретичного биома как сопряженного комплекса биот детритных (эдификаторы – виды деревьев) и пастбищных (эдификаторы – виды-фитофаги из комплекса мегафауны) экосистем позволяет сделать вербальную модель лесного биома конца плейстоцена более обоснованной, чем в случае представлений, основанных только на реконструкции растительности.

С конца плейстоцена, в связи с глобальными изменениями климата, начинается постепенное обеднение арктотретичных лесов (Дорофеев, 1963; Гричук, 1989). Однако следует подчеркнуть, что палеоботанические и ареалогические данные показывают «смешанный» характер биома лесного пояса Северной Евразии на протяжении всего плейстоцена и большей части голоцена. Он включает парцеллы хвойных видов деревьев и приуроченные к ним бореальные виды трав и кустарничков; парцеллы широколиственных видов деревьев с неморальными видами трав; окна в пологе леса, где господствовали виды высокотравья. Кроме того, в этих лесах, как и в арктотретичных лесах плейстоцена, гиганты-фитофаги мамонтового комплекса, создавая пастбищные экосистемы, определяли возможность устойчивого существования светолюбивой фауны и флоры, в том числе и светолюбивых видов деревьев.

В наиболее суровые периоды плейстоцена, традиционно называемые в соответствии с гляциалистической концепцией оледенениями, на территории современного лесного пояса Северной Евразии господствовали криогенные саванны или тундростепи, где основными эдификаторами были гиганты мамонтового комплекса (Пидопличко, 1954; Верещагин, Барышников, 1980; Martin, 1984; Пучков, 1989). При этом особый интерес для восстановления облика биоты в целом представляет тот факт, что во многих споро-пыльцевых спектрах плейстоцена и древнего голоцена, наряду с доминированием пыльцы степных и луговых видов трав и полукустарничков, в минимальных количествах присутствует пыльца темнохвойных и широколиственных видов деревьев. Это свидетельствует о наличии рефугиумов предельно обедненных арктотретичных лесов на протяжении всего плейстоцена. Из этих рефугиумов в межледниковья древесные виды и сопутствующие им травы распространялись на окружающие территории; в результате восстанавливался лесолуговой покров из детритных и пастбищных экосистем. Первые были сформированы сохранившимися представителями арктотретичных лесов, а вторые – гигантами-фитофагами мамонтового комплекса.

Постепенно накапливающиеся сведения о находках эндемичных и реликтовых видов (Морозова, Кожаринов, 2001) на территориях, где предполагалось наличие сплошных покровных оледенений, а также натурные сведения о малой дальности распространения семян лесных, луговых и степных растений (Удра, 1988; Коротков, 1992), привели исследователей к формированию различных антигляциалистических представлений (Пидопличко, 1954; Линдберг, 1955; Чувардинский, 1998; Кузин, 2003). Все они объединены общей идеей об отсутствии огромных по площади сплошных ледяных покровов и о возможности сохранения в самые неблагоприятные периоды постоянно обедняющихся фрагментов арктотретичных биомов, выполняющих роль рефугиумов биологического разнообразия. При улучшении условий обитания из этих рефугиумов мог восстановиться биом в целом.

В конце плейстоцена (поздний палеолит) два события определили существенную перестройку биома криогенных саванн (тундростепей) Северной Евразии. Во-первых, постепенное увеличение среднегодовых температур (Климанов, 1989), во-вторых, сильное сокращение численности, а затем и уничтожение гигантов-фитофагов мамонтового комплекса палеолитическими охотниками (Антипина, Маслов, 1994). Антропогенно обусловленная деградация популяций видов-гигантов мамонтового комплекса (Пидопличко, 1954; Пучков, 1989), завершившаяся в раннем голоцене, одновременно с улучшением климата, привела к трансформации части пастбищных экосистем в детритные. Деревьями-пионерами залесения территорий покинутых пастбищ были виды с легколетучими семенами и быстрым оборотом поколений (*Betula*, *Salix*, *Populus*, *Larix*, *Pinus sylvestris*). За ними следовали широколиственные (*Quercus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Tilia*, *Ulmus*, *Corylus*) и темнохвойные (*Picea*, *Abies*, *Pinus sibirica*) виды, характеризующиеся малыми скоростями распространения (Удра, 1988; Коротков, 1992). Таким образом, в раннем голоцене (мезолит), за счет увеличения доли детритных экосистем на территории Северной Евразии лесной биом начал сменять биом криогенных саванн. В формирующемся лесном биоме существовали биоты как детритных, так и пастбищных экосистем, но отсутствие гигантов-фитофагов определило доминирующие позиции биот детритных экосистем (Смирнова и др., 2001).

В среднем голоцене (неолит и бронза) на большей части Северной Евразии формируется предельно обедненный аналог арктотретичных лесов. Детритные экосистемы этого биома представлены теневыносливыми широколиственными и темнохвойными видами деревьев, бореальными, неморальными и высокотравными подпологовыми видами. Пастбищные экосистемы – сохранившимися крупными видами-фитофагами мамонтового комплекса, светолюбивыми видами деревьев и кустарников, луговыми и степными травами. Од-

новременно в среднем голоцене оформляется производящее хозяйство (скотоводство, земледелие, строительство жилья, плавка металла и пр.). Эта деятельность приводит к уничтожению диких стадных фитофагов, а, следовательно, и природных пастбищных экосистем и формированию на больших территориях детритных экосистем с господством раннесукцессионных видов деревьев (представителей родов *Betula*, *Salix*, *Populus*, *Larix*, *Pinus sylvestris*). При этом огромную роль в преобразовании лесного биома начало играть преднамеренное и непреднамеренное использования огня, что привело к широкому распространению пирогенных экосистем. Их развитие вышло на квазистационарный режим, что обусловило принципиальные изменения почвенного плодородия, гидрологического режима и климата Северной Евразии.

В позднем голоцене (эпоха железа) происходит дальнейшая антропогенно обусловленная деградация лесного биома Северной Евразии и вычленение физиономически и структурно различных полос, которые трактуются как природные зоны. Антропогенная аридизация южной части лесного биома, выжигания, рубки и распашки приводит к продвижению степей на север и формированию широколиственной и/или мелколиственной полос. Природные пастбищные экосистемы лесного биома полностью заменены созданными и управляемыми человеком лесопастбищными экосистемами (Vera, 2000; Восточноевропейские леса..., 2004). Широкое распространение подсеčno-огневого земледелия, выжигания лесов для формирования пастбищ и другие воздействия стали причиной формирования темнохвойных лесов и тундр в северной части лесного биома.

В настоящее время в связи с потребностями лесного хозяйства, а также преднамеренным или непреднамеренным выжиганием лесов значительная часть современной таежной полосы представлена пирогенными экосистемами, образованными раннесукцессионными светлохвойными видами. А сохранившиеся здесь темнохвойные леса, бедные в видовом отношении и существующие на деградированных почвах, находятся на начальных этапах восстановления и не могут быть использованы для разработки вербальных моделей потенциального облика темнохвойной тайги.

Для их создания целесообразно использовать полученные в последнее время данные о составе и структуре экосистем высокотравных темнохвойных лесов, которые находятся на поздних стадиях сукцессий. Анализ особенностей структурно-функциональной организации таких экосистем, а именно: высокое видовое разнообразие и продуктивность; содоминирование хвойных и лиственных деревьев; господство бореальных, неморальных и высокотравных видов трав и кустарничков с евразийским типом ареала; наличие бурых лесных почв и другие признаки, позволяют рассматривать такие экосистемы как дериваты арктиотретичных лесов Северной Евразии. Таким образом, использование для вербальной реконструкции данные о составе и структуре темнохвойных лесов на последних стадиях аутогенных сукцессий позволяет подтвердить гипотезу В.Б. Сочавы (1946) об автохтонном происхождении современной тайги. Наиболее существенные отличия высокотравных таежных лесов от их предшественников состоит в том, что в них отсутствуют светолюбивые виды растений, животных и представителей иных царств, существование которых ранее определялось наличием природных крупных стадных животных фитофагов, которые практически полностью уничтожены человеком.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и РФФИ 07-04-00565.

Литература

- Антипина Е.Е., Маслов С.П. Некоторые проблемы изучения истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека с природными биоценозами // Эволюционная и историческая антропоэкология. М.: Наука. 1994. С. 111–120.
- Баранов В.И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Казань: Изд-во КГУ, 1954. 362 с.
- Верецагин Н.К., Барышников Г.Ф. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. Изд-во ЗИН АН СССР. 1980. С. 3–17.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность М.: Наука, 2004. Т. 1. 479 с.
- Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене М.: Наука, 1989. 183 с.
- Дорофеев П.И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–180.
- Климанов В.А. Цикличность и квазипериодичность климатических колебаний в голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 29–33.
- Коротков В.Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГИЗЛ «Горки Ленинские» и «Каневского заповедника»): Автореф. дис. ... канд биол. наук. М., 1992. 16 с.
- Кузин И.Л. О степени обоснованности теории материковых оледенений // Известия РГО. Сер. геол. 2003. Т. 135. Вып. 5. С. 51–67.
- Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 335 с.
- Морозова О.В., Кожаринов А.В. Влияние исторических факторов на распределение видового богатства флоры Восточной Европы // Изв. РАН. Серия геогр. 2001. № 5. С. 39–50.
- Пидопличко И.Г. О ледниковом периоде Вып. 3. История четвертичной фауны европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР. 1954. 220 с.

Пучков П.В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене. Препринт АН УССР Ин-т зоологии. Киев 1989 Ч. 1. 60 с., Ч. 2. 60 с.

Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднелейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: Геос, 2001. С. 200–208.

Сочава В.Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // Матер. по истории флоры и растит. СССР. Вып. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 283–320.

Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии Киев.: Наукова думка. 1988. 196 с.

Чувардинский В.Г. О ледниковой теории. Происхождение образований ледниковой формации. Аппатиты: Мурмангеолком, 1998. 302 с.

Martin P.S. Preshistoric Overkill The Global Model. Quaternary Extinction. Tucson, 1984. P. 1–198.

Vera F.W.M. Grazing ecology and forest history. Oxon-New York: CABI Publishing, 2000. 506 p.

ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

Ставрова Н.И.

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

Исследование структурного разнообразия популяций растений, выявление факторов и механизмов формирования того или иного типа структуры, использование популяционного подхода при изучении структуры и динамики фито- и биогеоценозов представляет собой актуальный и интересный в теоретическом плане круг вопросов современной ботаники.

Имеющаяся в настоящее время информация касается преимущественно особенностей структуры популяций в разных условиях местообитания и разных типах растительных сообществ. Наименее исследованным остается динамический аспект – изменение структуры популяций во времени в процессе их разрушения или восстановления после различных внешних воздействий. Динамический подход к анализу структуры популяций растений представляется наиболее информативным, хотя и сложным в методическом плане. Он позволяет рассматривать популяцию вида в конкретном местообитании как совокупность последовательно сменяющихся друг друга состояний, различающихся количественно (по общей плотности, соотношению отдельных групп особей – возрастных, размерных, виталитетных) и качественно – по ценотической и средообразующей роли, способности к самовозобновлению, уровню жизнеспособности, степени устойчивости к внешним воздействиям.

Комплексный динамический подход был реализован при изучении популяций древесных растений в северотаежных лесах на территории Кольского полуострова. Цель исследований состояла в выявлении закономерностей динамики структуры популяций основных лесообразующих видов – ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в процессе послепожарных сукцессий зеленомошных еловых лесов.

Основным методическим принципом исследований был анализ пространственно-временных рядов сообществ. Структура популяций ели и березы изучалась в березовых, елово-березовых и еловых зеленомошных лесах, произрастающих в сходных условиях местообитания и имеющих давность последнего пожара от 45 до более 400 лет. Работу проводили на 14 постоянных пробных площадях размером 0.1–0.15 га. У всех особей древесных растений измеряли основные морфометрические параметры, определялся возраст (по кернам, спилам и срезам у основания ствола) и категория жизненного состояния. На каждой пробной площадке было учтено от ~ 400 до 1000 особей. На основе полученных данных были построены возрастные (по 10-летним грациям), размерные и виталитетные распределения особей для 10 ценопопуляций ели и 14 ценопопуляций березы.

Типизация возрастных и размерных распределений проводилась на основе четырех основных параметров: диапазона значений признака (DN), величины коэффициента асимметрии (As), эксцесса (Ex) и степени дискретности. По соотношению диапазона признака в конкретных популяциях со средним максимальным диапазоном для каждого из видов в условиях региона было выделено 4 основных класса распределений: 1) узкого диапазона, 2) значительно суженного диапазона, 3) умеренно суженного диапазона, 4) нормального диапазона. В пределах классов в соответствии со значениями коэффициента асимметрии распределений различались четыре основных типа: тип А – унимодальные положительно асимметричные; тип В – унимодальные отрицательно асимметричные; тип С – унимодальные симметричные и тип D – бимодальные симметричные. По степени дискретности распределений выделялись три подтипа: резко дискретные, умеренно дискретные, условно непрерывные.

При исследовании виталитетной структуры выделялось 5 категорий состояния (Методы..., 2002): I – здоровые особи (плотность кроны – >75% от плотности эталонной особи), II – (умеренно) ослабленные (>50–75%), III – сильно ослабленные (>25–50%), IV – отмирающие (>0–25%), V – сухие. Типизация виталитетных распределений была выполнена на основе интегрального индекса жизненного состояния (Алексеев, 1990).

Общие закономерности и видовые особенности динамики структуры популяций древесных растений в процессе послепожарного восстановления еловых лесов будут представлены на примере возрастной и виталитетной структуры *Picea obovata* и *Betula pubescens*.

Последовательность изменения возрастной структуры популяций ели сибирской в процессе послепожарных сукцессий имеет следующий характер: распределения узкого диапазона ($DN < 40$ лет), резко положительно асимметричные ($As > 1,0$) – доминирование особей младших возрастных групп → распределения значительно суженного диапазона ($DN = 50–125$ лет), умеренно положительно асимметричные и симметричные уни-модальные ($-0,5 < As < 1,0$) – доминирование особей младших и средних или средних возрастных групп → распределения умеренно суженного и нормального диапазона ($DN = 200–250$ лет), отрицательно асимметричные ($As < -0,5$) – доминирование особей старших возрастных групп → распределения умеренно суженного и нормального диапазона ($DN = 200–250$ лет), симметричные бимодальные ($0,5 > As > -0,5$) – доминирование особей младших и старших возрастных групп → распределения нормального диапазона ($DN = 300–360$ лет), резко положительно асимметричные ($As > 1,0$) – доминирование особей младших возрастных групп, экспоненциальное убывание плотности особей по мере увеличения возраста. Временная последовательность смены типов возрастной структуры популяций ели: 1А (<40 лет после пожара) → 2А, 2С (45–80 лет после пожара) → 3В, 4В (135–220 лет) → 3Д, 4Д (220–260 лет после пожара) → 4А (> 300 лет).

У березы пушистой по сравнению с елью разнообразие типов структуры меньше и хронология их смены несколько иная: 1А (<50 лет после пожара) → 2Д, 3Д (50–135 лет после пожара) → 4А (>200 лет после пожара).

На начальных этапах послепожарных сукцессий существует ряд факторов, благоприятствующих появлению и выживанию новых поколений древесных растений семенного и вегетативного происхождения (структура типа 1А): небольшая толщина лесной подстилки и локальное ее отсутствие, низкое покрытие и малая высота мохового яруса, высокая освещенность. Последующее изменение характеристик ценотической среды (быстрое увеличение покрытия травяно-кустарничкового яруса, нарастание количества листового опада) приводят к резкому подавлению семенного возобновления (структура типа 2В у ели). Сохраняющаяся активность вегетативного возобновления березы пушистой и одновременное снижение продолжительности жизни молодых особей в связи с усилением внутриклоновой конкуренции, способствуют переходу к возрастной структуре типа D, которая у данного вида сохраняется до распада одновозрастного послепожарного древостоя.

Восстановление покрытия и высоты мохово-лишайникового яруса и толщины лесной подстилки резко уменьшают возможность семенного возобновления ели (структура типа В), однако создают условия для начала вегетативного возобновления ели сибирской за счет погружения в напочвенный покров и укоренения нижних ветвей, что приводит к трансформации структуры типа В в структуру типа D. Механизм формирования возрастной структуры типа 4А, характерной для обоих изученных видов древесных растений, связан с постепенным распадом послепожарных условно одновозрастных древостоев и началом процессов оконной динамики. Эти процессы приводят к увеличению площади местообитаний, благоприятных для прорастания семян и выживания всходов древесных растений, к появлению условий для постепенного включения части подроста в состав древесного яруса. Распределения типа 4А отражают: высокую активность семенного и вегетативного возобновления обоих видов, высокую смертность растений на начальных этапах развития (продолжительность жизни большинства из них не превышает 10 лет) и непрерывное пополнение подроста и древесного яруса молодыми особями. Рассматриваемый тип возрастной структуры свидетельствует о восстановлении и поддержании стабильного баланса между появлением и отмиранием особей, что является необходимым условием устойчивости популяций во времени и пространстве (Корчагин, 1956; Дыренков, 1984; Hörnberg et al., 1995). Популяции, имеющие возрастную структуру такого типа, предлагается называть стационарными в отличие от популяций с иными типами возрастной структуры, не завершивших процесс восстановления и являющихся нестационарными, т. е. направленно изменяющимися во времени.

Установленная последовательность смены типов возрастной структуры популяций подтверждается при анализе имеющихся в литературе данных для разных видов древесных растений в разных регионах бореальной зоны. Это свидетельствует о фундаментальном характере выявленных закономерностей.

Анализ изменения виталитетной структуры господствующего компонента популяций ели и березы (древостоя) в интервале от 45 до 400 лет после пожара выявил наличие двух главных тенденций: постепенного снижения уровня жизненного состояния древостоев обоих видов от начальных стадий сукцессии к промежуточным и последующего его повышения от промежуточных к заключительным стадиям.

Виталитетная структура древостоев ели на начальных стадиях сукцессии при давности пожара менее 60 лет отличается доминированием (100%) здоровых и умеренно ослабленных особей ($L_n=0,82$, спектр 1-го типа). В интервале от 60 до 320 лет после пожара выравненность распределения особей по категориям состояния возрастает ($L_n=0,82 \rightarrow 0,49$), суммарная доля здоровых и ослабленных деревьев ели снижается до 50–55% (спектр 2-го типа), затем до 30–35% (спектр 3-го типа). Одновременно возрастает доля сильно ослабленных (до 50%) и усыхающих и сухих особей – до 20%. На терминальной стадии сукцессии (> 400 лет после пожара) происходит восстановление спектров 2-го типа ($L_n=0,49 \rightarrow 0,64$). Смена тенденций динамики у ели происходит в интервале от 300 до 350 лет после пожара, смена типов виталитетных спектров – при давности пожара 100–120, 300–350 и более 400 лет.

Общий характер изменения виталитетной структуры древостоев березы пушистой в процессе послепожарных сукцессий аналогичен. Однако основные временные границы существенно отличаются. Смена тенденций динамики регистрируется в период от 150 до 200 лет после пожара ($L_n=0,83 \rightarrow 0,37 \rightarrow 0,56$). Смена типов виталитетной структуры (1→2→3→4→2) – через 70, 135 и 400 лет после пожара. В начале сукцессии (~ до 150 лет после пожара) виталитетные спектры древостоев ели сибирской ($L_n=0,83-0,59$) и березы пушистой ($L_n=0,59-0,37$) достоверно различаются (критерий χ^2 , $p < 0,001$). На поздних стадиях (> 250 лет после пожара) виталитетная структура древостоев ели и березы идентична ($p=0,46-0,98$).

В процессе послепожарной динамики виталитетной структуры подчиненных компонентов популяций ели выявлено чередование четырех тенденций: стабильность на ранних стадиях сукцессии (до 60–80 лет после пожара), резкое снижение (80–220 лет), затем повышение (220–260 лет) уровня жизненности и стабильность на заключительных стадиях (260–400 лет). В составе подроста до 60–80 лет после пожара преобладают (более 70%) ослабленные и сильно ослабленные особи ($L_n=0,40-0,55$, спектры 3-го типа). В период от 80 до 220 лет после пожара регистрируется резкое увеличение (до 70–90%) доли усыхающих и сухих экземпляров ($L_n=0,40 \rightarrow 0,07$, спектры 4-го и 5-го типов). После их выпадения из состава популяции (~ через 250 лет после пожара) доминирование вновь переходит к сильно ослабленным особям ($L_n=0,30-0,40$, спектр 3-го типа). Этот тип виталитетной структуры сохраняется на протяжении заключительных стадий сукцессии (260–400 лет после пожара). Характер динамики виталитетной структуры возобновления ели аналогичен динамике структуры подроста. Соотношение компонентов популяций ели по индексу состояния: древостой>подрост=возобновление.

Динамика виталитетной структуры подчиненных компонентов популяций березы пушистой отличается наличием трех тенденций: стабильность на начальных стадиях сукцессии (до 135 лет после пожара), повышение уровня жизненности (135–260 лет) и стабильность на заключительных стадиях (260–400 лет). На первом этапе в составе подроста березы доминируют (до 65%) усыхающие особи ($L_n=0,22-0,26$, спектр 4-го типа). В период от 135 до 260 лет отмечается существенное увеличение доли умеренно и сильно ослабленных экземпляров ($L_n=0,46-0,52$, спектр 3-го типа). В дальнейшем (260–400 лет после пожара) тип виталитетного спектра подроста березы достоверно не изменяется. Соотношение компонентов популяций березы по индексу состояния: древостой≥подрост=возобновление.

Виталитетная структура подроста ели и березы достоверно различается на начальных ($L_n=0,54$ и $0,26$) и промежуточных (200–250 лет после пожара) этапах восстановления ($L_n=0,07$ и $0,40$) и идентична на заключительной стадии ($L_n=0,35-0,49$).

Исследование динамики популяций древесных растений в северотаежных еловых лесах с разной давностью пожара позволило:

- выявить основные типы возрастных и виталитетных распределений особей в популяциях *Picea obovata* и *Betula pubescens* и установить закономерности их смены в процессе послепожарных сукцессий;
- оценить время восстановления возрастной (~ 200 и 300 лет после пожара) и виталитетной (~ 250 и 400 лет после пожара) структуры популяций березы пушистой и ели сибирской;
- доказать единство общих закономерностей восстановительной динамики и типа структуры стационарных популяций древесных растений, не зависящих от биологических характеристик видов и их ценотической роли.

Литература

- Алексеев В.А. Диагностика повреждений деревьев и древостоев при атмосферном загрязнении и оценка их жизненного состояния // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 38–53.
- Дыренко С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.
- Корчагин А.А. Еловые леса Западного Приитимья в бассейне р. Мезенской Пижмы (их строение и возобновление) // Учен. зап. ЛГУ. 1956. № 213. Сер. Геогр. Наук. Вып. 11. С. 111–239.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.
- Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests // J. Veg. Sci. 1995. V. 6. P. 291–298.

ДРЕВЕСНЫЙ ОТПАД В СТРУКТУРАХ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Стороженко В.Г.

Москва, Институт лесоведения РАН

Изучение балансовых процессов накопления автотрофами биомассы и разложения гетеротрофными организмами растительных остатков в лесных экосистемах все более актуализируется в связи с глобальными проблемами изменения газового состава атмосферы планеты и угрозой изменения условий жизни на Земле. Вместе с тем вторая составляющая этого баланса представляет собой до сих пор еще далеко не полно освоенное поле для исследований. В лесных сообществах важной частью общего растительного опада является древесный опад, который по объему биомассы в эволюционно развивающихся лесах составляет значительный процент от биомассы древостоя – от 20 до 50%. Изучением роли и функций древесного опада в лесных биогеоценозах занимался довольно широкий круг исследователей. Признавая это и понимая огромное значение древесного опада для функционирования лесного биогеоценоза, мы, однако, вынуждены констатировать, что в теоретических построениях древесный опад очень слабо объясняется как структура лесного сообщества.

До настоящего времени место древесного опада в структуре растительного сообщества не определено. Ни в одной из известных систем строения биогеоценоза древесный опад не находит себе места. Он не обозначен в схеме вертикального строения биогеоценоза Ю.П. Бялловича (1960) и не трактуется как биогоризонт, его нет в схемах горизонтальных структур биогеоценоза В.Н. Сукачева (1972), А.А. Корчагина (1976), В.В. Мазинга (1966) и др. Станным образом эта важная составляющая лесного биогеоценоза не вписана ни в одну его структуру и вместе с тем не рассматривается как самостоятельная структура.

Древесный опад в виде валежа не входит в состав древостоя и в то же время не является одной из фракций подстилки или верхних слоев почвы, поэтому лесоводы не рассматривают его как объект фитоценоза, а почвоведы не рассматривают его как объект лесной подстилки. В то же время в своих крайних положениях и на протяжении всего цикла разложения он имеет непосредственную связь с этими ценоотическими структурами лесного биогеоценоза.

Начало формирования древесного опада в естественных условиях проходит в составе древостоя или постепенно в процессе отмирания деревьев, или спонтанно в результате образования ветровалов или буреломов. Древесный опад, представляющий собой сухостой, входит в состав древостоя и трактуется как текущий древесный опад, несмотря на то, что в составе древостоя он может стоять многие годы и даже десятки лет. Уже в этом положении он включается в процессы разложения, которые однако протекают значительно медленнее, чем процессы разложения валежа. Древесный опад, выпавший из состава древостоя, трактуется как валеж, разделяющийся на ветровал и бурелом. На протяжении всего периода разложения древесный опад служит субстратом для жизнедеятельности различных групп организмов: гетеротрофных организмов – грибов, бактерий, вирусов, насекомых и т. д.; автотрофных организмов – растений напочвенного покрова, мхов, лишайников, подрастающих древесных и кустарниковых пород. На конечных этапах своего существования он рассматривается уже как элемент почвы и полностью включается в цепи питания автотрофов. Как и другие ценоотические структуры лесного сообщества древесный опад, имея дискретные характеристики, существует непрерывно в составе леса, подчиняясь его динамическим сукцессионным характеристикам по количественным и качественным параметрам.

Если попытаться представить древесный опад как структуру ценоотического уровня в составе лесного сообщества, то прежде всего необходимо доказать существование в его характеристиках признаков, определяющих его как ценоотическую структуру. К таким признакам принято относить присутствие: 1) морфологического (вертикальное и горизонтальное), 2) экологического (синузии) и функционального (консорции) строения. В очень сжатой форме мы приводим эти доказательства.

Морфологическое строение древесного опада. Морфологическое строение распадается на два раздела – вертикальное строение (стратификация) и горизонтальное строение (мозаичность).

Вертикальное строение древесного опада. Морфологическая структура вертикального строения древесного опада складывается из нескольких уровней или слоев, в биогеогоризонтах биогеоценоза – из мортгоризонтов. Мортгоризонт текущего древесного опада составляют деревья категорий усыхающих, свежего и старого сухостоя, входящие в состав древостоя. В коренных лесах эта структура мортгоризонта присутствует постоянно, пространственно ограничена, имеет свои биологические особенности и дискретные временные рамки существования для каждого объекта, составляющего этот мортгоризонт.

Мортгоризонт валежа (ветровала и бурелома) составляют выпавшие из состава древостоя деревья текущего опада, корневые выворотни ветровала и пни бурелома. Валеж и составляющие его структуры, по условиям влагосодержания, скорости процессов ксилолиза древесины на разных стадиях разложения, заселенности грибами, существенно отличаются от текущего опада. Эта структура также присутствует постоянно в

биогеоценозе (если не выбирается в процессе лесохозяйственных уходов) и её количественные характеристики согласованы с процессами накопления биомассы в биогеоценозе.

Мортгоризонт корневого слоя составляют корневые системы стволов текущего отпада и валежа. По пространственному ограничению, составу, биологическим особенностям эта структура также, как и первые две, характеризует морфологическое строение древесного отпада.

Таким образом вертикальное строение древесного отпада вполне обоснованно стратифицируется на мортгоризонты трех уровней – текущего отпада, валежа и корневого слоя. В то же время текущий древесный отпад разделяется на мортгоризонты стволов и корней, а валежа – на мортгоризонты валежных стволов, пней и корней упавших деревьев. Каждый мортгоризонт, как структура, вовлекающаяся в проссы разложения, имеет определённый состав грибной биоты, видовой состав которой меняется на протяжении всего периода разложения.

Горизонтальное строение древесного отпада. Одной из характеристик горизонтального строения растительных сообществ является их мозаичность. В свою очередь элементарной структурной единицей мозаики называют микроценоз. В определении А.А. Корчагина (1976) микроценоз – это «закономерно сложившаяся, наименьшая по размерам структурная единица горизонтального расчленения всего сообщества (в нашем случае – древесного отпада), отличающаяся по экобиологическим свойствам от других микроценозов».

Применительно к горизонтальному строению древесного отпада, отдельной мозаикой мортмассы и в то же время микроценозом мортмассы или микромортценозом следует считать каждый отдельный фрагмент древесного отпада, находящийся на горизонтальной поверхности лесного биогеоценоза. Микромортценоз текущего древесного отпада – это усыхающее или сухостойное дерево в составе древостоя или мортгоризонта вертикальной структуры древесного отпада. Микромортценоз валежа – отдельные стволы ветровала, бурелома или пни и выворотни от этих стволов в мортгоризонте валежа вертикальной структуры древесного отпада. Микромортценоз корневого слоя составляют также корневые системы отдельных деревьев текущего отпада и стволов валежа в мортгоризонте корневого слоя вертикального строения древесного отпада.

Понятно, что по своим индивидуальным характеристикам каждый микромортценоз имеет свои экобиологические свойства, отличается по линейным параметрам, свойствам древесины, положению относительно земли, принадлежностью к определенной породе, степени разложения, видовым составом грибной биоты и т. д.

В то же время по морфологическому расчленению древесный отпад представляет собой цельную структуру, неразрывно связанную с динамическими процессами формирования лесного биогеоценоза.

Экологическое строение древесного отпада лесного биогеоценоза. В фитоценологии эколого-биологическими структурными единицами растительных сообществ выделяют синузии. В определении В.Н. Сукачев (1972) синузия – это часть населения фитоценоза, экологически и фитоценотически обособленная в пространстве, а иногда и во времени. Элементарной структурной единицей экологического строения древесного отпада нами рассматривается мортсинузия. В нашей трактовке мортсинузия – это всякая дискретная единица древесного отпада в составе лесного биогеоценоза. Если рассматривать каждый отдельный фрагмент древесного отпада, то легко можно убедиться, что все они имеют обособленные друг от друга экологические и биогеоценотические характеристики, так как являются отдельными деревьями текущего древесного отпада, стволами или их фрагментами бурелома или ветровала, пнями, обособленными в пространстве, то есть на площади биогеоценоза. Одновременно также вполне понятно, что существование каждого отдельного фрагмента древесного отпада или мортсинузии всегда ограничено во времени, поскольку он вовлекается в процесс разложения, который занимает определенный срок. Мортгоризонты вертикальной структуры и микромортценозы горизонтальной структуры морфологического строения древесного отпада слагаются из множества мортсинузий его экологического строения.

Таким образом, анализ экологических характеристик древесного отпада вполне доказывает присутствие у него черт ценотической структуры, обладающей выраженными экологическими параметрами.

Функциональное строение древесного отпада лесного биогеоценоза. Элементарной единицей функциональной структуры лесного биогеоценоза является консорция. Наиболее всесторонне отражающим суть явления, на наш взгляд, является определение, предложенное Е.М. Лавренко (1959), в котором под консорцией он понимал «сочетание популяций вида высшего растения в данном растительном сообществе ... со связанными с этими высшими растениями популяциями низших растений и животных». Иными словами популяций автотрофов и популяций гетеротрофов. Добавим однако, что консортивные связи существуют не только между этими двумя группами организмов, но и в очень многих случаях между членами популяций автотрофов и членами популяций гетеротрофов.

Древесный отпад не относится к автотрофам и занимает как бы промежуточное, переходное звено в консортивных цепях лесного биогеоценоза между автотрофами и гетеротрофами. Не являясь ни продуцентом, ни консументом и ни редуцентом, древесный отпад тем не менее имеет широкие и разнообразные консортив-

ные связи как с автотрофами, так и с гетеротрофами. Такие же широкие консортивные связи имеют между собой все ценотические структуры, составляя в целом лесной биогеоценоз.

Это обособленное положение древесного опада в структурах лесного биогеоценоза тем более подтверждает необходимость его выделения в самостоятельную ценотическую структуру.

Таким образом, представленные выше доводы, подтвержденные экспериментальными данными, на наш взгляд, вполне доказывают правомерность выделения древесного опада в структуру ценотического уровня, в ряду других ценотических структур лесного биогеоценоза. Если принимать это положение, то известная схема структурного строения лесного биогеоценоза В.Н. Сукачева (1972) будет дополнена мортценозом древесного опада, не входящего ни в биоценоз, ни в экотоп, но имеющая с ними тесные связи.

Мы понимаем, что этими построениями вызываем на себя критику, а может быть, и отторжение наших идей. Тем не менее мы идем на эти риски, основываясь на уверенности в правоте своих долговременных исследований в области устойчивости лесов (Стороженко, 2007) и на выводах по этим исследованиям.

В лесной биогеоценологии и лесоведении такое положение доказывается впервые, нам оно представляется правильным, восполняющим пробел в общем учении о лесных биогеоценозах и помогающим оценивать значение и место древесного опада в лесном сообществе.

Литература

- Бяловнич Ю.П. Биогеоценотические горизонты. // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1960. Вып. 3. С. 43–60.
 Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с.
 Корчагин А.А. Строение растительных сообществ. М.-Л.: Наука, 1976. Т. 5. 283 с.
 Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1959. Т. 1. 70 с.
 Мазинг В.В. Консорции как элемент функциональной структуры биогеоценоза // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1966. Т. 27. Вып. 2. С. 117–127.
 Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 210 с.
 Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Из-во «Гриф и К^о». 2007. 190 с.
 Сукачев В.Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.
 Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1961. 474 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ ВЕРХ-ОБСКИХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ

Стрельникова Т.О.

Кемерово, Институт экологии человека СО РАН

Верх-Обские сосновые леса расположены на правом берегу р. Обь между городами Бийск и Барнаул (на территории Алтайского края). Эксплуатация этих лесов в период с 1950 до 1990 г. велась лесозаготовителями очень интенсивно, за 50-летний период площадь сосновых насаждений уменьшилась на 77,5 тыс. га, в то же время площадь березняков и осинников возросла на 122,8 тыс. га, таким образом, на площади 77,5 тыс. га произошла нежелательная смена пород. Это и определило цели и задачи комплексных многолетних исследований – изучение изменения лесных экосистем под влиянием пожаров и рубок. С 2003 г. ведутся мониторинговые исследования в Приобских сосновых лесах. Опытные участки заложены в Ларичихинском, Бобровском, Верх-Обском лесхозах. Основными типами леса в Приобских борах являются сосняки мшисто-ягодниковые, сосняки разнотравные и сосняки папоротниковые. Выделы для наблюдений отбирались в соответствии с таксономическими описаниями проектов лесоустройства. Качественные и количественные характеристики травянистого покрова учитывались на метровых площадках, закладывались серии трансект из 10–20 площадок в каждом выделе.

На территории Верх-Обского лесхоза обследовано 63 выдела, общей площадью 469,9 га. Для анализа изменений травянистого покрова привлечены 610 пробных площадок (отобранных с учетом основных типов леса), в том числе 270 в контроле, 240 на гари и 100 на вырубках.

На пробных площадях Верх-Обского лесхоза зафиксировано 253 вида высших сосудистых растений (Куприянов и др., 2007). В том числе: 10 видов деревьев, 7 видов кустарников, 228 видов травянистых многолетников, 8 видов однолетних растений. В контроле отмечен 171 вид, на гари 106, на вырубках 203. Наиболее высокое флористическое разнообразие, среди контрольных кварталов, характерно для типов леса сосняк разнотравный и сосняк мшисто-ягодниковый (по 150 видов), для типа сосняк папоротниковый зафиксировано 99 видов.

Проведен учет встречаемости (Шенников, 1964) видов. Отмечены 18 видов, которые встречаются не менее чем в половине описаний общей выборки (включая контрольные варианты, вырубки и гари): *Fragaria*

vesca L., *Rubus saxatilis* L., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem, *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Inula salicina* L., *Origanum vulgare* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *Trifolium lupinaster* L., *Galium boreale* L., *Iris ruthenica* Ker Gawl., *Solidago virgaurea* L., *Melica nutans* L., *Viola arenaria* DC., *Lathyrus pisiformis* L., *Carex ericetorum* Pall., *Kadenia dubia* (Schkuhr.) Lavrova et Tikhom., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Это виды, имеющие на исследуемой территории встречаемость среднюю (50%) и выше средней.

На основании шкалы экологических оптимумов (Королюк, 2006) проведен анализ экологической структуры флоры Верх-Обских сосновых лесов. Учитывалось отношение растений к двум факторам – увлажнению и богатству-засолению почв. Оптимум увлажнения у видов, слагающих флору Верх-Обских сосняков, лежит в пределах 37–94 (табл. 1) – ступени по градиенту увлажнения от сухостепного до болотного. Крайние варианты номинаций характерны для случайных видов, встречающихся единично – сорного субксерофита *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., отмеченного на вырубках или гигрофита *Carex riparia* Curt., поселяющегося на их заболачивающихся вариантах. Немногочисленную группу семиксерофитов составляют встречающиеся с низкой численностью – *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link., *Euphorbia subcordata* C.A. Mey., чаще вблизи дорог *Lepidium ruderales* L., *Chenopodium album* L., разрастающиеся на вырубках – *Verbascum phoeniceum* L. или гаях *Gypsophila paniculata* L. Виды с низким обилием и встречаемостью формируют так же группы субмезофитов – *Phlomis tuberosa* L., *Allium nutans* L., *Astragalus danicus* Retz., *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Peucedanum morisonii* Besser ex Spreng., *Hieracium filifolium* Juxip, *Veronica spicata* L. и семигигрофитов – *Phragmites australis* (Gav.) Trin. ex Steudel, *Rorippa palustris* (L.) Besser, *Salix cinerea* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Stachys palustris* L. Основная часть видов флоры относится к мезофитам, в том числе все обычные виды сосновых лесов (имеющие встречаемость 50% и более) – *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Pinus sylvestris* L., *Fragaria vesca*, *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Iris ruthenica*, *Brachypodium pinnatum*, *Pulmonaria mollis*, *Origanum vulgare*, *Viola arenaria*, *Trifolium lupinaster*, *Betula pendula* Roth. Значительная доля во флоре приходится на группу пермезофитов, часть из них выступает доминантами отдельных типов леса – *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium vitis-idaea* L., другие встречаются повсеместно, иногда с высоким обилием – *Equisetum hyemale* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Kadenia dubia*.

Таблица 1

Спектр гидроморф Верх-Обских сосновых лесов (число видов /%)

Увлажнение	Гидроморфа	Общая выборка	Контроль	Вырубки	Гари
Сухостепное (31–39)	субксерофит	$\frac{1}{1\%}$	0	$\frac{1}{1\%}$	0
Среднестепное (40–46)	семиксерофит	$\frac{7}{3\%}$	$\frac{3}{2\%}$	$\frac{6}{3\%}$	$\frac{3}{3\%}$
Луговостепное и влажностепное (47–52)	субмезофит	$\frac{23}{9\%}$	$\frac{14}{8\%}$	$\frac{17}{8\%}$	$\frac{8}{7\%}$
Сухолуговое и свежелуговое (53–63)	мезофит	$\frac{152}{60\%}$	$\frac{106}{62\%}$	$\frac{119}{58\%}$	$\frac{64}{60\%}$
Влажнолуговое (64–76)	пермезофит	$\frac{62}{25\%}$	$\frac{45}{26\%}$	$\frac{53}{26\%}$	$\frac{30}{29\%}$
Сырлуговое (77–88)	семигигрофит	$\frac{7}{3\%}$	$\frac{3}{2\%}$	$\frac{6}{3\%}$	$\frac{1}{1\%}$
Болотное (94–103)	гигрофит	$\frac{1}{1\%}$	0	$\frac{1}{1\%}$	0
Всего видов		253	171	203	106

Отношение к фактору богатства-засоления почв отражают спектры табл. 2. Оптимумы видов флоры Верх-Обских сосновых лесов лежат в пределах от 8 (небогатые почвы) до 16,5 (богатые почвы). Группу мезотрофных гликофитов формируют – *Salix caprea* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Vicia sylvatica* L., *Lathyrus vernus*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Carex ericetorum*, *Vaccinium myrtillus* L., *Aegopodium podagraria* L., в ее числе виды с высокими показателями встречаемости и численности – *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum* L., *Chimaphila umbellata*. Участие видов группы евтрофных гликофитов несколько увеличивается на вырубках, в основном за счет внедрения сорных растений – *Axyris amaranthoides* L., *Euphorbia uralensis* Fish. ex Link., *Phragmites australis*, *Amaranthus retroflexus* L., *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Sonchus arvensis* L., *Stachys palustris*. Основную долю в спектре тропоморф составляют семиевтрофные гликофиты, помимо типичных видов сосновых лесов, в их число входят растения с невысокой встречаемостью – *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Campanula cervicaria* L., *Adenophora lilifolia* (L.) DC., *Trollius asiaticus* L., *Cypripedium guttatum* Sw., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Platanthera bifolia* (L.) J.M.C. Rich., *Ribes nigrum* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Cacalia hastata* L., *Petasites frigidus* (L.) Cass.

Спектры гидроморф (табл. 1) и тропоморф (табл. 2) в понимании В.П. Селедец (2000), а также ступени увлажнения и богатства-засоления почв приведены только для номинаций, отмеченных на учетных площадках в Верх-Обских сосняках. Названия видов в статье даны по «Флоре Сибири» (1987–1997).

Таблица 2

Спектр трофоморф Верх-Обских сосновых лесов (число видов /%)

Засоление	Трофоморфа	Общая выборка	Контроль	Вырубки	Гари
Небогатые почвы (7–9)	Мезотрофный гликофит	$\frac{15}{6\%}$	$\frac{14}{8\%}$	$\frac{14}{7\%}$	$\frac{12}{11\%}$
Довольно богатые почвы (10–13)	Семиевтрофный гликофит	$\frac{216}{85\%}$	$\frac{149}{87\%}$	$\frac{169}{83\%}$	$\frac{91}{86\%}$
Богатые почвы (14–16)	Евтрофный гликофит	$\frac{22}{9\%}$	$\frac{8}{5\%}$	$\frac{20}{10\%}$	$\frac{3}{3\%}$
Всего видов		253	171	203	106

Ранее мы говорили (Куприянов и др., 2007), что наблюдаются изменения в структуре растительного покрова в результате антропогенного вмешательства. Встречаемость и обилие одних и тех же видов на вырубках, гарях и участках естественного леса различаются, иногда значительно. Спектры гидроморф и тропоморф, отражающие экологические характеристики флоры Верх-Обских боров, показывают небольшие колебания в соотношениях экологических групп по вариантам (контроль, вырубки, гари). Анализируя показатели количества видов, флористического состава, соотношения в экологических группах можно отметить, что гари наиболее близки к естественным вариантам сосновых лесов (контролю), чем вырубки.

Под влиянием антропогенных факторов происходят значительные изменения количественных (встречаемость, численность) и незначительные изменения качественных (экологическая структура флоры) характеристик растительного покрова, что является отражением динамических процессов в структуре Верх-Обских сосновых лесов.

Литература

- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул-Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–28.
 Куприянов А.Н., Стрельникова Т.О., Шершнев В.И. Антропогенные изменения в структуре травянистого покрова Верх-Обского бора // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Кемерово, 2007. Вып. 13. С.107–111.
 Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 248 с.
 Флора Сибири. Новосибирск, 1987–1997. Т. 1–13.
 Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТЕХНОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ КРАЙНЕГО СЕВЕРА РОССИИ

Сумина О.И.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

По мере усиления индустриального воздействия на природную среду расширяются площади с обнаженным минеральным грунтом, полностью лишенные почвенно-растительного покрова. Такие территории разнообразны – карьеры для открытой добычи полезных ископаемых, искусственные насыпи, дамбы, отвалы пустой породы и пр. Первичные сукцессии растительности на подобных техногенных местообитаниях могут служить моделью для выяснения механизмов и закономерностей начального этапа формирования экосистем, что в теоретическом плане представляет большой интерес, поскольку прямо связано с регенеративной функцией биосферы. В практическом аспекте актуальность изучения самовосстановления растительного покрова определяется прогрессирующим ростом площадей нарушенных территорий и необходимостью восстановления земель. Одно из важных направлений исследований – классификация формирующейся после нарушений растительности, позволяющая обобщить наши знания, провести их анализ и выявить общие закономерности восстановительных сукцессий.

Изучение воздействия человека на растительный покров Крайнего Севера активно развивалось в 80–90-е годы XX века, однако, работы, посвященные классификации антропогенной растительности, занимают сравнительно небольшое место среди других исследований. Большинство авторов использовали метод Браун-Бланке

(Westhoff, van der Maarel, 1978) и рассматривали растительность в пределах отдельных районов Севера (Sumina, Mironova, 2005). Классификация антропогенной растительности наиболее разработана для территории Якутии (Гоголева и др., 1990; Черосов и др., 1991; Черосов, 1995, 2005, 2006; Черосов, Слепцова и др., 2005 и др.), хотя сравнительно немногие публикации (Гоголева и Черосов, 1987; Миронова и др., 1990; Миронова, 1994, 1996, 1999, 2000; Поисеева, 2000) содержат классификацию растительности, формирующейся на свободных субстратах – в обширных карьерах, на отвалах пустой породы, дамбах. Еще меньшее число работ посвящено классификации растительности нарушенных местообитаний севера Западной Сибири (Хусаинов и др., 1989; Forbes, Sumina, 1999; Ишбирдин и др., 1996; Сумина, Копцева, 2004), Таймыра (Заноха, 2001) и Чукотки (Sumina, 1994).

Начиная с 1984 г., наши исследования проходили в разных районах гипоарктических тундр и лесотундр: от северо-востока европейской части России до Чукотки, включая север Западной Сибири и Таймыр. Обследованы техногенные местообитания в окрестностях городов Воркута, Лабытнанги, Новый Уренгой, Норильск, Певек, поселков Эгвекинот, Амгуэма, Иультин, станций Паюта и 143 км строящейся железной дороги на Ямал (всего 10 пунктов).

Объектами исследований были зарастающие карьеры строительных материалов (песка, щебня, гравия и др.), искусственные насыпи и участки, расчищенные бульдозером. Во всех случаях минеральные субстраты не содержали химических загрязнений и органики. Время их зарастания варьировало от 2–3 до 30–40 лет.

Выбор метода классификации основан на результатах проведенного нами сравнения доминантного и эколого-флористического подходов (Сумина, 1995; Кардасева, 1998), которое показало, что при использовании доминантного принципа гетерогенность материала, обусловленная варьированием набора доминирующих видов, не позволяет получить компактную и информативную классификацию. Эколого-флористический подход, выявляющий устойчивые сочетания видов (диагностические виды синтаксонов), лучше отражает экологическую приуроченность сообществ и их положение на сукцессионном градиенте. Он и был избран для проведения классификации.

Классификация растительности техногенных местообитаний Крайнего Севера России построена на основании 878 геоботанических описаний и включает синтаксоны пяти уровней. Выделены: 2 союза, 14 ассоциаций, 11 субассоциаций, 70 вариантов и 108 субвариантов, а также 2 однотипных внеаранговых сообщества – по одному в каждом союзе. Продромус в сокращенном виде с указанием районов исследований и подзон (лесотундра – лт; гипоарктические тундры: южные – ют, северные – ст) приведен ниже:

Союз *Poion glauco-malacanthae* Sumina 1994

1. Асс. *Phippsietum algidae* Sumina 1994 (Эгвекинот, ст)
2. Асс. *Saxifragetum punctatae* Sumina 1994 (Эгвекинот, ст)
3. Асс. *Arctagrostietum arundinaceae* Sumina 1994
 - 3.1. Субасс. *Arctagrostietum arundinaceae typicum* subass. nov. (Эгвекинот, ст)
 - 3.2. Субасс. *Arctagrostietum arundinaceae oxytropidetosum czukoticae* subass. nov. (Певек, ст; Иультин, ст)
 - 3.3. Субасс. *Arctagrostietum arundinaceae salicetosum glaucae* subass. nov. (Амгуэма, ют)
4. Асс. *Artemisietum glomeratae* Sumina 1994 (Амгуэма, ют)

Сообщество *Puccinellia hauptiana-Descurainia sophioides* (Певек, ст)

Союз *Chamerio-Matricarion hookeri* Ishbirdin, Ishbirdina et Khusainov 1996

5. Асс. *Erysimo hieracifolii-Poetum alpinae* ass. prov. (Воркута, ют)
6. Асс. *Arctophilo fulvae – Eriophoretum scheuchzeri* ass. nov. (Паюта, ют)
7. Асс. *Oxytropidetum sordidae* ass. nov. (143 км, ют)
 - 7.1. Субасс. *Oxytropidetum sordidae typicum* subass. nov.
 - 7.2. Субасс. *Oxytropidetum sordidae duschekietosum fruticosae* subass. nov.
8. Асс. *Tanacetetum bipinnati* ass. nov. (143 км, ют)
9. Асс. *Chamerio-Festucetum ovinae* Khusainov et Ishbirdin 1989 (Паюта, ют; Новый Уренгой, лт; Лабытнанги, лт)
10. Асс. *Eriophoro scheuchzeri-Salicetum viminalis* Sumina et Koptseva 2004 (Лабытнанги, лт)
 - 10.1. Субасс. *Eriophoro scheuchzeri-Salicetum viminalis typicum* Sumina et Koptseva 2004
 - 10.2. Субасс. *Eriophoro scheuchzeri-Salicetum viminalis caricetosum arctisibiricae* Sumina et Koptseva 2004
11. Асс. *Salicetum phylicifoliae* Sumina et Koptseva 2004 (Лабытнанги, лт)
 - 11.1. Субасс. *Salicetum phylicifoliae typicum* Sumina et Koptseva 2004
 - 11.2. Субасс. *Salicetum phylicifoliae salicetosum viminalis* Sumina et Koptseva 2004
12. Асс. *Polygonetum ochreati* ass. nov. (Новый Уренгой, лт; Паюта, ют)
13. Асс. *Puccinellietum sibiricae* ass. nov. (Норильск, лт)
 - 13.1. Субасс. *Puccinellietum sibiricae typicum* subass. nov.
 - 13.2. Субасс. *Puccinellietum sibiricae cerastietosum jeniseensis* subass. nov.
14. Асс. *Chamaenerio- Artemisietum vulgaris* ass. prov. (Норильск, лт)

Сообщество *Puccinellia hauptiana -Descurainia sophioides* (Норильск, лт)

Известно, что союз по своей природе – крупная региональная единица, ареал которой тем шире, чем больше вклад в организацию сообществ экстразональных факторов (Миркин, 1989). Все описанные нами сообщества отнесены к двум союзам: *Chamerio-Matricarion hookeri* Ishbirdin, Ishbirdina et Khusainov 1996 (распространен в восточноевропейско-сибирском регионе) и *Poion glauco-malacanthae* Sumina 1994 (представлен на Чукотке). Каждый союз диагностируется широко распространенными рудеральными видами, но при этом отражает особенности региональных флор. Близкие виды географически замещают друг друга: так, от Европейской части до Таймыра на нарушенных участках обычны *Chamaenerion angustifolium* и *Festuca ovina* (диагностические виды союза *Chamerio-Matricarion hookeri*), а на Чукотке – *C. latifolium* и *F. brachyphylla* (диагностические виды союза *Poion glauco-malacanthae*).

Ассоциации являются региональными единицами в гораздо большей степени, чем союзы, и имеют ограниченные ареалы. В каждом из районов исследований обычно представлены одна-две ассоциации. Они отражают регенеративные особенности местной флоры. Только 2 ассоциации (*Chamerio-Festucetum ovinae* и *Polygonetum ochreati*) имели широкое распространение, встречаясь в южных гипоарктических тундрах и лесотундре. Первая из них объединяет пионерные сообщества наиболее ранних стадий зарастания, а вторая – растительность подвижных песков.

Субассоциации указывают на специфику экологических условий заселяемых экотопов или соответствуют разным стадиям первичной сукцессии.

Синтаксоны низших уровней (варианты и субварианты) мы выделяли с учетом групп видов-маркеров. Это виды, характерные для конкретной стадии сукцессии (пионерной, злаковой, кустарниковой) или определенных условий экотопа. Таким образом, варианты и субварианты более «тонко» выявляют узко-локальную специфику условий местообитаний или же позицию сообщества на сукцессионном градиенте.

Внеранговые сообщества характеризуют самые первые этапы заселения свободного субстрата и включают минимальный набор пионерных видов.

Провести многолетние исследования самовосстановления растительности нарушенных территорий стало возможно, благодаря грантам РФФИ (95-04-11618; 99-04-49814; 06-04-48515).

Литература

- Гоголева П.А., Черосов М.М. Рудеральная растительность Верхней Колымы. М., 1987. 28 с. Деп. в ВИНТИ, № 6561-B87.
- Гоголева П.А., Черосов М.М., Павлова З.С. Синтаксономия рудеральной растительности г. Якутска // Биол. науки. 1990. № 8. С. 116–123.
- Заноха Л.Л. Классификация зоогенной и антропогенной растительности центральносибирского сектора Арктики (полуостров Таймыр, архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2001. № 1. С. 6–16.
- Ишибирдин А.Р., Ишибирдина Л.М., Хусаинов А.Ф. О некоторых закономерностях флоры и растительности населенных пунктов Севера Западной Сибири // Флора антропогенных местообитаний Севера. М., 1996. С. 79–101.
- Кардасева А.Э. Классификация антропогенной растительности окрестностей г. Воркуты: Рукопись дипломной работы. СПб., 1998. 64 с.
- Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. М., 1989. Т. 9. 128 с.
- Миронова С.И. Растительность техногенных ландшафтов северо-востока Якутии и проблемы их биологической рекультивации // Доклады II Междунар. конф. «Освоение Севера и проблемы рекультивации». Сыктывкар, 1994. С. 122–129.
- Миронова С.И. Растительные сукцессии на промышленных отвалах южной Якутии и пути их ускорения // Тез. докл. III Междунар. конф. «Освоение Севера и проблемы рекультивации». Сыктывкар, 1996. С. 124–125.
- Миронова С.И. Развитие техногенных сукцессионных систем растительности в условиях криолитозоны (на примере Западной и Южной Якутии): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1999. 32 с.
- Миронова С.И. Техногенные сукцессионные системы растительности Якутии. Новосибирск, 2000. 150 с.
- Миронова С.И., Гаврильева Л.Л., Павлова З.С. Синтаксономия рудеральной растительности бассейна р. Вилюй. М., 1990. 52 с. Деп. в ВИНТИ, № 2485-B 90.
- Поисеева С.И. Антропогенная трансформация растительности бассейна реки Вилюй: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2000. 17 с.
- Сумина О.И. О классификации растительности техногенных местообитаний Арктики (перешеек Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 79–90.
- Сумина О.И., Копцева Е.М. Разнообразие и динамика растительности карьеров в лесотундре Западной Сибири (окрестности г. Лабытнанги, Ямало-Ненецкий АО) // Растительность России. 2004. № 6. С. 83–103.
- Хусаинов А.Ф., Ишибирдин А.Р., Назирова З.М. Опыт флористической классификации естественной и нарушенной растительности тундр района месторождения «Медвежье» (Западная Сибирь). М., 1989. 31 с. Деп. в ВИНТИ, № 189-B89.
- Черосов М.М. Рудеральная растительность Центральной Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1995. 15 с.
- Черосов М.М. Синантропная растительность Якутии. Якутск, 2005. 160 с.
- Черосов М.М. Синантропная растительность Якутии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2006. 32 с.
- Черосов М.М., Пестряков В.Н., Гоголева П.А. Рудеральная растительность долины р. Яна (на примере Верхоянского района ЯАССР). М., 1991. 21 с. Деп. в ВИНТИ, № 1095-B91.

Черосов М.М., Слепцова Н.П., Миронова С.И. и др. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск, 2005. 575 с.

Forbes B.C., Sumina O.I. Two approaches for floristic classification and ordination of low Arctic vegetation: a comparison emphasizing natural regeneration after disturbance // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 1999. Vol. 31. P. 389–399.

Sumina O.I. Plant communities on anthropogenically disturbed sites on the Chukotka Peninsula, Russia // Journal of Vegetation Science. 1994. № 5. P. 885–896.

Sumina O.I., Mironova S.I. Classification of vegetation of technogenic landscapes of the Russia Far North // Polar Geography. 2005. Vol. 27, № 3. P. 163–176.

Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. The Hague, 1978. P. 287–399.

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОЙ РЕПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ И СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ НА НАРУШЕННЫХ ЗЕМЛЯХ БАСЕЙНА Р. КОЛЫМА

Тихменев П.Е.¹, Тихменев Е.А.²

¹Магадан, Северо-Восточный государственный университет

²Магадан, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН

Суровые климатические условия Крайнего Северо-Востока России, горный рельеф, повсеместное распространение многолетней мерзлоты, охлаждающее влияние омывающих территорию морей и низкий уровень теплообеспеченности ландшафтов предопределяет замедленность процессов восстановления нарушенных почвенно-растительных комплексов. Сдерживающими факторами сезонного развития растительных сообществ являются краткость теплого периода года, ранние заморозки, а также недостаток атмосферной влаги, свойственными значительной части региона (Клюкин, 1970). Поселяясь на денудированных участках, сформировавшихся в результате разработок месторождений полезных ископаемых, растения становятся центром сосредоточения активной жизнедеятельности почвенной микрофлоры, стимулирующей генезис почв и формирование растительных группировок (Пугачев, Тихменев, 2007). Процесс достижения регенерационными растительными сообществами относительно равновесного состояния длится десятилетия (Пугачев и др., 2005). При этом состав формирующихся растительных комплексов и темпы сукцессий определяются репродуктивным потенциалом видов-пионеров зарастания и растений естественных сообществ, являющихся основными поставщиками «семенного дождя» и спор на нарушенные земли.

Оценка репродуктивного потенциала видов нарушенных местообитаний. Основным способом репродукции цветковых в условиях региона является семенное размножение (Тихменев, 1984; Tikhmenev, 1997; Тихменев, 1999). Для более глубокого понимания направленности сукцессионных процессов на нарушенных землях нами продолжены исследования и проведен анализ имеющихся данных по репродуктивному потенциалу видов – доминантов формирующихся растительных комплексов. Сравнительные исследования проводятся в природных сообществах и на техногенных образованиях с целью разработки технологии восстановления растительного покрова и создания сеяных лугов на нарушенных землях (Тихменев, 2001; Пугачев и др., 2004). Установлено, что особенностью большинства исследовавшихся видов является способность в случаях затруднений с ксеногамией переходить к автогамии. Такая особенность репродуктивной сферы северных растений позволяет им более или менее регулярно завершать свой онтогенез часто в неблагоприятных условиях произрастания, включая диссеминацию.

На начальных стадиях сукцессионных процессов в условиях изреженного растительного покрова техногенных образований легко обеспечивается анемофилия, в силу чего наряду с синантропными видами нарушенные земли активно заселяются злаки и осоки. Исследования репродуктивной биологии растений-доминантов техногенных участков показали, что регулярное и обильное плодоношение является характерной чертой древесно-кустарниковых видов из семейств *Salicaceae* (чозения, тополь), *Betulaceae* (ольха кустарниковая, березы тощая, Миддендорфа и плосколистная), типичных анемофильных растений. Антэкологические исследования показали, что обильное и регулярное плодоношение также свойственно представителям семейства *Poaceae* – *Alopecurus alpinus*, *Hierochloë alpina*, *H. pauciflora*, *Poa abbreviata*, *P. arctica*, *P. pratensis*, *Dupontia fisheri*, *Arctagrostis latifolia*, *A. arundinaceae*, *Deschampsia borealis*, *Elymus interior*, *E. sibiricus*, *E. mutabilis*, *E. confusus*, *Festuca rubra*, *Calamagrostis holmii*, *C. langsдорffii*, многие из которых можно рекомендовать для целей интродукции и рекультивации нарушенных ландшафтов. Обилие сыпучей пыльцы и круглосуточное насыщение ею приземного слоя воздуха, длительное сохранение фертильности генеративной сферы и произрастание сомкнутыми группами – все это способствует успешному плодоношению видов-пионеров зарастания нарушенных земель.

Высокий уровень адаптации генеративной сферы к суровым условиям произрастания на техногенных образованиях региона характерно для многих энтомофильных видов. Они легко переходят к самоопылению при затруднениях с ксеногамией, что гарантирует им относительно регулярное плодоношение на нарушен-

ных землях в условиях возможного дефицита насекомых-опылителей. Характерное произрастание куртинами и плотными группами также обеспечивает «рентабельность» опылительной деятельности антофильных насекомых на нарушенных участках ландшафтов. Однако среди первопоселенцев есть группа видов, в основном относящихся к семействам *Fabaceae* и *Scrophulariaceae*, которым свойственна облигатная энтомофилия. Для обеспечения семенной репродукции видов этой группы активность антофилов является обязательным условием успеха семенного размножения. Их участие в сложении инициальных растительных группировок, за редким исключением, относительно невелико.

Для оценки фертильности генеративной сферы растений нами было проведено изучение уровня жизнеспособности пыльцы типичных видов формирующихся растительных комплексов (табл.).

Жизнеспособность пыльцы типичных видов растений техногенных местообитаний

Виды растений	Число повторностей	Прорастание пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, мкм	Продолжительность жизни, час.
<i>Chosenia arbutifolia</i>	10	94,3	1200	42
<i>Salix pulchra</i>	15	30,5	390	96
<i>S. schwerenii</i>	10	84,3	600	120
<i>S. krylovii</i>	10	89,0	480	96
<i>Populus suaveolens</i>	10	68,7	695	96
<i>Duschekia fruticosa</i>	15	80,7	210	72
<i>Betula middendorffii</i>	10	61,8	650	78
<i>Lonicera edulis</i>	10	80,7	550	110
<i>Ledum decumbens</i>	10	90,2	1050	96
<i>L. palustre</i>	10	96,5	750	96
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	15	68,3	680	72
<i>Loiseleuria procumbens</i>	15	92,8	270	124
<i>Phyllodoce caerulea</i>	10	96,4	930	72
<i>Cassiope ericoides</i>	15	92,1	208	48

Микроспорогенез у большинства исследованных видов на нарушенных землях протекает нормально, пыльца в фазе цветения полностью сформирована и характеризуется высоким уровнем фертильности, сохраняющаяся до 2–3 и более суток. Определение жизнеспособности семян ряда видов показало, что энергия и период прорастания семян наиболее характерных видов пойменных лесов и видов-пионеров зарастания нарушенных земель вполне сравнимы. У некоторых из них, например, у *Castilleja rubra* и *Saxifraga funstonii*, жизнеспособность семян растений, произрастающих на нарушенных землях оказалась даже выше, чем в естественных сообществах. Важно также отметить, что на техногенных образованиях часто складываются более благоприятные условия для сезонного развития растительных сообществ благодаря высокому уровню теплообеспеченности нарушенных земель. Здесь большее число видов регулярно проходят полный онтогенез, включая созревание семян и диссеминацию, чем в естественных сообществах, где температура корнеобитаемого слоя гораздо ниже (Тихменев, Тихменев, 2003).

Особенности сукцессионных процессов на нарушенных землях. Большой спектр условий для поселения и развития пионерных растительных группировок на техногенных образованиях находит свое отражение в структуре и продуктивности растительного покрова. Определяющая роль в протекании сукцессионных процессов в формирующихся растительных комплексах принадлежит качеству и количеству мелкозема, режиму увлажнения, а также удаленности техногенных образований от естественных растительных комплексов – источников семян. Эффективный нанос семян анемохоров, которым принадлежит основная доля «семенного дождя», в большинстве случаев не превышающий 100–120 м от примыкающих естественных растительных комплексов, что подтверждается нашими экспериментами с измерением интенсивности «семенного дождя». Успех расселения зоохоров, в т. ч. кедрового стланика (Хоментовский, 1995), определяется активностью животного населения.

Разработка рудных месторождений приводит к коренному изменению направленности геологических процессов и формированию мощных геохимических аномалий. В таких условиях очень трудно предполагать успешную естественную стабилизацию природной обстановки и ее возвращение в основных параметрах к исходному состоянию. Проведенные исследования техногенных образований, сформировавшихся при разработке золоторудного месторождения Кубака (бассейн р. Омолон) свидетельствуют, что естественное восстановление нарушенных почвенно-растительных комплексов на отметках 650–750 м н. у. м. и выше, где в основном и расположены техногенные образования, протекает в большинстве случаев крайне медленно (Тихменев, Тихменев, 2003). Полное отсутствие растительности характерно для основных техногенных объектов – карьеров, отвалов пустых пород, на которые приходятся наибольшие площади в промышленной зоне предприятия. У подножий отвалов в микропонижениях рельефа изредка встречаются единичные экземпляры разнотравья.

Отвалы пустых пород и многих других образований подлежат обязательной рекультивации с использованием видов местной флоры, что и осуществляется горнодобывающим предприятием (Пугачев, Тихменев, 2007).

Процесс самовосстановления растительных комплексов протекает значительно более активно на участках поверхностных нарушений, к которым относятся геолого-разведочные траншеи и канавы, участки размещения вывезенных рудных отвалов. Здесь достаточно активно формируются устойчивые растительные группировки с участием лиственницы, кедрового стланика, чозения и тополя, а также ив и берез. На таких участках в течение первых пяти лет после снятия техногенной нагрузки формируются открытые растительные группировки с проективным покрытием, не превышающим 5–15%. В растительных комплексах отмечаются 1–2 доминанта, в качестве которых выступают кипрей, полыни, злаки, осоки, ясколки, звездчатки, камнеломки, обычно не занимающие ведущих позиций в природных сообществах. Проведенный дендрохронологический анализ дает основания утверждать, что тополь и чозения в начальный период стабилизации техногенных образований находят достаточно благоприятные условия для поселения и развития даже в условиях подгольцового пояса. Средний годовой прирост этих видов в первые 10–15 лет на нарушенных участках часто в 1,2–1,3 раза превышает данный показатель для естественных местообитаний. В дальнейшем скорость сукцессионных процессов в формирующихся фитоценозах значительно возрастает, а их видовое разнообразие увеличивается.

Таким образом, репродуктивный потенциал видов-пионеров зарастания нарушенных земель, глубина нарушений ландшафта, состав субстрата, форма и высота техногенных образований определяют направленность и продолжительность стадий сукцессионных процессов, а в ряде случаев и необходимость проведения рекультивационных мероприятий.

Литература

- Клюкин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука. 1970. С. 101–132.
- Пугачев А.А., Тихменев Е.А. Восстановление горнопромышленных ландшафтов Крайнего Северо-Востока России // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2007. № 2 (10). С. 72–82.
- Пугачев А.А., Тихменев Е.А., Тихменев П.Е. Естественное восстановление техногенных ландшафтов лиственничных редколесий Северо-Востока России // Экология. № 6. 2005. С. 32–38.
- Пугачев А.А., Тихменев Е.А., Тихменев П.Е. Региональные особенности восстановления техногенных ландшафтов Северо-Востока Азии // Проблемы региональной экологии. № 5. 2004. С. 55–63.
- Пугачев А.А., Тихменев Е.А., Тихменев П.Е. Экологически обоснованная стратегия восстановления техногенных ландшафтов Севера Дальнего Востока России // Вестник Северного международного университета. 2004. Вып. 2. С. 106–112.
- Пугачев А.А., Тихменев Е.А. Естественное восстановление горнопромышленных ландшафтов Крайнего Северо-Востока России. Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2007. № 2. С. 72–82.
- Тихменев Е.А. Опыление и самоопылительный потенциал энтомофильных растений арктической и горной тундры Северо-Востока СССР. Экология. 1984. № 4. С. 8–15.
- Тихменев Е.А. Антропоэкологические особенности северных покрытосеменных как фактор биоразнообразия и стабильности растительных сообществ // Наука на Северо-востоке России (К 275-летию Российской Академии наук). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1999. С. 226–234.
- Тихменев Е.А., Тихменев П.Е. Закономерности формирования растительного покрова на нарушенных землях месторождения Кубака и проблемы рекультивации // Университетский комплекс – стратегический фактор социально-экономического развития северного региона. Мат. научно-практ. конференции, 29–30 мая 2003 г. Магадан, 2003. С. 212–215.
- Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика на Камчатке. Владивосток: Дальнаука, 1995. 227 с.
- Tikhmenev E.A. Reproductive features of the northern angiosperms as a factor of the plant diversity and community stability // Opera Botanica. 1997. № 132. P. 67–76.

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ДРЕВОСТОЯ НА СТРУКТУРУ ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА

Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

Ведущая роль в организации лесного сообщества принадлежит древостою. Кроны деревьев длительное время регулируют перераспределение светового потока и осадков, определяют мощность листового опада, а их корни играют ведущую роль в конкуренции за почвенное питание. В связи с этим возникает вопрос «Как оценить мощность воздействия отдельного дерева и древостоя в целом на особь, ценочейку или синузию?». Пытаясь ответить на него, исследователи чаще всего обращались к оценке воздействия отдельного дерева или древостоя на изменение условий биотопа и обилия видов напочвенного покрова (Котов, 1983; Самойлов, 1983; Демьянов, Суйтсо, 1984; Маслов, 1990; Самойлов, Тархова, 1993; Крышень, 2000; Ипатов, Кирикова, 2001; Arnold, 1964; Kuuluvainen et al., 1993). Подобного рода исследования были проведены и нами, но, кроме

того, мы попытались оценить взаимовлияния деревьев друг на друга, используя при этом показатели строения крон, поскольку именно в них отражено состояние дерева и мощность его ценотического воздействия.

Исследования проводились в ельнике, сосняке, березняке и осиннике чернично-зеленомошных, представляющих собой единый сукцессионный ряд формирования климаксового ельника. Изучаемые сообщества сформировались на первой песчано-валунной озерной террасе о. Коневец (Ладожское озеро). Первый ярус в ельнике представлен 100-летними елями, а в сосняке, березняке и осиннике соответственно 60-летними соснами, березами и осинами. Во всех сообществах во втором ярусе и подросте преобладает ель. В напочвенном покрове преобладают в разных сочетаниях кустарнички и виды таежного мелкотравья (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Stellaria holostea*, *Majanthemum bifolium*, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*), а также зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*).

В указанных сообществах закладывали пробные площади 30х30 м, на которых фиксировали положение деревьев и подростов, определяли высоту и диаметр ствола, радиус и высоту прикрепления кроны, вертикальную и горизонтальную проекцию кроны. На площадках 0,1 м², заложенных регулярно по пробной площади в количестве 400 штук, учитывали проективное покрытие видов, обилие опада, сквозистость и микрорельеф.

Для оценки интенсивности влияния древостоя использовали оригинальный показатель F – напряженность фитогенного поля: $F = \sum d \cdot D \cdot (H-h) / h \cdot L^2$. Этот показатель основан на зависимости силы влияния дерева от его размеров и расстояния до точки воздействия (L). В качестве размерных показателей дерева, помимо диаметра (d) и высоты (H) ствола, учитывали характеристики кроны: диаметр (D) и высоту прикрепления (h) кроны. Поскольку именно за счет трансформации кроной условий среды, например, через накопление опада, изменение светового режима и количества поступающих осадков (Самойлов, 1983; Ипатов, Кирикова, 2001) формируются особые условия в лесном сообществе. При расчете совокупного влияния древостоя учитывали все деревья исследуемого участка, при оценке же влияния конкретных древесных пород или отдельной древесной синузии (яруса) брали во внимание лишь деревья определенного вида или входящие в состав конкретного яруса.

Обработку собранных материалов и расчетных данных проводили с помощью корреляционного и дисперсионного анализа: были рассчитаны значения коэффициентов корреляции Пирсона и значения квадратов корреляционных отношений, построены линии регрессии.

При оценке воздействия древесных пород в лесных сообществах, проведенной через анализ влияния напряженности фитогенных полей деревьев на количество опада, сквозистость и проективные покрытия мохового и травяно-кустарничкового ярусов, были получены следующие результаты (табл.).

Влияние напряженности фитогенного поля деревьев на опад, сквозистость и проективное покрытие видов ельника, сосняка, березняка и осинника по η^2 (квадрат корреляционного отношения)

Участки	Ельник	Сосняк			Березняк		Осинник			
	ели	ели	сосны	березы	ели	березы	ели	сосны	березы	осины
Сквозистость	(-)0,16	–	–	–	(-)0,18	(-)0,09	(-)0,23	(-)0,08	(-)0,12	(-)0,10
Опад	(+)0,29	(+)0,67	(-)0,21	(-)0,09	(+)0,10	(-)0,07	(+)0,13	0,03	0,13	(-)0,13
Опад хвойный	(+)0,10	–	–	–	(+)0,18	(-)0,08	(+)0,31	0,09	(-)0,18	(-)0,10
Опад березовый	0,05	–	–	–	(-)0,18	(+)0,12	0,19	(+)0,12	(-)0,16	(-)0,22
Опад осиновый	–	–	–	–	–	–	(-)0,22	0,13	(+)0,21	(+)0,21
Общее покрытие	(-)0,19	(-)0,57	(+)0,15	(+)0,21	(-)0,21	(+)0,06	(-)0,37	(-)0,14	0,08	(-)0,14
Травы и кустарнички	0,08	0,20	(-)0,16	(-)0,21	(-)0,25	(+)0,06	(-)0,35	(-)0,14	0,08	(-)0,18
Мхи	(-)0,31	(-)0,68	(+)0,10	(+)0,10	(-)0,10	(+)0,07	(-)0,14	(-)0,02	(+)0,17	(+)0,10

Примечание: значения, достоверные на уровне значимости 0,05, выделены жирным шрифтом; знак связи установлен по знаку коэффициента корреляции Пирсона и по характеру наклона эмпирической линии регрессии.

Во всех исследованных сообществах обнаружено достоверное положительное влияние напряженности фитогенного поля елей на количество хвойного опада и отрицательное – на сквозистость и общее проективное покрытие видов напочвенного покрова. Наиболее сильное и негативное воздействие елей на травы, кустарнички и мхи обнаружено в сосняке в связи с обилием в нем елей второго яруса с низко посаженными кронами, а также в осиннике, где ели образуют синузию с низкой освещенностью и большим количеством хвои. Мхи (*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*) всегда избегают положений под елями, поскольку они не выносят засыпания их опадом. Отношения с травами и кустарничками не так однозначны. Большинство из них (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Stellaria holostea*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*) предпочитают открытые освещенные участки вне крон елей. Если же кроны у елей высоко подняты над землей, то их пристволовые повышения благоприятны для ряда видов таежного мелкотравья: *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Majanthemum bifolium*. Очевидно, для этих корнеподстилочных видов необходим хороший дренаж и

отсутствие плотного покрова мхов. В ельнике и сосняке во взаимоотношениях зеленых мхов и видов травяно-кустарничкового яруса обнаружена достоверная отрицательная связь ($\eta^2 = (-)0,17; (-) 0,10$), что связано, возможно, с высоким обилием мхов и развитием трав и кустарничков на пристволовых повышениях деревьев и пнях. В березняке и осиннике обилие мхов падает, и они уже положительно связаны с травами и кустарничками ($\eta^2 = (+)0,16; (+)0,09$), вместе избегая положения под елями. Таким образом, древостой вносит свой вклад и во взаимоотношения между видами.

Влияние сосен значительно слабее влияния елей: их ажурные высокоподнятые кроны слабо затеняют напочвенный покров, сосновый опад рассеивается, поэтому их негативное влияние на травы и кустарнички не всегда достоверно, а в сосняке на мхи и на *Pleurozium schreberi* даже положительно.

В отличие от сосен влияние берез с их крупными, но прозрачными и растрепанными кронами, более выражено. Благодаря слабому снижению освещенности и благоприятному воздействию березового опада, обогащающего почву, воздействие берез на обилие трав, кустарничков и мхов в целом положительно. На пристволовых повышениях берез достоверно больше *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Хотя даже в березняке, где первый ярус древостоя сформирован березами, наиболее сильное воздействие на факторы биотопа (опад, освещенность) и виды напочвенного покрова оказывают ели второго яруса.

Осины, с мощными раскидистыми кронами, в большей степени преобразуют среду, снижая освещенность и образуя большое количество плотного осинового опада. Его слеживаемость, а также затенение кронами обуславливает отрицательное влияние осин на покрытие трав и кустарничков в целом и отдельных видов (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*). Однако, пристволовые повышения осин с большим количеством трещин благоприятны для ряда видов мхов (*Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium laetum*, *Sanionia uncinata*).

Таким образом, характер кроны дерева влияет на освещенность, определяет мощность опада, а через трансформацию этих факторов воздействует на виды напочвенного покрова. В целом, травы и кустарнички предпочитают открытые освещенные ровные или повышенные участки (*Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*), либо пристволовые повышения елей с поднятыми кронами (*Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Linnaea borealis*) или берез (*Vaccinium myrtillus*). Виды мхов, такие как *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, предпочитают развиваться на фоне, пристволовых повышениях берез, осин и пнях, где меньше количество опада.

Сравнивая силу влияния напряженности фитогенных полей разных пород деревьев, мы показали, что наибольшее влияние на факторы биотопа и обилие видов оказывают ели, а минимальное – сосны. Березы и осины близки по силе воздействия и занимают промежуточное положение. Поскольку осины несколько сильнее влияют на травы, кустарнички и мхи, мы построим следующий ряд уменьшения фитоценотической силы: ель – осина – береза – сосна. В этом ряду увеличивается прозрачность и высота прикрепления кроны, количество света и осадков, проникающих под полог дерева, и как следствие, снижается его эдификаторная и цено-тическая сила.

Попытка оценить совокупное влияние древостоя на морфометрические параметры крон елей позволила констатировать лишь тенденцию отрицательного влияния древостоя на ширину кроны. Достоверность корреляции между напряженностью фитогенного поля древостоя и диаметром кроны ели в условиях ельника проявляется лишь на уровне 0,80 ($r = -0,33$), а в березняке на уровне 0,90 ($r = -0,40$), возможно это связано с недостаточной выборкой учитываемых особей ели.

При описании строения крон елей было выявлено, что в лесных сообществах чаще всего встречаются деревья с асимметричными кронами. Особенно высок процент елей, в кронах которых выражена горизонтальная асимметричность, на их долю приходится около 70% древостоя. В лесу причиной асимметричности крон является неравномерность условий, чаще обусловленная окружающим древостоем. Для выявления роли окружающих деревьев на развитие асимметричной кроны мы воспользовались формулой напряженности фитогенного поля, но при этом учитывали только те деревья из окружающего древостоя, которые попадали в сектор анализируемого радиуса. Рассчитав для елей в ельнике коэффициент корреляции между радиусом сектора кроны и локальной напряженностью фитогенного поля деревьев, обнаружили достоверное отрицательное влияние ($r = -0,58$, при $p = 0,05$). В березняке нами не выявлено достоверной корреляции между локальной напряженностью совместного фитогенного поля елей и берез с радиусом соответствующего сектора кроны ели. Зато, когда при расчете локальной напряженности учли только окружающие ели, то обнаружили достоверную отрицательную корреляцию ($r = -0,65$, при $p = 0,05$). В березняке древостой имеет более сложное строение, чем в ельнике: это разновидовое сообщество, где первый ярус представлен березами, а второй елями. Биологические и экологические особенности этих двух видов различны. Береза – светолюбивая и быстрорастущая порода, по жизненной стратегии относится к эксплерентным видам. Ель – теневыносливая и медленно-растущая порода, является виолентом. Тип взаимоотношений между этими породами в ходе восстановительной сукцессии при формировании ельника чернично-зеленомошного переходит от комменсализма к

аменсализму, т. е. считается, что березы положительно влияют на формирующиеся совместно с ними ели. Именно поэтому при анализе совместного влияния берез и елей на крону елей, когда одна порода характеризуется положительным влиянием, а другая отрицательным, нам и не удалось выявить достоверной корреляции. На основании полученных результатов можно сделать предположение, что на развитие асимметричных крон в первую очередь влияют деревья одного вида, по крайней мере, одного экотипа, или входящие в состав одной ярусной синузиды.

Заключение

Структура древесного яруса и всего напочвенного покрова в лесном сообществе определяется древостоем. Формирование мозаики напочвенного покрова происходит через изменение кронами деревьев освещенности, образование качественно разного опада, а также создание деревьями в течение жизни определенных форм микрорельефа (пристволовых повышений и пней). Наиболее сильное, преимущественно негативное, воздействие на виды напочвенного покрова оказывают ели в связи с сильным затенением почвы и образованием большого количества хвойного опада. Березы, осины и сосны, образующие ажурный разреженный и высоко поднятый полог, формируют менее сильное фитогенное поле, их пристволовые повышения благоприятны для ряда видов мхов. Показано, что в древостоях преобладают деревья с асимметричными кронами. У елей второго яруса асимметричность крон в одновидовом древостое определяется влиянием всего древостоя, тогда как в смешанном древостое зависит только от ближайших елей и не связана с другими древесными породами иных экотипов. В изученных сообществах чернично-зеленомошной серии можно построить следующий ряд уменьшения фитоценотической силы деревьев: ель – осина – береза – сосна.

Литература

- Демьянов В.А., Суйтсо А.О. Количественная оценка влияния *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова в Путране (север Средне-Сибирского плоскогорья) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 222–229.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. О характеристике фитогенного поля *Picea abies* (Pinaceae) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94–103.
- Котов С.Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39–48.
- Крышень А.М. Фитогенное поле: теория и проявление в природе // Известия РАН. Сер. Биол. 2000. № 4. С. 437–443.
- Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.
- Самойлов Ю.И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022–1034.
- Самойлов Ю.И., Тархова Т.Н. Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 61–77.
- Arnold J. F. Zonation of understory vegetation around a juniper tree // J. Rang. Manag. 1964. Vol. 17. № 1. P. 41–42.
- Kuuluvainen T., Hokkanen T.J., Jarvinen E., Pukkala T. Factor related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system // Can. J. For. Res. 1993. Vol. 23. P. 2101–2109.

АНАЛИЗ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СТАРОВОЗРАСТНЫХ КУЛЬТУР СОСНЫ

Тихонова Е.В., Носова Л.М.

Москва, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

Лесные культуры входят в единую систему леса, являясь не только сырьевым ресурсом, но и элементом географического ландшафта. В.Н. Сукачев (1972) придавал исключительно важное значение выращиванию искусственных лесов, при котором человек, в сущности «создает новый биогеоценотический покров Земли и тем самым вносит вклад в создание ноосферы».

В Московской области многими поколениями лесоводов накоплен уникальный опыт по созданию искусственных лесных насаждений, старейшие из которых достигли возраста рубки. Начавшись в первой половине XIX в., воспроизводство лесных ресурсов путем создания культур основных лесообразующих пород на рубеже XIX–XX вв. становится массовым. В период до 1914 г. в Московской губернии было создано 14,6 тыс. га лесных культур (Цветков, 1957). К концу 1970-х годов в Московской области было уже около 190 тыс. га искусственных лесов, представленных на 50,7% культурами сосны, и на 40,4% культурами ели (Мерзленко, 1978).

По данным Государственного учета лесного фонда общая площадь лесных культур в Московской области в 2002 г. равнялась 259,4 тыс. га и несомкнувшихся культур – 23,7 тыс. га, что в сумме составляет 15,6% от общей покрытой лесом площади. Ежегодный объем лесовосстановления в области, осуществляемого преимущественно путем закладки культур древесных пород, оценивается в 3,5–4,0 тыс. га (О состоянии окружающей среды Московской области..., 2003).

С возрастанием объема лесокультурных работ и закономерном увеличении доли искусственных насаждений в структуре лесного фонда, встает вопрос об их потенциальном значении для сохранения биоразнообразия. Широко утвердилось мнение, что в лесных культурах происходит обеднение видового состава по сравнению с естественными лесами в сходных экотопических условиях. Однако в антропогенных ландшафтах культуры часто замещают ранее преобразованные человеком экосистемы (например, пашни или сенокосы) и в этих случаях, формируя лесные местообитания, могут выполнять важную экологическую функцию буферов или «экологических коридоров» между отдельными фрагментами сохранившихся естественных лесов, способствуя поддержанию и распространению популяций лесных видов. Также было показано, что с возрастом искусственные насаждения по своему видовому составу приближаются к их естественным аналогам, в них возможно развитие многих черт старовозрастных лесов (Czerepko, 2004; Humphrey, 2005).

Флористическое разнообразие сообществ хвойных культур зависит от нескольких факторов: 1) абиотических характеристик местоположения; 2) лесохозяйственной деятельности; 3) возможности сохранения травянистых растений (особей или семян) после мероприятий по созданию культур; 4) изоляции и расстояния от насаждений-источников семезачатков, и способности видов растений к расселению и приживанию (Humphrey et al., 2003).

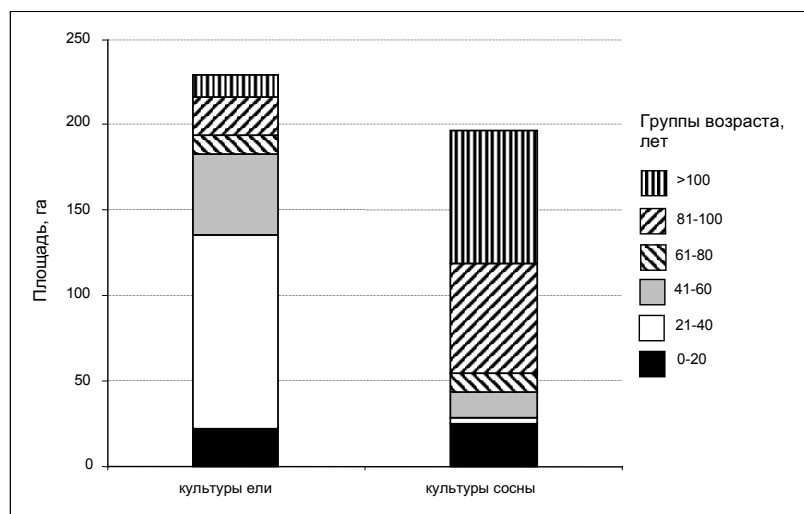
Целью данного исследования была сравнительная оценка флористического разнообразия культур сосны 90–110 лет, созданных на месте лесосек и на старопашотных землях. Эталоном при этом служили участки естественных широколиственно-хвойных лесов насаждений того же возраста, расположенные в сходных экотопических условиях.

Исследования проводились в пределах водосборного бассейна малой реки Жилетовки, расположенном на Пахринско-Деснинском междуречье в Москворецко-Окской провинции смешанных лесов (Низовцев, Носова, 1992; Ландшафты Московской области..., 1997). С.Ф. Курнаев (1982) относил данную территорию к южной полосе подзоны смешанных лесов с господством елово-липовых лесов.

История создания искусственных насаждений была исследована с использованием материалов лесной таксации по Малинскому лесничеству Краснопахорского лесхоза 1957, 1968, 1990 и 2001 годов, планов дач Генерального межевания (РГАДА, фонд 1354), планов и ведомостей культур во владениях графа С.Д. Шереметева (РГАДА, фонд 1287), литературных источников (Тихонова, 2007). Для определения флористического состава культур сосны в 1996–2007 гг. были выполнены геоботанические описания на пробных площадях 100 м² с выявлением полного списка сосудистых растений и оценкой их обилия по шкале Браун-Бланке.

Были рассчитаны показатели биоразнообразия – видовое богатство и видовая насыщенность, проведена оценка эколого-ценотической структуры насаждений путем нахождения долевого участия видов разных эколого-ценотических групп в видовых списках (Смирнов и др., 2006).

Искусственное лесоразведение на территории бассейна р. Жилетовки было начато в 1890 году, первые посадки ели и сосны проводили по лесным полянам и по лесосекам, а немного позже – и по бывшим пахотным землям. Прерванная в 1917 году лесокультурная деятельность была возобновлена в 1936 году, причем тогда же была научно обоснована целесообразность создания культур хвойных пород, а не дуба (Колобов, Семенов, 1960; Семенов, 1961). До 1960-х годов лесоводы в большей степени покровительствовали культурам сосны, но из-за их сильного повреждения лосем, в дальнейшем стали отдавать предпочтение еловым посадкам. Этот тренд преобладания культур сосны старших возрастов и молодых культур ели хорошо заметен на диаграммах возрастной структуры (рис.).



Возрастная структура культур ели и сосны

Индекс сходства Сьеренсена между составом сосудистых растений двух сравниваемых групп основных культур равен 67%. Формальные показатели биоразнообразия – общее видовое богатство и флористическая насыщенность в группах искусственных насаждений сосны достаточно сходны (табл. 1), однако имеются существенные различия в видовом составе и эколого-ценотической структуре травяного покрова (табл. 2). Высокое постоянство и обилие в сообществах сосновых культур независимо от истории участков имеют кочедыжник женский, щитовник игольчатый и лютик кашубский. Для культур по лесосе-

кам характерно большее участие бореального мелкотравья – кислицы, которая часто доминирует в травяном ярусе, костяники, земляники, майника, голокучника Линнея, цирцеи альпийской. В послепахотных культурах сосны обильны виды нитрофильной группы, отсутствующие (таволга вязолистная, крапива двудомная, кипрей горный), или редкие (гравилат речной), в описаниях 1-ой группы.

Таблица 1

Показатели биоразнообразия сосновых культур

Показатели	Сосновые культуры на месте		Ельники
	лесосек	пашни	
ПП* древесного яруса, % (среднее, мин., макс.)	53 (20–75)	44 (20–80)	58
ПП кустарникового яруса, %	46 (10–95)	48 (0–95)	32
ПП травяного яруса, %	48 (30–70)	42 (10–100)	57
ПП мохового яруса, %	25 (5–40)	19 (0–80)	
Ср. видовая насыщенность (на 100 м ²)	23	17	25
Видовое богатство	58	54	101
деревьев	7	10	9
кустарников	11	12	17
трав	53	47	96

Примечание: *ПП – проективное покрытие.

Таблица 2

Эколого-ценотическая структура сосновых культур

Показатели эколого-ценотической структуры	Сосновые культуры на месте		Ельники
	лесосек	пашни	
Доля березняковой группы, %	9	4	9
Доля бореальной группы, %	32	16	29
Доля луговой группы, %	1	2	2
Доля неморальной группы, %	43	41	47
Доля нитрофильной группы, %	8	28	8
Доля боровой группы, %	5	7	2
Доля водно-болотной группы, %	2	1	2

Структура искусственных сосновых насаждений формируется в результате протекания двух взаимосвязанных процессов – возрастной динамики сосновых культур и демутации сложных ельников. Взаимосвязь этих процессов проявляется в том, что по мере старения соснового древостоя, не поддерживаемого специальным уходом, еловый подрост в благоприятных для него экологических условиях постепенно выходит на приоритетные позиции, достигая к 60–70 годам древесного яруса (Носова, 1983). По мере изменения состава древесного яруса в демутационном ряду сосновых культур происходит постепенное сближение состава травяного покрова с нижними ярусами елового леса: возрастает участие видов неморальной и бореальной групп, существенно увеличиваются коэффициенты флористического сходства с травяным покровом ельника. Однако скорости протекания этих процессов зависят от предшествующего хозяйственного использования участков, на которых были созданы культуры.

Старовозрастные сосновые культуры на бывших лесных и нелесных землях обладают существенными эколого-ценотическими и флористическими различиями, которые могут быть связаны как с медленными темпами инвазии некоторых лесных видов в послепахотные сообщества (в том числе, ясенника пахучего, фиалки удивительной), так и с изменениями в почве, благоприятствующими развитию нитрофильных видов. Сравнение старовозрастных сосновых культур с естественными сообществами показало, что культуры, созданные на месте лесосек, по своей структуре и флористическому составу приближаются к сообществам сложных ельников, тогда как культуры на бывших пахотных землях сохраняют большие отличия. Отмечено, что сосновые культуры обоих типов имеют меньшее видовое богатство и видовую насыщенность по сравнению с ельниками, причем в наибольшей степени обеднение флористического состава выражено в травяном ярусе.

Литература

- Колобов Е.Н., Семенов П.М. Опыт повышения продуктивности лесов в Красно-Пахорском лесхозе. М., 1960. 30 с.
 Курнаев С.Ф. Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра. М.: Наука, 1982. 120 с.
 Ландшафты Московской области и их современное состояние / Под ред. И.И. Мамай. Смоленск: Издательство СГУ, 1997. 296 с.
 Мерзленко М.Д. Старейшие искусственные леса Подмосковья // Природа. 1978. № 10. С. 50–57.

Низовцев В.А., Носова Л.М. История, современное состояние ландшафтов Московской области, задачи восстановления и охраны (на примере Малинского лесничества Краснопахорского лесхоза) // Экологические исследования в Москве и Московской области. Состояние растительного покрова, охрана природы. М.: Изд-во ИНИОН РАН, 1992. С. 28–48.

Носова Л.М. Восстановительный процесс в сосновых культурах на дерново-подзолистых почвах // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. 1. Вопросы лесной генетики и фитоценологии. М.: Наука, 1983. С. 74–95.

О состоянии окружающей среды Московской области в 2002 году. Государственный доклад / Под ред. Н.В. Гаранькина, Н.Г. Рыбальского и В.В. Снакина. М.: НИА-Природа, 2003. 314 с.

Семенов П.М. (старший лесничий Красно-Пахорского лесхоза). Выступление // Лесное хозяйство Московской области. М.: Изд-во Министерства с/х РСФСР, 1961. С. 83–86.

Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Сер. Биолог. 2006. Т. 111. № 2. С. 36–47.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Избр. Тр. Л.: Наука, 1972. Т. 1. С. 311–356.

Тихонова Е.В. История формирования лесного покрова водосборного бассейна малой реки в южной части подзоны хвойно-широколиственных лесов // Экология речных бассейнов. Труды IV Междунар. научно-практ. конф. Владимир, 2007. С. 79–83.

Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVI столетия по 1914 год. М.: АН СССР, 1957. 214 с.

Czerepko J. Development of vegetation in managed Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in an oak–lime–hornbeam forest habitat // Forest Ecology and Management. 2004. Vol. 202. P. 119–130.

Humphrey J.W. Benefits to biodiversity from developing old-growth conditions in British upland conifer plantations: a review // Forestry. 2005. Vol. 78. P. 33–53.

Humphrey J.W., Ferris R., Quine C.P. Biodiversity in Britain's Planted Forests: Results from the Forestry Commission's Biodiversity Assessment Project. Edinburgh, Forestry Commission, 2003. 118 p.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОБЕРЕЖИЙ ТОРЕЙСКИХ ОЗЕР В СВЯЗИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ЦИКЛАМИ

Ткачук Т.Е.^{1,2}, Панова А.С.¹

¹Чита, Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический университет

²Государственный природный биосферный заповедник «Даурский»

Одной из задач биосферных заповедников, как природоохранных и научных учреждений, является изучение и мониторинг экосистем. Для Даурского заповедника, озерно-степные комплексы которого подвержены глубокой циклической перестройке под влиянием многолетних климатических ритмов эта проблема особенно актуальна. Наиболее сильные изменения затрагивают крупнейшие в Забайкалье Торейские озера и прилежащие к ним наземные экосистемы. Климатогенные изменения являются важной частью общей динамики ландшафта, вызывают коренные изменения в составе и структуре биоты (Ткаченко, Обязов, 2003), оказывают большое влияние на хозяйственную деятельность человека вплоть до самой возможности вести те или иные ее виды, определяют стратегию и тактику охраны природы в регионе. Тем не менее, целенаправленного изучения динамики растительности Улдза-Торейской котловины ранее не проводилось. Познание хода и закономерностей этих изменений представляет научный интерес как само по себе, так и с точки зрения рационального планирования природоохранной и хозяйственной деятельности на изучаемой территории.

Природные условия района исследований

Озера Зун-Торей и Барун-Торей расположены на юге Восточного Забайкалья на Ульдза-Торейской равнине, они частично входят в состав Даурского заповедника и его оранной зоны. Рельеф в целом холмисто-увалистый, местами равнинный с абсолютными высотами 600–800 м н. у. м. (Атлас..., 1967). Характерной формой рельефа в котловине Торейских озер являются береговые валы 0,5 до 2–3 м высоты и до 20–30 м ширины, сформировавшиеся вследствие колебаний уровня озер. Вдоль северо-восточного берега оз. Зун-Торей тянется гряда возвышенностей с крутыми обращенными к озеру склонами и относительной высотой 100–150 м.

Большая часть территории бессточна, с блюдцевидными понижениями, занятыми соровыми солончаками и солеными или горько-солеными озерами. Самыми крупными из них являются озера Барун-Торей и Зун-Торей с акваторией 560 и 300 км² и максимальными глубинами 4,5 и 7 м соответственно (Атлас..., 1967). Торейские озера известны климатогенной циклическостью гидрологического режима с периодом около 30 лет. В некоторые циклы озера пересыхают полностью. В годы высокого уровня вод озера соединены протокой Уточа. Последний максимум уровня наблюдался в 1997–99 гг. В настоящее время уровень воды падает и площадь озер сокращается. Оз. Барун-Торей с большей площадью, но меньшей глубиной, чем Зун-Торей при синхронном падении уровня обоих озер отстает в горизонтальном направлении на несколько сотен метров,

а в последние годы – более 1 км, в то время, как Зун-Торей – всего на несколько метров-первые десятки метров в год. При этом обширные площади илистого дна Барун-Торей, переходят в состояние солончака.

Климат резкоконтинентальный, со слабым влиянием тихоокеанских муссонов (Вазингер, 1959). Среднемесячная температура января –24–28°C, июля – выше 20°C. Продолжительность вегетационного периода 120–150 дней. Осадков выпадает 250–300 мм в год, из них около 80% – во вторую половину лета. Зима морозная и малоснежная, максимальная высота снежного покрова редко превышает 30 см.

Почвы преобладают каштановые глубокопромерзающие, местами засоленные (Вазингер, 1959; Ногина, 1964). В озерных депрессиях обычны солончаки и лугово-солончаковые почвы. В целом высокое содержание солей нехарактерно вследствие преобладания почв легкого механического состава и хорошей дренированности.

В растительном покрове преобладают равнинные вострецовые (*Leymus chinensis*) и ковыльные (*Stipa krylovii*, *S. baicalensis*) степи (Горюнова и др., 2007). Крыловоковыльные степи относятся к подтипу настоящих степей и занимают значительные площади на плакорных участках с каштановыми почвами. Вострецовые степи представляют подтип луговых степей и распространены по незначительным понижениям рельефа вблизи Торейских озер, переходя на участках с близким залеганием солонцового горизонта или солончаковатыми почвами в чиево-вострецовые. Местами встречаются солончаковатые степи с доминированием *Achnatherum splendens*. В понижениях, в т. ч. по берегам соленых озер, распространена галофитно-луговая и солончаковая растительность.

Условия и методы исследования

Для изучения пространственного распределения и динамики растительности в окрестностях Торейских озер в 2002 г. был заложен геоботанический профиль (трансекта) на участке с равнинным рельефом южнее протоки Уточа. Профиль заложен в субширотном направлении таким образом, что он, пересекая территорию между Торейскими озерами, соединил их берега. Ширина трансекты 10 м, первоначальная протяженность 1200 м. В связи с сокращением площади озер, он был продлен: в 2003 г. его протяженность составила уже 1500 м, в 2004 г. – 3000 м, в 2005 г. – 3500 м, в 2006 г. – 3700 м. До 2004 г. профиль продлевался до уреза воды обоих озер. С 2005 г. это стало невозможным из-за слишком быстрого отступления вод оз. Барун-Торей и освобождения из-под воды обширных территорий, покрытых малопроезжими зарослями тростника. Ежегодно в июле месяце при помощи группы студентов ЗабГГПУ нами проводится геоботаническое описание и крупномасштабное картирование профиля. Описание фитоценозов на профиле производится с учетом их естественных границ по стандартной методике. Полученные описания классифицированы по доминантному критерию.

Результаты исследования

Основными типами растительности на профиле являются степи, галофитные луга, пионерная солончаковая растительность и заросли гидрофитов (*Phragmites australis* и *Bolboschoenus planiculmis*) на мелководьях и по берегам озер. Пространственное распределение растительности на профиле схематично показано на рис. 1: наиболее низкие части профиля – берега, недавно освободившиеся из-под воды, заняты пионерной галофитной растительностью в комплексе с сообществами гидрофитов, 1-я терраса и берег, освободившийся от воды 2–4 года назад, заняты галофитными лугами, и, наконец, наиболее высокая часть профиля – 2-я и 3-я террасы заняты степной растительностью. Растительность формирует экологические ряды, протяженность которых в котловине оз. Барун-Торей значительно больше, чем в котловине оз. Зун-Торей. По пространственной структуре и флористическому составу эти ряды имеют много общего с аналогичными экологическими рядами на территории МНР (Востокова, 1983).

Оз. Барун-Торей	Солончак, не занятый растительностью	Комплекс пионерной и гидрофитной растительности	Галофитные луга	степи	Галофитные луга	Пионерная растительность	Оз. Зун-Торей

Рис. 1. Схема распределения растительности на стационарном геоботаническом профиле между озерами Зун-Торей и Барун-Торей

В наиболее общем виде динамика растительности за период исследований может быть представлена как изменение суммарной протяженности каждого типа растительности на профиле (рис. 2). Основной тенденцией является увеличение площади большинства типов растительности и сдвиг всего комплекса прибрежных сукцессионных рядов вслед за урезом воды. Резкий скачок в увеличении площади пионерных сообществ на солончаках, освободившихся из-под воды, и зарослей гидрофитов наблюдался в 2004 г. Увеличение пло-

щадей пионерной растительности на профиле (рис. 2) целиком связано с удлинением самого профиля. Общая протяженность зарослей гидрофитов по профилю сокращается вследствие деградации их в наземных местообитаниях при снижении уровня грунтовых вод. Площади галофитных лугов ежегодно растут, причем особенно быстро с 2005 г., с отставанием на год от аналогичного скачка площади пионерных сообществ. Площадь степных сообществ возрастает незначительно.

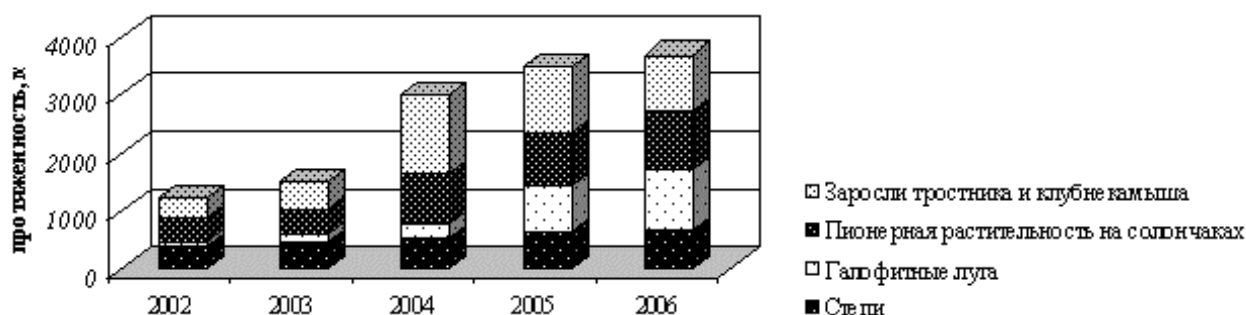


Рис. 2. Изменение суммарной протяженности различных типов растительности на геоботаническом профиле в период 2002–2006 гг.

Берег, освободившийся от воды до 2 лет назад, занят комплексом пионерных сообществ и группировок с зарослями гидрофитов, существовавшими на мелководьях оз. Барун-Торей в виде обширных массивов и небольших пятен в несколько м². Как показывают наши наблюдения, при снижении уровня озер заросли тростника сохраняются в наземном режиме 3–5 лет, клубнекамышла – 1–2 года. За этот период происходит их постепенная деградация: уменьшение высоты и проективного покрытия гидрофитов, переход их в категорию второстепенных видов и полное выпадение из травостоя. Заросли тростника, существовавшие по берегам озер в фазе их максимума, к настоящему времени практически исчезли.

Заращение участков берега, освободившихся от воды, начинается в первый же вегетационный период. Первыми свободные местообитания занимают однолетние маревые: *Suaeda corniculata*, *S. prostrata*, *Atriplex sibirica*, *A. patens*, *A. fera*, *Chenopodium glaucum*, *Ch. rubrum* и др. Почти одновременно с ними появляются *Tripolium vulgare*, *Knorringia sibirica*, *Argusia rosmarinifolia*, *Puccinellia tenuiflora*, *P. macranthera*. На второй год обычно образуется более-менее сомкнутый растительный покров, в котором доминирует чаще всего *S. corniculata*, местами – другие однолетники. Сводные сообщества занимают в настоящее время обширные территории вокруг оз. Барун-Торей на илистом солончаковом грунте и их площадь ежегодно увеличивается. На песчаных и каменистых берегах оз. Зун-Торей в пионерной растительности доминируют *Tripolium vulgare*, *A. sibirica*, *Ch. glaucum*, *P. tenuiflora*, *K. sibirica*.

1-я и 2-я террасы озер, а также берег, освободившийся от воды 3 и более лет назад заняты галофитными лугами, окаймляющими озера широким поясом, площадь которого увеличивается из года в год. На 2–3 вегетационный сезон пионерные сообщества трансформируются в галофитные луга, главным образом, бескильницевые (*P. tenuiflora*); по берегам оз. Зун-Торей небольшие площади занимают ползучеосоковые (*Carex reptabunda*) луга. Максимальная длительность этой стадии сукцессии нам пока неизвестна. Наиболее старые бескильницевые и ползучеосоковые луга, сформировавшиеся на современной стадии высыхания озер, имеют возраст 4 года. Наступление на пояс бескильницевых лугов сообществ следующей стадии сукцессии, ячменных (*Hordeum brevisubulatum*) лугов, происходит медленно, со скоростью первых метров в год. Пояс ячменных лугов имеет ширину до 40 м, местами прерывается. В целом площадь лугов в настоящее время интенсивно растет за счет бескильницевых фитоценозов и занимает на профиле более километра. Ячменные луга сменяются вострецовыми (*Leymus chinensis*) лугами (ширина пояса 10–30 м), переходящими в вострецовые степи. Пояс вострецовых степей занимает на профиле до 100 м и медленно смещается вниз по террасе за счет наступления с одной стороны вострецовых степей на луговую растительность, с другой стороны за счет наступления настоящих степей на вострецовые (луговые).

Наиболее высокие участки профиля (2-я и 3-я озерные террасы) заняты настоящими степями, в которых доминируют или содоминируют в основном три следующих вида: *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida* и *Allium anisopodium*. Эти фитоценозы претерпевают почти ежегодную флуктуационную смену доминантов, обусловленную главным образом колебаниями погодных условий.

Таким образом, растительность вокруг Торейских озер формирует экологические ряды типичные для бессточных понижений аридных областей Центральной Азии. Многолетняя цикличность гидрорежима Торейских озер вызывает сукцессионные изменения растительности озерной котловины. В фазе высыхания озер основной тенденцией в пространственном размещении растительности является увеличение площади всех ти-

пов растительности и некоторое смещение пространственных рядов в направлении высыхающих Торейских озер. Растительность озерного дна и первой террасы претерпевают глубокие циклические сукцессионные изменения, в то время как в динамике растительности более высоких террас сильнее выражена флуктуационная динамика.

Литература

- Атлас Читинской области и Агинского Бурятского Автономного Округа. М., 1967.
 Вазингер А.В. Природные условия и естественные кормовые ресурсы Читинской области. Чита, 1959.
 Востокова Е.А. Экологические ряды растительности замкнутых понижений в Монгольской Народной Республике // Эколого-ценотические и географические особенности растительности М., 1983. С. 40–49.
 Ногина Н.А. Почвы Забайкалья. М., 1964. 316 стр.
 Содовые озера Забайкалья: экология и продуктивность. Новосибирск, 1991. 216 с.
 Ткаченко Е.Э., Обязов В.А. Изменение уровня Торейских озер и гнездящиеся колониальные околотовые птицы // Наземные позвоночные Даурии. Чита, 2003. С. 44–59.

**ПИРОГЕННЫЙ ФАКТОР В ПОЙМЕ ОБИ И ЕГО ВОЗМОЖНОЕ ВЛИЯНИЕ
 НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ (ОЦЕНКА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КОСМИЧЕСКИХ СНИМКОВ LANDSAT)**

Тюрин В.Н.

Сургут, «СургутНИПИнефть» ОАО «Сургутнефтегаз»

Пожары оказывают заметное влияние на структуру растительного покрова и природных комплексов в целом. Изменения легко распознаются на космо- и аэрофотоснимках. Однако они сохраняются далеко не везде продолжительное время. Основные трудности с дешифрированием гарей касаются речных пойм, в которых активное развитие растительности быстро маскирует участки, пройденные пожаром. Проведенный нами сравнительный анализ двух космоснимков Landsat на территорию поймы Оби показал серьезные проблемы с дешифрированием уже через месяц после пожаров.

Непредсказуемость возникновения пожаров, а также непродолжительность проявления их последствий в обской пойме требует выполнения многократной съемки, при этом пространственное разрешение должно быть достаточно высоким для определения площадей гарей. Оптимальной, на наш взгляд, является съемка с периодичностью 5–10 дней и пространственным разрешением выше 100 м. К сожалению, на сегодняшний день рынок данных дистанционного зондирования с указанными требованиями весьма ограничен. Упомянутый выше и широко известный спутник Landsat позволяет получать снимки относительно высокого разрешения (30 м), однако съемка с него выполняется не чаще одного раза в 16 суток. С учетом облачных дней, за теплый период удается сделать, как правило, не более 2–3 качественных снимков. Таким образом, возможность получения сведений о пожарах и их последствиях для поймы Оби с указанного спутника носит в основном случайный характер. Тем не менее, именно космоснимки Landsat позволили выявить особенности проявления пирогенного фактора в обской пойме благодаря удачно проведенной съемке.

Полученный с Landsat снимок (дата съемки 25.05.2004) на участок широтного отрезка поймы Оби близ Сургута протяженностью 195 км, четко отразил характер выгорания поймы перед началом активного развития травостоя, маскирующего гари. Пойма на этот период была слабо затоплена (вместе с постоянными водными объектами площадь водной поверхности составляла 26%), поэтому огонь мог распространяться беспрепятственно на больших площадях. Благодаря относительно высокому разрешению снимка, на нем удалось выявить не только последствия от пожаров, но также непосредственные признаки горения (огонь, дым). Площадь территории, пройденная пожаром, составила почти 23% от поймы.

Пожарами были охвачены практически все типы растительности, включая луга, травяные болота, леса и кустарниковые заросли прирусловья, центральной зоны поймы и заболоченных поверхностей.

Наземные исследования, а также наблюдения при авиапатрулировании показали избирательное воздействие пожаров на различные типы растительных сообществ. В меньшей мере изменения касаются лугов (они незначительны и слабо проявляются даже при наземном обследовании). На травяных болотах изменения также несут существенный характер, страдают в основном многолетние надземные органы растений, в частности древеснистые побеги сабельника болотного (*Comarum palustre*). В лесах сильно выгорают кустарники и древесный подрост, при этом большие деревья, как правило, выдерживают воздействие пирогенного фактора. Наибольшее влияние пожар оказывает на кустарниковые заросли, берзовые и осиновые молодняки, выгорающие практически полностью, освобождая место для «конкурирующих» с ними мезофильных лугов и травяных болот.

Анализ снимков Landsat, а также других материалов космосъемки показал относительно высокую частоту пожаров (сильные пожары происходили 1995, 2004 и 2005 годах, возможно также в 2000 году). В период времени между ними наблюдается активное зарастание поймы древесно-кустарниковой растительностью.

Наиболее успешное восстановление растительного покрова нами отмечено на заболоченных участках, покрытых зарослями ивы лопарской (*Salix lapponum*). Уже в год выгорания происходит активное отрастание побегов ивы, которые формируются от оснований стволиков. На следующий год проективное покрытие кустарникового яруса приближается к исходному, однако кусты остаются низкорослыми.

На плоских гнивах современной поймы, где потенциально возможно формирование кустарниковых зарослей, верхний ярус восстанавливается в основном за счет различных видов ив (*Salix pentandra*, *S. bebbiana*, *S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis*, *S. dasyclados*), при участии березы (*Betula pubescens*) и осины (*Populus tremula*). Вместе с тем восстановление по сравнению с болотными лопарсколозняками происходит довольно медленно. Вывод подтверждается многолетними наблюдениями на стационарных площадках. На одной из таких площадок за 8 лет отмечено увеличение проективного покрытия кустарникового яруса с 5 до 15%. Данный пример указывает на возможные причины широкого распространения разреженных кустарниковых зарослей, связанных с регулярным воздействием пирогенного фактора.

На высоких редкозатапливаемых гнивах на месте мелколиственных (из *Betula pubescens*, *B. pendula* и *Populus tremula*) и сосновых (из *Pinus sylvestris*) лесов происходит восстановление древесного яруса через стадию кустарников, преимущественно мезофильных. Наиболее активное участие принимают шиповники (*Rosa acicularis*, *R. majalis*), менее значимы черемуха (*Padus avium*), калина (*Viburnum opulus*), свидина (*Swida alba*), смородины (*Ribes nigrum*, *R. hispidulum*), спирея (*Spiraea salicifolia*). Нередко к ним примешиваются ивы (*Salix rosmarinifolia*, *S. cinerea*, *S. bebbiana*, *S. caprea*). Последующее зарастание происходит в основном за счет осины. Возможность восстановления леса, вероятно, зависит от длительности периода без пожаров.

Таким образом, пирогенный фактор оказывает заметное влияние на структуру растительности высоких участков поймы, вероятно ограничивая более широкое распространение лесов и кустарников. Благодаря пожарам сохраняется возможность присутствия мезофильных лугов. Зарастание выгоревших территорий древесно-кустарниковой растительностью происходит довольно быстро, однако частые пожары мешают полному ее восстановлению.

На более низких поверхностях, занятых преимущественно сырыми (болотистыми) лугами и травяными болотами, пирогенный фактор не приводит к заметным изменениям.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЯ СПЛОШНЫХ ВЫРУБОК В ЕЛЬНИКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

Уланова Н.Г.¹, Логофет Д.О.²

¹ Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

² Москва, Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН

Вторичные сукцессии после вырубки леса можно рассматривать как закономерную смену доминирования популяций растений немногих ключевых видов (вейники, малина, ель, береза, осина) в результате внутри- и межвидовой конкуренции (Миркин, Наумова, 1998; Ulanova, 2000). Поскольку исход конкуренции нетривиально зависит от жизненных форм конкурентов, важно понимание динамики демографической структуры популяций и статус-специфических отношений между структурными группами.

Статус, или *структура*, популяции объективно определяется как совокупность и относительное обилие стадийно-возрастных групп особей. Для этого необходимо одновременно иметь данные о стадиях онтогенеза («возрастных состояниях») и хронологическом возрасте особей. Построение прогностических моделей с использованием оригинального матричного формализма позволяет формализовать понятие стадийно-возрастной структуры и описать динамику популяций с учетом конкурентных отношений среди видов-доминантов (Логофет, 2002; Уланова и др., 2002; Logofet et al., 2006; Уланова и др., 2008).

Моделирование популяционной динамики видов-доминантов в ходе ранних стадий сукцессии после вырубки леса проведено по следующей схеме.

1. Изучение биологии видов-доминантов (*Calamagrostis canescens*, *C. epigeios*, *C. villosa*, *Rubus idaeus*, *Betula pendula*, *Populus tremula*) и разработка шкал онтогенеза модельных видов. Удалось разработать оригинальные методы определения хронологического возраста кустов вейников по морфологическим признакам корневища и по числу годичных колец на срезах корневища малины (Уланова, Демидова, 2001; Уланова и др., 2002), что позволило классифицировать каждый куст по трем основаниям: биологическому возрасту (стадии онтогенеза), хронологическому возрасту и по происхождению (семенному или вегетативному).

2. Мониторинг динамики популяционной структуры видов-доминантов в первые 15 лет после нарушения экосистемы ельников в результате сплошной вырубki. При этом стадийно-возрастное состояние каждой особи (куста) двух конкурирующих видов определяли одновременно на одной и той же постоянной площади с маркировкой и отслеживанием развития всех особей во времени. Для калибровки моделей использован временной ряд данных по стадийно-возрастным структурам.

3. Представление хода онтогенеза видов-доминантов в виде *графов жизненного цикла* (ГЖЦ) особей на каждом этапе сукцессии. Слежение за маркированными особями в течение 3–10 лет позволило установить, в каких возрастах реализуются стадии онтогенеза всех изучавшихся видов и какие переходы происходят за один год между стадиями. ГЖЦ задается на «решетке» состояний, отражает многовариантность путей онтогенеза и репродукции растений данного вида в данных условиях и представляют собой концептуальную основу для построения соответствующих моделей (Логофет, 2002; Уланова и др., 2002).

4. Моделирование динамики изолированных популяций изученных видов с помощью линейных матричных моделей. Линейная модель может быть адекватной на этапе экстенсивного (*экспоненциального*) роста популяции. Откалиброванные по временному ряду наблюдений за стадийно-возрастной структурой, модели позволяют оценить скорость *экспоненциального* роста популяции в целом и описать структуры, соответствующие такому росту (Logofet et al., 2006; Логофет, Белова, 2007).

5. Построение и анализ нелинейных матричных модели динамики двух конкурирующих популяций (Ulanova et al., 2007; Уланова и др., 2008). Статусно-специфичные параметры выживания и рождаемости линейной модели считаются максимально возможными, а их нелинейные модификации (в сторону уменьшения) зависят от размеров тех статусных групп в популяции конкурента, которые способны оказать конкурентное давление в наблюдаемых условиях.

6. Введение в модели конкуренции элементов управления и/или зависимости от начальных условий на рубках и проведение соответствующих сценарных экспериментов с моделями. Разработка прогностических моделей при разной начальной численности и интенсивности вегетативного размножения видов-доминантов позволит прогнозировать динамику лесных сообществ и решать проблемы управления ходом лесовозобновления на рубках и влиять на его результат.

Пара конкурирующих видов из березы повислой (*Betula pendula* Roth) и вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) представляет собой типичный вариант смены доминирования видов в широком диапазоне экологических условий при зарастании сплошных рубок сосняков и ельников южной тайги в европейской части России (Зворыкина, 1983; Уланова и др., 2005). Исследования проведены в течение 10 лет сразу после рубки ельника черничного на постоянной площадке размером 1×1 м в охранной зоне Центрально-Лесного гос. биосферного заповедника. Каждый год 15–20 августа проводили учет возраста и онтогенетической стадии особей и маркировку всех появившихся кустов вейника и проростков березы. Детальный анализ жизни 182 экземпляров березы и 325 кустов вейника в течение 10 лет наблюдений позволил понять механизмы формирования древостоев березняка на начальных стадиях (в отсутствие антропогенного и зоогенного повреждения деревьев).

Внутри- и межвидовые отношения – в частности, отношения конкуренции – в теоретической экологии традиционно рассматриваются в рамках нелинейных моделей (Свирижев, 1976; Logofet, 1993). Традиция же в описании динамики популяций с дискретной структурой восходит к матричным моделям без внутри- и межвидового взаимодействия, т. е. к моделям линейным (Logofet, 1993; Caswell, 2001; Логофет, 2002; Логофет, Белова, 2007). Предложенный подход к моделированию совместной динамики популяций вейника и березы представляет собой попытку совместить обе эти традиции: статус-специфические коэффициенты дожития и репродукции в матричных моделях представлены как убывающие функции численности соответствующих структурных групп собственной популяции и популяции конкурента. С учетом экспертного знания о взаимодействии этих групп в сообществе, проведена агрегация возрастно-стадийной структуры конкурирующих популяций в макрогруппы: репродуктивных (*R*) и пострепродуктивных (*P*) особей вейника, кустарникообразных (*S*) и древесных (*T*) состояний березы; построен граф само- и взаимовлияний в модельной динамике агрегированных популяций (рис.). В результате размерность нелинейного матричного оператора снижена до 4, что дало возможность откалибровать модель по данным (4 из 10 лет) наблюдений, найти равновесие и выяснить его устойчивость по отношению к локальным возмущениям начального состояния.

Конкурентные отношения между березой и вейником можно отнести к асимметричному типу, согласно представлениям Р.А. Keddy и В. Shipley (1989), а также асимметрии количественной структуры само- и взаимовлияний в модельной динамике агрегированных популяций (рис.).

Результаты конкурентных отношений между видами изменяются в ходе зарастания рубки. В первые 3 года численность березы и вейника возрастает линейно. Численность макрогруппы *P* (пострепродуктивный вейник) составляет менее 10% от общей численности, т. е. вейник практически не подавляет березы макрогруппы *S* (кустообразные березы), хотя подрост березы влияет на группу *R* вейника. Подрост березы в иматурном состоянии **im₂** начинает угнетать вейник за счет затенения и поглощения большего объема ресурсов влаги и эле-

ментов минерального питания. Макрогруппа *S* березы подавляет макрогруппу вейника *R*, увеличивая долю группы *P* до 12–16%, которая элиминирует возможность появления нового подроста березы из семян (воздействие $P \rightarrow S$). Однако с появлением макрогруппы *T* (взрослые деревья берез), начиная с 5 года сукцессии, конкуренция за элементы минерального питания и воду резко возрастает, что ведет к угнетению вейника – в большей степени группы *P*, чем *R*. Численность вейника сокращается и стабилизируется на уровне 40 кустов. В группе *R* исчезают генеративные стадии: молодые кусты, не зацветая, переходят в состояние *ss*; спектр популяции становится фрагментарным, причем доля группы *P* составляет 26–48%, т.е. популяция становится стареющей.

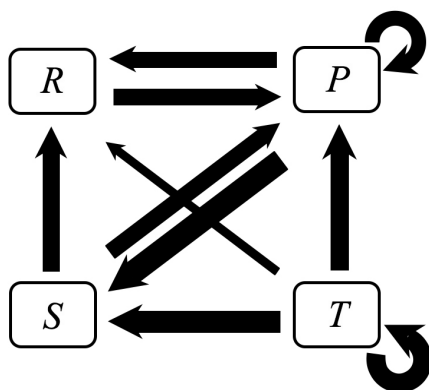


Схема конкурентных отношений среди макрогрупп популяций вейника и березы, отражающая экспертное знание и результаты калибровки нелинейной модели

Стрелки указывают на группу, которая испытывает негативное влияние конкурента; толщина стрелок соответствует (в логарифмическом масштабе) количественному значению параметра модели

Несмотря на падение кривой популяционной плотности березы, березовый фитоценоз с сомкнутыми кронами и угнетенной популяцией вейника становится стабильной системой, что иллюстрирует обнаруженное в модели устойчивое равновесие $[R^*, P^*, 0, T^*] \approx [28, 13, 0, 1]$ с нулевой численностью юного подроста березы. Популяции березы и вейника существуют в разных надземных ярусах. У березы преобладает внутривидовая конкуренция за ресурсы, причем наибольшей силы достигает эффект самолимитирования у деревьев. Влияние березы на вейник превращается в создание постоянной фитоценотической среды обитания, которая может трактоваться как стабильно экстремальные условия жизни. Максимальной интенсивности достигает воздействие старых вейников на юный подрост березы (Уланова и др., 2008), что вкупе с влиянием деревьев объясняет исчезновение макрогруппы *S*.

Иные модельные варианты хода сукцессии требуют более общей формулировки и более глубокого анализа бифуркационных свойств нелинейной матричной модели.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (04-04-48469, 05-04-49291), гранта Президента РФ государственной поддержки научных исследований, проводимых ведущими научными школами (7063.2006.4).

Литература

- Зворыкина К.В. Эколого-ценотическая характеристика некоторых представителей рода *Calamagrostis* Adans (на примере южнотаежных березняков) // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М., 1983. С. 85–98.
- Логофет Д.О. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Математическое моделирование. 2002. Т. 14. № 12. С. 11–22.
- Логофет Д.О., Белова И.Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. 2007. Т. 13. № 4. С. 145–164.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности: история и современное состояние основных концепций. Уфа, 1998. 413 с.
- Свирижев Ю.М. Вито Вольтерра и современная математическая экология // Послесловие к кн. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М., 1976. С. 245–286.
- Уланова Н.Г., Белова И.Н., Логофет Д.О. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: матричная модель динамики популяций вейника и березы, растущих совместно // Журнал общей биологии. 2008, (в печати).
- Уланова Н.Г., Демидова А.Н. Популяционная биология вейника седеющего (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth) на вырубках ельников южной тайги // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2001. Т. 106. № 5. С. 51–58.
- Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Клочкова И.Н., Логофет Д.О. Структура и динамика популяции вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 509–521.
- Уланова Н.Г., Жуковская О.В., Кукулина Н.В., Демидова А.Н. Структура и динамика популяции березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.) в наземновейниковых фитоценозах сплошных вырубок ельников Костромской области // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2005. Т. 110. № 5. С. 27–35.
- Caswell H. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2nd ed. Sunderland, 2001. 722 p.
- Keddy P.A., Shipley B. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities // Oikos. 1989. Vol. 54. P. 234–241.
- Logofet D.O. Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology. Boca Raton, 1993. 308 p.

Logofet D.O., Ulanova N.G., Klochkova I.N., Demidova A.N. Structure and dynamics of a clonal plant population: classical model results in a non-classic formulation // Ecological Modelling. 2006. Vol. 192. P. 95–106.

Ulanova N.G. Plant age stages during succession in woodland clearings in Central Russia // Vegetation science in retrospect and perspective. Uppsala, 2000. P. 80–83.

Ulanova N.G., Zavalishin N.N., Logofet D.O. Competition between and within aspen (*Populus tremula*) and raspberry (*Rubus idaeus*) after clear-cutting: matrix models of structured populations dynamics // Forest Science and Technology. 2007. Vol. 3. № 1. P. 68–77.

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КУЛЬТУРНЫХ И СОРНЫХ РАСТЕНИЙ В АГРОФИТОЦЕНОЗАХ

Фадеева Е.Ф., Груздева Н.А.

Тюмень, Тюменская государственная сельскохозяйственная академия

Одной из наиболее актуальных фундаментальных проблем экологической физиологии и биохимии растений является проблема взаимоотношений между различными видами в растительных сообществах. В практике сельскохозяйственного производства от них зависят устойчивость, продуктивность и направленность развития агрофитоценозов (Матвеев, 1994). Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению роли растительных выделений во взаимодействии разных видов растений в агроценозах, исследователи и особенно производители растительной продукции мало внимания уделяют вопросам аллелопатии. Между тем, аллелопатия или физиолого-биохимические взаимовлияния культурных и сорных растений являются важными факторами, влияющими на конечный результат – количество получаемой продукции.

По природе своей химические вещества, поступающие в почву в виде корневых выделений и из отмирающих тканей, довольно разнообразны. Особое место среди них занимают фенольные соединения, накопление которых в корнеобитаемой среде создает аллелопатический потенциал. В частности, изучение злакового ценоза показало, что в верхнем слое почвы в большом количестве содержатся активные оксикоричные и оксисбензойные кислоты, причем представители оксикоричных кислот, феруловая и кумаровая, по физиологической активности являются сильными ингибиторами ростовых процессов растений (Запрометов, 1974). Положительное либо отрицательное действие активных соединений на растения зависит от дозы и времени воздействия (Чернобривенко, 1956). Согласно закону действия физиологически активных веществ: низкие концентрации их вызывают стимулирующий эффект, а при повышенных концентрациях растения, напротив, угнетаются. Под влиянием высоких доз аллелопатически активных соединений в растениях происходят глубокие нарушения обмена веществ, прежде всего в скислении корней и стеблей (Богдан, 1980). Накопление в почве культурными растениями токсичных веществ может быть использовано для биологического подавления сорняков в полях севооборота при оптимальном способе чередования культур (Putman, 1983).

В настоящее время известно около 70 видов культурных растений, которые продуцируют активные соединения, перспективные для использования в качестве биогербицидов. В частности, в условиях нулевой обработки почвы выявлено ингибирующее действие мульчи из растительных остатков пшеницы и ржи на развитие сорняков: рост мари белой был подавлен на 99, ширицы – на 96%. Из пшеницы выделены и идентифицированы феруловая кислота, подавляющая прорастание семян и рост корней, из ржи – β-фенилмолочная и β-оксимасляная кислоты, ингибирующие рост проростков сорняков (Бенц, 1996). К аллелопатически активным культурам относят также овес, ячмень, кукурузу, гречиху, горох, люпин, люцерну, эффективные против яровых поздних и других однолетних сорняков (Неустроева, Добрецова, 1972; Putman, 1983). В качестве сороочищающих культур, способных снижать засоренность посевов до 30%, называют также рапс, горчицу, редьку дикую (Спиридонов, Шестаков, 1998).

Аллелопатическая активность и толерантность в равной степени присущи как культурным растениям, так и сорнякам. В частности, изучалось влияние измельченных корней осота полевого, бодяка полевого и молкана татарского на всхожесть и развитие растений пшеницы при внесении их в почву. Установлено, что данные сорные растения особенно сильно угнетают пшеницу на начальных этапах развития, снижая показатели всхожести и длины корней и листа. Влияние вытяжек из листьев молочая и корневищ пырея подавляют рост пшеницы и гороха, а водные вытяжки вьюнка полевого и осота розового ингибируют прорастание семян и рост всходов многих сельскохозяйственных культур (Le Tourneau, Heggeness, 1957). Аллелопатическая активность сорняков должна быть учтена в стратегии борьбы с ними.

В Тюменской государственной сельскохозяйственной академии проводятся исследования по определению аллелопатического потенциала наиболее распространенных сорных растений, а также ряда культурных растений, с целью последующего использования их в качестве биогербицидов. Опыты закладывали в лабора-

торных условиях при температуре 20–22°C. Семена сорных растений и зерновых культур помещали в чашки Петри по 50 штук в 4–6 кратной повторности. Определяли энергию прорастания, всхожесть, биометрические показатели: длину корешка, высоту ростка, сырую массу проростка. Растения измельчали в гомогенизаторе, концентрацию водных вытяжек доводили до 3% (Гродзинский, 1965). В опыте по изучению влияния вытяжек сорных растений на зерновые культуры использовали семена пшеницы, овса, ячменя и растительные остатки осотов желтого и розового (*Sonchus arvensis*, *Cirsium arvense*), горца шероховатого (*Polygonum scabrum*), щирицы запрокинутой (*Amaranthus retroflexus*), щетинника сизого (*Setaria glauca*), проса сорного (*Panicum miliaceum ruderalis*) и проса куриного (*Echinochloa crusgalli*). Семена сорняков проращивали в водных вытяжках озимой ржи, яровой пшеницы, ячменя, овса, гороха и рапса.

На прорастание семян пшеницы особенно сильное воздействие оказала вытяжка из *Cirsium arvense*: энергия прорастания, по сравнению с контролем (82%), уменьшилась в 1,7 раза, всхожесть в 1,3 раза (86%). Влияние на ростовые процессы проявилось в уменьшении длины корешка в 2,0 раза и высоты ростка в 1,4 раза. Вытяжка *Sonchus arvensis* слабо повлияла на всхожесть семян пшеницы, а энергия прорастания снизилась в 1,3 раза. Биометрические показатели отличались от контрольных незначительно, и только длина корешка была ниже в 1,3 раза. В аналогичном опыте с использованием вытяжек яровых поздних мятликовых сорняков энергия прорастания и всхожесть были ниже на 8–10%, по сравнению с контролем (вода), в вариантах с *Echinochloa crusgalli* и *Setaria glauca*. Данные показатели приблизились по значению к показателям, полученным в варианте с вьюнком полевым (*Convolvulus arvensis*) – вторым контролем, одним из наиболее аллелопатически активных сорных растений. Однако биометрические данные были выше чем на контроле, то есть имела место стимуляция ростовых процессов.

Прорастание семян овса особенно сильно ингибировалось многолетними сорняками. В вытяжках *Sonchus arvensis* и *Cirsium arvense* они обеспечили одинаково низкую энергию прорастания, в 2,0–2,4 раза ниже, чем на контроле, и пониженную всхожесть, в 1,3–1,4 раза ниже контрольного показателя. В то же время на ростовые процессы осоты действовали слабо, длина корешка и высота ростка изменились незначительно, при этом сырая масса проростка уменьшилась в 1,6 раза. Среди однолетних сорных растений достаточно сильно ингибировали прорастание семян овса вытяжки из *Polygonum scabrum* и *Amaranthus retroflexus*. Если на контроле энергия прорастания составила 76,6%, то в варианте со щирицей уменьшилась в 1,5 раза, с гречихой – в 1,3 раза. Всхожесть на контроле составила 86,0%, уменьшилась соответственно в 1,2 и 1,3 раза. *Echinochloa crusgalli* оказало слабое аллелопатическое влияние на энергию прорастания и всхожесть овса. Биометрические показатели под действием вытяжек сорняков также изменились незначительно, в среднем на 5–10%.

Семена ячменя, напротив, хуже прорастали в вытяжках однолетних сорняков, чем многолетних. *Cirsium arvense* слабо повлиял на всхожесть семян данной зерновой культуры, на контроле она составила 84%. Энергия же прорастания снизилась в 1,2 раза, на контроле была на уровне 70%. В варианте с *Sonchus arvensis* энергия прорастания и всхожесть уменьшились в 1,4 и 1,2 раза соответственно. Сильнее осоты действовали на ростовые процессы, все биометрические показатели, включая сырую массу проростка, снизились в 1,7–2,3 раза. Среди однолетников сильное ингибирующее влияние на прорастание семян ячменя оказала вытяжка *Echinochloa crusgalli*. Показатели энергии прорастания и всхожести уменьшились в 4,8 и 5,1 раза соответственно. Достаточно сильно угнетался процесс прорастания под влиянием вытяжки *Amaranthus retroflexus*, в среднем в 2,5–2,4 раза. *Polygonum scabrum* повлияла только на энергию прорастания, снизив ее в 2,3 раза. Биометрические показатели в среднем уменьшились в 1,5–2,0 раза, сильнее в варианте с *Polygonum scabrum*.

В последние годы в Зауралье в посевах зерновых и других сельскохозяйственных культур распространение получили яровые поздние мятликовые сорняки: просо сорное, просо куриное, щетинники сизый и зеленый. При разработке стратегии борьбы с данными сорняками необходимо учитывать аллелопатический потенциал культурных растений. Так называемые «сороочищающие культуры» можно использовать для биологического подавления сорных растений в полях севооборота при оптимальном способе чередования культур. Опытным путем было установлено, что на всхожесть яровых поздних мятликовых сорняков сильное ингибирующее действие оказала вытяжка из рапса (рис. 1).

Просо сорное оказалось толерантным к действию вытяжек большинства культур. Всхожесть сорняка на контроле составила 98%, по другим вариантам опыта 93,0–99,5%, и только в водной вытяжке рапса снизилась до 8%. На просо куриное слабое ингибирующее влияние оказали вытяжки озимой ржи, яровой пшеницы и кукурузы. При всхожести на контроле 92%, в данных вариантах опыта этот показатель уменьшился до 73,5–80,0%. Всхожесть семян щетинника сизого на контроле составила 93% и заметно снизилась в вариантах с горохом и кукурузой, в 1,4–1,5 раза. Слабую аллелопатическую активность в отношении щетинника проявили водные вытяжки озимой ржи и яровой пшеницы, всхожесть уменьшилась до 75–77%. Под влиянием вытяжки рапса семена щетинника не прорастали. Вытяжки ячменя и овса не оказали существенного влияния на прорастание семян яровых поздних мятликовых сорняков, однако сильно ингибировали рост корешков. По сравнению с контролем длина корешков уменьшилась в 2–3 раза в варианте с ячменем, в 4–6 раз в варианте с овсом (рис. 2).

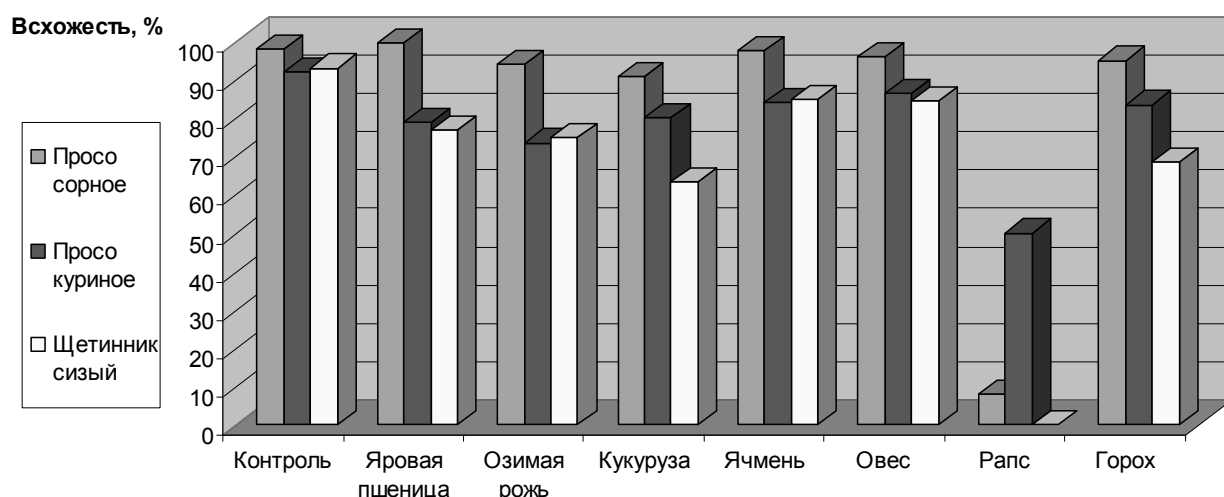


Рис. 1. Лабораторная всхожесть яровых поздних мятликовых сорняков в водных вытяжках культурных растений

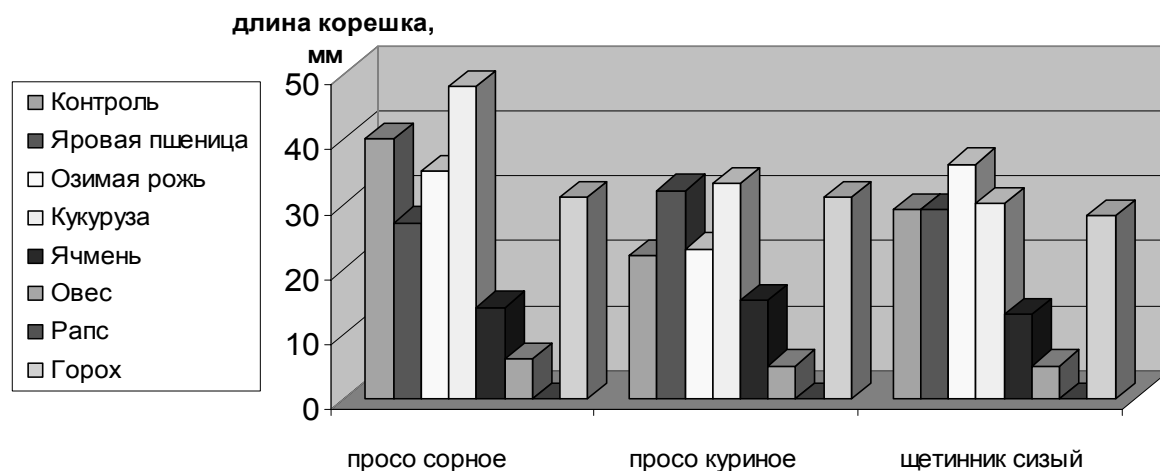


Рис. 2. Аллелопатическое действие водных вытяжек культурных растений на длину корешка яровых поздних мятликовых сорняков

В целом аллелопатическое действие водных вытяжек культурных растений на яровые поздние мятликовые сорняки проявилось по-разному: одни культуры оказали влияние на энергию прорастания и всхожесть семян сорняков (горох, кукуруза), другие культуры влияли на ростовые процессы (овес, ячмень), и только рапс кардинально снижал всхожесть и сильно ингибировал рост проростков. Полученные данные дают основание полагать, что введение в севообороты овса и особенно рапса позволит эффективно снижать засоренность посевов сельскохозяйственных культур яровыми поздними мятликовыми сорняками. Посевы овса, включенные в севооборот, могут способствовать «самоочищению» почвы от семенных зачатков данных сорняков, так как обеспечивают высокую всхожесть, но при отсутствии хорошо развитых корней, сорные растения не смогут укорениться и нормально развиваться.

Литература

- Бенц В.А. Поливидовые посевы в кормопроизводстве: теория и практика. Новосибирск, 1996. 228 с.
 Богдан Г.П. Влияние аллелопатического фактора на активность фосфата в растениях-акцепторах // Химическое взаимодействие растений. Киев: Наук. думка, 1980. С. 44–51.
 Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев: Наук. думка, 1965. 200 с.
 Запроматов М.Н. Основы биохимии фенольных соединений. Москва: Высшая школа, 1974. 213 с.
 Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. Самара, 1994. 204 с.
 Неустроева С.Н., Добрецова Т.Н. Влияние некоторых яровых культур на марь белую // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев: Наук. думка, 1972. С. 68–73.

Спиридонов Ю.Я., Шестаков В.Г. Пестициды и окружающая среда // Рекомендации по региональному применению гербицидов в РФ. Москва, 1998. С. 8–15.

Чернобрюшкова С.И. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. Москва: Наука, 1956. 194 с.

Le Tourneau D., Heggeness H.G. Germination and growth inhibitors in leafy spurge foliage and quackgrass rhizomes // Weeds, 5 (1), 1957. P. 12–19.

Putman O.R. Allelopathic chemicals. Natures herbicides in action // Chem. Endin., Specnews. Rep. 1983. № 4. P. 34–45.

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ *PLATANATHERA BIFOLIA* (L.) RICH. НА ЮГЕ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Федченко Е.А.¹, Хозяинова Н.В.²

¹Тюмень, Тюменский государственный университет

²Тюмень, ООО «ТюменНИИгипрогаз»

Виды сем. *Orchidaceae* наиболее уязвимы в природе, что обусловлено особенностями их биологии: микосимбиотрофизмом, длительным вегетативным периодом онтогенеза, способностью переходить в состояние вторичного покоя при наступлении неблагоприятных условий и высокой чувствительностью к антропогенным воздействиям. В результате сокращаются как ареалы, так и численность видов этого семейства (Ишмуратова и др., 2003). Многие виды орхидных включены в Красные книги разного ранга и подлежат охране. Изучение реальной ситуации в природных популяциях редких видов и оценка их состояния – одна из актуальных задач популяционной ботаники (Заугольнова и др., 1973).

Вопросы экологии наземных орхидных рассматриваются во многих статьях и монографиях, посвященных их систематическому положению, опылению, микоризообразованию и другим особенностям биологии (Вахрамеева, Денисова, 1975; Селиванов, 1981; Вахрамеева, Быченко и др., 1993; Перебора, 2003 и др.). Большинство авторов подчеркивают экологическую лабильность орхидных, и в то же время они считаются одними из самых редких растений умеренной зоны. Причины этой редкости остаются наиболее интересным вопросом для исследователей (Вахрамеева и др., 1994).

Целью нашего исследования явилось изучение экологических условий произрастания и фитоценотической приуроченности популяций *Platanthera bifolia* в пределах административного юга Тюменской области.

Сбор материала проводили в 2006–2007 гг. в Абатском, Викуловском, Казанском, Нижнетавдинском, Тобольском, Тюменском и Упоровском районах. Геоботанические описания выполнены по стандартной методике с указанием обилия видов по шкале Друде. Под жизненностью или жизненным состоянием понимали степень развитости (или степень подавленности) вида в фитоценозе, которую определяли по трехбалльной шкале (Воронов, 1973). Проективное покрытие любки двулистной оценивали согласно методам «Line intercept» и «Point intercept» (Caryl, Elzinga и др., 1998); возрастной состав ценопопуляций и плотность особей учитывали на трансекте 4×10 м (Работнов, 1950). Всего было исследовано 19 ценопопуляций *P. bifolia*.

Тип ареала любки двулистной – европейско-малоазиатско-сибирский (Вахрамеева и др., 1994). Вид относится к неморальной эколого-ценотической группе (Смирнов и др., 2006); обитает на лугах разного типа и в светлых лесах (Татаренко, 1996); может расти на вырубках и на границе вырубки и леса (Блинова, 2001). На юге Тюменской области *P. bifolia* встречается во всех районах, но крупных популяций не образует. Растет в лиственных и светлых смешанных травяных лесах (Хозяинова и др., 2004).

По нашим данным, любка двулистая обитает в хвойных, лиственных и смешанных лесах, наиболее часто встречается в березняках, а на лугах и вырубках ценопопуляции *P. bifolia* не обнаружены.

Из 19 описаний, сделанных в различных фитоценозах, любка присутствовала в 5 березняках, что составляет 26,32% от всех описаний. Проективное покрытие травяного яруса в них варьировало от 50 до 100%, а сомкнутость крон верхнего яруса – 50–80%. На трансекте было отмечено 39 особей *P. bifolia* различных возрастных состояний, проективное покрытие которых составляло 3,45%, а плотность изменялась от 0,05 до 0,88 экз./м². В разреженных фитоценозах с сомкнутостью крон 50–70% и общим проективным покрытием до 80% была отмечена максимальная жизненность растений любки двулистной. Наибольшее обилие особей *P. bifolia* (Sol) отмечено в ассоциациях *Betula pendula*+*Rubus saxatilis* и *Betula pendula*+*Calamagrostis arundinacea*. В затененных местообитаниях с высокой сомкнутостью крон и проективным покрытием более 80% жизненность особей любки снижалась до 1–2 баллов.

Самая крупная популяция любки двулистной – 62 растения на трансекте – обнаружена в ассоциации *Betula pendula*+*Populus tremula*+*Rubus saxatilis*+*Lycopodium clavatum*. Сомкнутость крон верхнего яруса в фитоценозе составила 60–70%, проективное покрытие травяного яруса варьировало от 50% до 70%. Проективное покрытие особей любки достигало 5,89%, плотность не превышала 1,2 экз./м², жизненность была равна

3 баллам. Вероятно, эколого-фитоценотические условия в данном фитоценозе наиболее благоприятны для произрастания и возобновления особей *P. bifolia*.

Популяции любки двулистной обнаружены в 4 ассоциациях сосновых лесов (21,06%). Проективное покрытие травяного покрова и сомкнутость крон верхнего яруса в этих сообществах варьировали от 20 до 80%. Максимальное число растений любки на трансекте составляло 39 особей. Проективное покрытие растений *P. bifolia* в сосняках варьировало от 0,61% до 3,95%; плотность особей – 0,15–0,88 экз./м². Наибольшая жизненность вида (3 балла) была отмечена в сообществе *Pinus sylvestris*+*Lycopodium clavatum*+*Antennaria dioica*.

В ассоциации *Pinus sylvestris*+*Antennaria dioica*, при разреженном травяном ярусе (20–30%), жизненность особей любки также была высокой. На участках трансекты с высокой сомкнутостью крон (70–80%) жизненность особей *P. bifolia* снижалась до 1–2 баллов, либо растения отсутствовали. В ассоциациях *Pinus sylvestris*+*Lycopodium clavatum*+*Antennaria dioica* и *Pinus sylvestris*+*Antennaria dioica* было отмечено наибольшее обилие растений любки двулистной (Sol).

По 15,79% от всех описанных ассоциаций с *P. bifolia* приходится на смешанные березово-сосновые и осиново-березово-сосновые леса. Проективное покрытие травяного покрова и сомкнутость крон верхнего яруса в этих сообществах составляли 30–90% и 50–80% соответственно. На трансекте число особей любки двулистной представлено 14 растениями. Проективное покрытие растений *P. bifolia* – 0,66–1,74%, плотность варьировала от 0,03 до 0,60 экз./м². Высокая жизненность и наибольшее обилие любки (Sol) были отмечены в ассоциациях *Populus tremula*+*Betula pendula*+*Pinus sylvestris*+*Calamagrostis epigeios*+*Vaccinium myrtillus*+*Rubus saxatilis* и *Betula pendula*+*Populus tremula*+*Pinus sylvestris*+*Calamagrostis epigeios*, где сомкнутость крон верхнего яруса 50–60% и проективное покрытие 80%. С увеличением сомкнутости крон и проективного покрытия травяного яруса жизненность особей *P. bifolia* снижалась до 1–2 баллов.

Нами отмечено присутствие любки двулистной в двух ассоциациях с участием темнохвойных пород: *Pinus sibirica*+*Picea obovata*+*Menyanthes trifoliata* и *Pinus sylvestris*+*Picea obovata*+*Abies sibirica*+*Carex digitata*+*Stellaria longifolia*. Для этих ассоциаций характерно высокое общее проективное покрытие 80–90%. Максимальное число особей любки на трансекте достигало 6 экз.; жизненность составляла 1–2 балла. На трансектах растения любки двулистной располагались неравномерно – только в местах с наименьшим проективным покрытием травяного яруса и сомкнутостью крон от 50% до 70%. В заболоченном сосново-кедровом лесу *P. bifolia* росла на замшелых приствольных кругах.

Произрастание любки двулистной отмечено в осиново-березовом лесу с участием широколиственной породы – липы сердцелистной: *Betula pendula*+*Populus tremula*+*Tilia cordata*+*Aegopodium podagraria*, который располагался на берегу заросшего озера. Сомкнутость крон составила 80–90%; проективное покрытие травяного яруса – 40–50%. На трансекте были отмечены 2 поврежденные особи и 3 отмерших растения любки.

Очевидно, что эколого-фитоценотические условия последних трех описанных сообществ являются менее благоприятными для обитания любки двулистной.

P. bifolia довольно нетребовательна к увлажнению и богатству почвы, поэтому может произрастать в лесах различного типа (Мамаев и др., 2004) и на почвах с широким спектром влажности и кислотности (Ишмуратова и др., 2003). К богатству почвы вид нетребователен и обитает на почвах от бедных до умеренно богатых, но чаще встречается на бедных, щелочных, от средне-сухих до влажных мелкопесчаных почвах, что связано со слабой конкурентоспособностью орхидных (Вахрамеева и др., 1994; Татаренко, 1996). Уклонение от конкуренции О. Ames (1922) рассматривает как основу жизненной стратегии орхидных.

В 63,16% описанных нами ассоциаций почвы по механическому составу относились к песчаным и супесчаным, а остальные – к суглинистым. На почвах с более тяжелым механическим составом любка двулистая нами не встречена. Видимо, наиболее благоприятными для ее произрастания являются хорошо аэрируемые супесчаные почвы.

Таким образом, в результате исследований эколого-фитоценотической приуроченности *P. bifolia* выявлено, что на юге Тюменской области вид произрастает в лесных сообществах (преимущественно с доминированием *Betula pendula* Roth) на хорошо аэрируемых супесчаных почвах. Наибольшего обилия (Sol) любка двулистая достигает в фитоценозах с проективным покрытием травяного яруса 50–60% и сомкнутостью крон не более 70%.

Литература

- Блинова И.В. Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 101–113.
 Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Гудайера ползучая // Биол. флора Моск. обл. 1975. Вып. 2. С. 5–11.
 Вахрамеева М.Г., Быченко Т.М., Татаренко И.В., Экзерцева М.В. Мякотница однолистная // Биол. флора Моск. обл. 1993. Вып. 9. Ч. 1. С. 40–50.
 Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75–82.

- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
- Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишибирдин А.Р., Жирнова Т.В. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 2. С. 1–41.
- Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80–91.
- Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
- Перебора Е.А. Распространение орхидных (*Orchidaceae*) на северо-западном Кавказе // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 109–116.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника, 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского союза. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 2. С. 36–47.
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.
- Хозяинова Н.В., Глазунов В.А., Лиховидова Т.Ф., Маракулина О.И., Воронова О.Г., Мельникова М.Ф. Виды растений 4 категории в Красной книге Тюменской области // Земля Тюменская: Ежегодник ТОКМ-2003. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2004. Вып. 17. С. 293–311.
- Ames O. Observation on the capacity of orchids to survive in the struggle for existence // *Orchid Rev.* 1922. № 349.
- Caryl L. Elzinga, Daniel W. Salzer, John W. Willoughby Measuring and Monitoring Plant Populations. Denver: U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, 1998. 492 p.

ДИНАМИКА ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И РАЗВИТИЕ БОЛОТ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»

Филимонова Л.В.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Приведены сведения, полученные для модельной территории (МТ) заповедник «Кивач» (62° 18' с. ш., 33° 55' в. д.), расположенной в среднетаежной подзоне Карелии, в бассейне Онежского озера. Для этой МТ были выполнены реконструкции динамики относительного уровня ряда водоемов, их зарастания и заторфовывания, а также сукцессий водной и болотной растительности на основе использования данных спорово-пыльцевого анализа озерно-болотных отложений, определений макрофоссильных остатков в сапропеле, ботанического состава торфа и степени его разложения.

Хронология установленных событий опирается на 38 радиоуглеродных датировок, определения относительного возраста отложений в 6 палинологически исследованных разрезах и биостратиграфическую периодизацию более 70 разрезов торфяных отложений 20 болотных массивов. Проведена их корреляция с кривыми палеоклиматических показателей (t_{cp}° января, t_{cp}° июля, t_{cp}° года, среднегодовое количество осадков), полученными с применением информационно-статистического метода В.А. Климанова (Филимонова, Климанов, 2005), динамикой зональной и региональной растительности (Филимонова, 1995, 2005 и др.), а также данными по трансгрессивно-регрессивной деятельности Онежского озера (Девятова, 1986) и неотектонике Карелии (по: Лукашов, см. Елина и др., 1994). Рассчитаны индексы влажности реконструированных болотных палеосообществ (по: Елина, Юрковская, 1992), скорости накопления озерно-болотных отложений и аккумуляции органического вещества в торфе. Прослежены их изменения на протяжении голоцена под влиянием экзогенных и эндогенных факторов. Реконструирована пространственно-временная динамика роста четырех болот по периодам и фазам голоцена.

Установлено, что во второй половине аллереда (11500–11000 л. н.) МТ «Кивач» уже освободилась от ледника. Большая ее часть была занята Онежским приледниковым водоемом, где шло активное накопление ленточных, а затем массивных глин. Падение уровня воды и сокращение его площади 11300 л. н. (Демидов и др., 2006), в позднем дриасе (DR-3: 11000–10300 л. н.) и пребореале (PB: 10300–9300 л. н.) привело к отделению и обособлению в имеющихся депрессиях средних и малых водоемов. На их мелководьях встречались представители семейств *Cyperaceae* и *Poaceae* (*Phragmites australis* и др.), а также *Myriophyllum alterniflorum*, *M. spicatum*, *M. verticillatum*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Potamogeton*, *Ranunculus* sect. *Batrachium*, *Sparganium*, *Typha latifolia*. Однако незначительное участие их пыльцы в формировании палиноспектров AL и DR-3 свидетельствует о слабом течении процесса зарастания, который сдерживался высоким уровнем палеоозер, поступлением холодных талых вод и суровыми климатическими условиями. Некоторая активизация его отмечена в PB.

На протяжении **бореального периода (ВО: 9300–8000 л. н.)** в результате продолжающегося изостатического подъема Балтийского щита происходит дальнейшее значительное снижение зеркала воды в малых водоемах, что вызвало их обмеление. Это на фоне существенного потепления климата улучшило их прогрев, создав условия для интенсивного развития планктона, бентоса и гидрофитов, что способствовало активному зарастанию прибрежных частей озер водной и болотной растительностью, а также отложению сапропеля. Накопление его в депрессиях денудационно-тектонического генезиса зафиксировано с начала бореала, а на озерно-ледниковой равнине – с середины ВО-2 (8680±60 л. н., ТА-1506; 8570±130 л. н., ЛУ-2228; 8350±60 л. н., ТА-1505). Наряду с ранее отмеченными таксонами идентифицированы *Lemna*, *Scirpus*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, *Drepanocladus*, *Equisetum*.

Установлено, что в ВО-3 (8300–8000 л. н.) на ряде малых озер создались условия для отложения торфов. Так, в результате подъема вверх блока кристаллического фундамента под северной половиной котловины палеоводоема Чечкино уровень воды упал настолько низко, что распространившиеся здесь сначала водно-болотные палеосообщества (ПС) быстро сменились болотными древесными ПС. Это нашло отражение в резкой смене торфов и падении индекса влажности (ИВ) реконструированных ПС с 9 до 2,8. О бореальном возрасте имевших место событий свидетельствует радиоуглеродная возраст 8130±120 л. н. (ТА-1942) сапропелевидного торфа. Кроме того, получена датировка 8250±80 л. н. (ТА-890) базального слоя сфагнового переходного торфа, лежащего прямо на сапропеле в болоте Сухая ламба (Елина, 1981). Установленные факты начавшегося торфонакопления коррелируют с некоторым похолоданием и уменьшением среднегодового количества осадков в ВО-3 (Филимонова, Климанов, 2005), неотектоническими подвижками кристаллического фундамента (по: Лукашов, см. Елина и др., 1994), снижением уровня Онежского озера (Девятова, 1986; Демидов и др., 2006) и исследованных зарастающих водоемов, а также максимальным распространением сосновых лесов (Филимонова, 1995, 2005 и др.).

Атлантический период (АТ: 8000–4700 л. н.) – время климатического оптимума и значительных изменений гидрологии и растительности. На протяжении его температуры июля были на 1–2,5°, января – на 1–4°, среднегодовые – на 1–3° выше, чем в настоящее время. Количество осадков на 25–75 мм превышало современный уровень и только 5200 л. н. соответствовало ему (Филимонова, Климанов, 2005).

Комплексный анализ всех данных показал, что климат и гидрологический режим на территории исследования в первой половине АТ-периода были достаточно устойчивые, а во второй – существенно изменялись. В АТ-1 (8000–7000 л. н.) формирование природных комплексов на МТ происходило под воздействием теплого и влажного климата, а также довольно высокого уровня грунтовых вод (УГВ). Для этого времени характерны значительная трансгрессия Онежского озера (Девятова, 1986) и подъем зеркала воды в малых и средних водоемах. Повышение УГВ на болотах способствовало распространению более влаголюбивых болотных ПС и увеличению прироста торфа.

В АТ-2 (7000–6000 л. н.) имели место два похолодания, разделенные потеплением и характеризующиеся существенным снижением зимних температур и колебанием июльских в тех же пределах, как и в АТ-1, но при меньшей влажности климата. На фоне уменьшения последней и продолжающегося подъема Балтийского щита примерно в середине периода упал уровень Онежского озера (Девятова, 1986) и других водоемов, что вызвало обмеление некоторых из них и активизацию их зарастания водными и болотными растениями.

В АТ-3 (6000–4700 л. н.) наибольшее количество осадков на МТ «Кивач» было во время потепления с максимумом 6000 л. н., что создало условия для широкого распространения влаголюбивых болотных ПС. В дальнейшем установились более сухие условия, в том числе и в температурный максимум голоцена, который отмечен здесь 5500 л. н. Это нашло свое отражение в снижении уровня всех исследованных водоемов, интенсивном зарастании их мелководий и торфонакоплении.

Установлено, что в АТ-периоде началось активное зарастание обмелевших водоемов, расположенных в пределах озерно-ледниковых равнин тростниковыми, хвощовыми, древесно-тростниковыми, гипновыми и сфагновыми евтрофными фитоценозами. Развитие болот во второй половине периода сопровождалось довольно частыми сукцессионными сменами, о чем свидетельствует стратиграфия торфяных залежей. В это же время характерно распространение мезотрофных шейхцерицево-сфагновых, хвощовых и древесно-тростниковых ценозов в обмелевших небольших котловинах во флювиогляциальном рельефе. Отложенные ими торфа залегают на мало-мощных сапропелях или непосредственно на глинах. К концу АТ-периода большинство остаточных водоемов на МТ «Кивач» превратилось в болота; в сохранившихся ламбах продолжалось накопление сапропеля.

Суббореальный период (SB: 4700–2500 л. н.) начался с резкого похолодания и уменьшения влажности климата. Согласно реконструкциям, наиболее «сухим» он был 4700–4200, 3900–3600 л. н. и в похолоданиях с экстремумом 3300 и 2900 л. н.

Уменьшение влажности климата в SB-1, снижение базиса эрозии вследствие изостатического подъема земной коры и регрессии Онежского озера 4900–4700 л. н. (Девятова, 1986) ускорили обмеление небольших водоемов и зарастание их болотной растительностью. Сукцессионные смены ее на протяжении суббореала, ход кривых ИВ реконструированных болотных ПС, прироста торфа и степени его разложения свидетельствуют о

колебаниях УГВ на болотах и о значительных снижениях его в SB-1, середине SB-2 и SB-3. Последнее вызвало широкое распространение на болотах, расположенных в депрессиях озерно-ледниковой равнины и межгрядовых котловинах сельгового комплекса, древесно-травяных евтрофных фитоценозов, сменивших травяные и травяно-гипновые ПС. В центральных частях довольно крупных массивов (Чечкино, Мошкарное, Березовое) при этом сохранялись также безлесные травяно-моховые участки. На достаточно хорошо дренированных окрайках болот, залегающих среди бедных водно-ледниковых отложений, распространились пушицево-сфагновые и сфагновые (со *Sphagnum magellanicum*) мезоолиготрофные и олиготрофные фитоценозы, а в центре произрастали топяные шейхцерицево-сфагновые мезотрофные сообщества. Согласно полученным данным, на протяжении суббореала все исследованные водоемы заторфовались.

Субатлантический период (2500 л. н. – настоящее время) характеризовался дальнейшим похолоданием и увеличением общей увлажненности климата. Последнее привело к повышению базиса эрозии и как следствие – УГВ на болотах.

В настоящее время болота занимают около 6% территории заповедника «Кивач». В пределах озерно-ледниковой равнины и в сельговом комплексе они в основном находятся на евтрофно-мезотрофной фазе развития. Изменение гидрологического и гидрохимического режима вызвало здесь сокращение роли древесно-кустарничково-травяных ценозов и распространение более влаголюбивых осоковых и осоково-травяных сообществ. В последнем тысячелетии на этих болотах началось активное распространение сфагновых мхов, приведшее к формированию кочковато-топяных комплексов со сфагновыми кочками, осоковыми и осоково-гипновыми межкочьями. На болотах среди моренных и водно-ледниковых отложений, вышедших из-под влияния грунтовых вод, в SA-периоде распространились кустарничково-сфагновые (со *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*) с редкой сосной, пушицево- и шейхцерицево-сфагновые (со *Sphagnum balticum*, *S. majus*) олиготрофные сообщества и их комплексы, а на окрайках – сосново-кустарничково-сфагновые ценозы. В зонах влияния грунтовых вод на этих болотах продолжают существовать мезотрофные осоково-сфагновые сообщества (Кузнецов и др., 1992).

Согласно проведенным расчетам, средняя скорость торфонакопления в исследованных разрезах составляла от 0,5 до 1,1 мм/год и только в центральной части болота Мошкарное была больше – 1,6 мм/год. Прирост торфа изменялся на протяжении развития болота и в большей или меньшей степени отличался в разных частях его. Он зависел от гидрологического режима на самом болоте, а следовательно и от тех факторов, которые определяли его или оказывали опосредованное влияние на УГВ.

Комплексный анализ всего материала показал, что развитие исследованных болотных массивов происходило под влиянием как эндогенных, так и экзогенных факторов. При этом удалось уловить зависимость горизонтального и вертикального роста болот, а также сукцессий водной и болотной растительности, ИВ реконструированных ПС, скорости торфонакопления и аккумуляции органического вещества от палеогидрологического режима территории, формировавшегося в соответствии с базисом эрозии, определяемым в значительной степени климатом, изостатическим поднятием суши и трансгрессивно-регрессивной деятельностью Онежского озера. Установлено, что неотектонические подвижки кристаллического фундамента, имевшие место 7200–6800, 4500–4100 и 3200–2100 л. н. (по: Лукашов, см. Елина и др., 1994), оказали существенное влияние на формирование и развитие болот, в некоторых из них вызвали изменение формы котловины и смещение разновозрастных слоев отложений. Всё это было учтено при реконструкциях пространственно-временной динамики болот, выполненной по периодам и фазам голоцена.

Литература

- Девятова Э.И. Природная среда и ее изменения в голоцене. Петрозаводск, 1986. 110 с.
- Демидов И.Н., Лукашов А.Д., Ильин В.А. Рельеф заповедника «Кивач» и история геологического развития северо-западного Прионежья в четвертичном периоде // Тр. КарНЦ РАН. Вып. 10. Петрозаводск, 2006. С. 22–33.
- Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 160 с.
- Елина Г.А., Филимонова Л.В., Кузнецов О.Л., Лукашов А.Д., Стойкина Н.В., Арсланов Х.А., Тертичная Т.В. Влияние палеогидрологических факторов на динамику растительности болот и аккумуляцию торфа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 53–69.
- Елина Г.А., Юрковская Т.К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 120–124.
- Кузнецов О.Л., Филимонова Л.В., Максимов А.И. Основные сукцессии лесов и болот территории заповедника «Кивач» в голоцене // Результаты исследований в области сукцессий на охраняемых природных территориях Финляндии и СССР. Симпозиум. Хельсинки, 1992. С. 109–116.
- Филимонова Л.В. Стандартные спорово-пыльцевые диаграммы позднеледниковья и голоцена средней Карелии // Палинология в России. Статьи российских палинологов к IX Международному палинологическому конгрессу. М., 1995. С. 86–103.
- Филимонова Л.В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.

Филимонова Л.В., Климанов В.А. Изменение количественных показателей палеоклимата в среднетаежной подзоне Карелии за последние 11000 лет // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Тр. КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск, 2005. С. 112–120.

КУСТАРНИКОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КЛАССА *RHAMNO-PRUNETEA* RIVAS GODAY ET BORJA CARBBONELL EX TX. 1961 УКРАИНЫ

Фицайло Т.В.

Киев, Украина, Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины

Кустарниковый тип растительности объединяет группировки мезо- и нанофанерофитов, синузии которых формируют специфическую фитосреду. Это своеобразный «синтаксономический экотон», который отличается от других типов растительности особой жизненной формой и имеет аazonальное распространение. В определенной мере эти группировки являются связующим звеном между лесной и степной растительностью.

Кустарниковые сообщества класса *Rhamno-Prunetea* могут быть представлены опушечными ценозами, которые тесно примыкают к стене леса, и ценозами, которые выходят за пределы древесного полога, образуя отделенные от леса группировки. При изучении кустарниковых ценозов на территории Украины, прежде всего, уделяли внимание кустарниковым степям с участием ксерофильных кустарников родов *Caragana* Lam., *Spirea* L., *Amygdalus* L., *Chamaecytisus* Link и некоторых других. В противоположность этому такие специфические и характерные для лесостепной и степной зон фитоценозы с участием видов родов *Prunus* L., *Rosa* L., *Crataegus* L., *Euonymus* L. изучались фрагментарно.

Ниже приводится продромус кустарниковой растительности класса *Rhamno-Prunetea* Украины.

Класс *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Borja Carbbonell ex Tx. 1961

Диагностические виды: *Euonymus europaea* (optimum), *Swida sanguinea*, *Crataegus* sp., *Euonymus verrucosa*, *Prunus spinosa*, *Prunus stepposa*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa* sp., *Ulmus suberosa*, *Acer campestre*. Сообщества класса сформированы кустарниками и функционально связаны с лесом. Частично это опушечные природные ценозы, которые образуют экотон с видами класса *Trifolio-Geranietea*, непосредственно прилегающая к лесу и гранича с луговыми или лугово-степными ценозами, а частично лесные комплексы на границе леса и опушек, фрагментарно появляются также в местах разреженного древостоя.

Порядок *Prunetalia spinosae* R. Tuxen 1952. Диагностические виды: *диагностические виды класса*. Заросли из порядка *Prunetalia spinosae* выступают часто как фазы дегенерации лесных сообществ, сукцессионные стадии регенерации леса, а прежде всего как форпосты процесса залеснения территорий в качестве лесных островков, полос или полустественных бордюров.

Союз *Pruno-Rubion fruticosi* Tx. 1952 corr. Doing 1962 em. Oberd. et Th. Mull. 1992. Диагностические виды: *Viburnum opulus*, *Rubus fruticosus* coll., *Sarothamnus scoparius*, *Prunus spinosa*, *Euonymus verrucosa*, *Acer campestre*, *Crataegus* sp., *Asarum europaea*, *Pteridium aquilinum*, *Aegopodium podagraria*. Сообщества субатлантично-центральноевропейского типа, наибольшее распространение имеет в западной части Европы. Значительное участие в формировании ценозов этого союза берут лесные виды класса *Quercu-Fagetea*: *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Asarum europaeum*, *Carex digitata*, *Carpinus betulus*, *Melica nutans* и др.

Ассоциация *Rubo fruticosi-Prunetum spinosae* Weber 1974 n.inv. Wittig 1976 Диагностические виды: *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Prunus spinosa*, *Crataegus leiomonogyna*, *Asarum europaeum*, *Sambucus nigra*, *Melica nutans*, *Viola hirta*, *Impatiens parviflora*. В Украине данная ассоциация имеет распространение в западных областях, на опушках грабового леса.

Союз *Berberidion vulgaris* Br.-Bl. 1950. Диагностические виды: *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster integerrimus*, *C. melanocarpus*, *Ligustrum vulgare*, *Rosa canina*, *Rosa rubiginosa* (*Rosa volhynensis*), *Viburnum lantana*. Теплолюбивые кустарниковые заросли со значительным участием травянистых видов из класса *Festuco-Brometea* и *Trifolio-Geranietea*, произрастают на богатых почвах, обычно нейтральных, кое-где с известковой материнской породой. Наиболее распространен союз в юго-западной части Европы. Имеет тесные связи с сообществами термофильных дубрав.

Ассоциация *Euonymo-Cornetum sanguinei* Pass. 1957 em. 1968 Диагностические виды: *Euonymus europaea*, *Swida sanguinea*, *Acer campestre*, *Corylus avellana*, *Geum urbanum*, *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Fraxinus excelsior* b/c. Сообщества ассоциации имеют незначительное распространение на относительно богатых серых лесных почвах в западных областях Украины.

Ассоциация *Sambuco-Prunetum spinosae* Doing 1962 Диагностические виды: *Sambucus nigra*, *Prunus spinosa*, *P. stepposa*, *Viola suavis*, *Lonicera tatarica*, *Acer negundo*, *Heracleum sibiricum*. Сообщества встречаются вдоль полей и лугов, по днищам рвов, на рудеральных экотопах, имеют незначительные площади, но распространены почти во всех регионах Украины.

Ассоциация **Corno-Prunetum spinosae** (R. Тх. 1952) Wittig 1975. Диагностические виды: *Rosa dumalis*, *Viburnum lantana*, *Prunus spinosa*, *Clinopodium vulgare*, *Betonica officinalis*, *Crataegus leiomonogyna*, *C. fallacina*, *Swida sanguinea*. Экологически данные сообщества занимают опушечные участки или лужайки посреди леса с кустарниковыми островками. Распространения имеют в Тернопольской, Хмельницкой и Винницкой областях.

Ассоциация **Rhamno-Cornetum sanguinei** Pass. (1957) 1963. Диагностические виды: *Swida sanguinea*, *Rhamnus cathartica*, *Bupleurum falcatum*, *Galium album*, *Rosa volhynensis*, *Crataegus praermata*, *Coronilla varia*. Сообщества выступают на глинистых или лессовых почвах, часто с известковой материнской породой. Сообщества данной ассоциации, отмежеваны от лесных массивов и во флористический состав ассоциации входит значительная часть лугово-степных видов.

Ассоциация **Ligustro-Prunetum** R. Тх. 1952. Диагностические виды: *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*, *Euonymus europaea*, *Prunus spinosa*, *Rubus caesius*. Мезофитные гемеокеанические сообщества, которые формируются на обнажениях карбонатных пород Подолии.

Союз **Prunion spinosae** Soo (1931) 1940. Диагностические виды: *Prunus spinosa*, *P. stepposa*, *Crataegus leiomonogyna*, *C. fallacina*, *C. curvicepala*, *Rosa canina*, *Prunus mahaleb*, *Rhamnus cathartica*. Кустарниковые сообщества данного союза формируются обычно по более или менее смытым почвам лессовых пород склонов балок, преимущественно южной, юго-восточной экспозиций. Структура сообществ не является монолитной, и в значительной мере зависит от высоты и сомкнутости кустарникового яруса. В Украине сообщества этого союза есть типичными для лесостепной и степной зон.

Ассоциация **Rhamno-Prunetum stepposae** Fitsailo 2006. Диагностические виды: *Galatella novopokrovskii*, *Rhamnus cathartica*, *Prunus stepposa*, *Euonymus europaea*. Ценозы приурочены к склонам разной экспозиции, участкам на смытых черноземных почвах. Ассоциация встречается спорадично в южных районах степной зоны (Фіцайло, 2006).

Ассоциация **Chamaecytiso ruthenici-Rhamnetum catharticae** Fitsailo 2005. Диагностические виды: *Chamaecytisus ruthenicus*, *Spirea hypericifolia*, *Rhamnus cathartica*. Сообщества формируются на пологих лессовых склонах разной экспозиции с довольно смытыми черноземными почвами. Распространение данные сообщества имеют на приднепровских лессовых склонах Кировоградской, Полтавской и Черкасской областей (Фіцайло, 2005).

Ассоциация **Swido sanguinei-Crataegetum leiomonogynae** Fitsailo 2005. Диагностические виды: *Swida sanguinea*, *Crataegus leiomonogyna*, *Prunus spinosa*, *Ligustrum vulgare*. Ассоциация приурочена к лессовым склонам разной экспозиции, со смытыми черноземными почвами. Ассоциация встречается спорадически в правобережных районах Киевской, Черкасской и Полтавской областей (Фіцайло, 2005).

Ассоциация **Agrimonia podagrariae-Crataegetum leiomonogynae** Fitsailo 2005. Диагностические виды: *Crataegus leiomonogyna*, *C. fallacina*, *Agrimonia eupatoria*, *Origanum vulgare*, *Rosa canina*. Ассоциация имеет довольно значительное распространение в лесостепной зоне на деградированных почвах овражно-балочных систем. Сообщества испытывают довольно сильное антропогенное влияние (выпас, сенокошение, выпалывание), что характерно для третьей стадии пастбищной дигрессии (Фіцайло, 2005).

Ассоциация **Prunetum spinosae** R. Тх. 1952. Диагностические виды: *диагностические виды союза*. В кустарниковом ярусе исключительным господством пользуется *Prunus spinosa*, со значительной примесью *Rosa canina*, *Swida sanguinea*, *Rosa* sp., *Crataegus* sp. Сообщества имеют значительное распространение в границах лесостепной и степной зон.

Ассоциация **Roso lapidosae-Prunetum stepposae** Fitsailo 2006. Диагностические виды: *Rosa lapidosa*, *Prunus stepposa*, *Coronilla varia*, *Marrubium praecox*, *Euphorbia stepposa*, *Convolvulus arvensis*. Низкорослые относительно разреженные терново-шиповниковые сообщества со значительным участием степных мезоксерофитов распространены в юго-восточной части Украины (Фіцайло, 2006).

Ассоциация **Roso-Crataegetum fallacini** Fitsailo 2006. Диагностические виды: *Rosa canina*, *Crataegus fallacina*, *Poa angustifolia*. В кустарниковом ярусе кроме типичных для **Rhamno-Prunetum** *Prunus stepposa*, *Rhamnus cathartica* наблюдается значительное господство *Crataegus fallacina* и нескольких видов *Rosa* (*Rosa canina*, *R. lapidosa*, *R. subpygmaea*). Травостой отличается довольно значительной гетерогенностью – когломат лугово-степных и сорных видов. Распространены данные сообщества в юго-восточной части Украины (Фіцайло, 2006).

Союз **Prunion fruticosae** R.Тх. 1952. Диагностические виды: *Amygdalus nana*, *Caragana frutex*, *Rhamnus cathartica*, *Asparagus polyphyllus*, *Galatella novopokrovskii*, *Thalictrum minus*. Сообщества формируются на выровненных участках, верхних частях склонов балок, преимущественно южной экспозиции. Здесь почвы обычно находятся на начальной стадии вишечлаивания. Распространены сообщества в южной и юго-восточной части степной зоны.

Ассоциация **Amygdalo-Caraganetum** Fitsailo 2006. Диагностические виды: *Caragana frutex*, *Amygdalus nana*, *Rhamnus cathartica*, *Salvia nemorosa*, *Phlomis tuberosa*, *Thalictrum minus*. Сообщества распространены на

выровненных степных участках, на черноземах обычных карбонатных маломощных на элювии сарматского известняка южной части полосы Разнотравно-Ковыльных степей. Ассоциация встречается sporadically в Донецкой и Луганской областях (Фіцайло, 2006).

Ассоциация ***Euonymo-Prunetum*** Fitsailo 2006. Диагностические виды: *Bromopsis riparia*, *Lithospermum officinale*, *Euonymus europaea*, *Prunus stepposa*, *Amygdalus nana*, *Rhamnus cathartica*, *Vinca herbacea*, *Viola ambigua*, *Coronilla varia*, *Stachys transsilvanica*, *Ballota ruderalis*. Сообщества формируются на лессовых склонах, на смытых черноземах. Травянистый ярус формируют мезоксерофитные и ксерофитные виды. Ассоциация встречается sporadically в Донецкой и Луганской областях (Фіцайло, 2006).

Союз ***Acerion tatarici*** Fitsailo 2007. Диагностические виды: *Acer tataricum*, *Rosa canina*, *Sedum telephium*, *Quercus robur* juv., *Ulmus carpinifolia* juv., *Crataegus leiomonogyna*, *Lamium perpureum*. Сообщества формируются на месте байрачных лесов, в разломах горных (в основном кристаллических) пород, где создаются условия повышенного увлажнения. Основным типом почвы есть щебневатые черноземы, выщелоченные. Территориально данные сообщества распространены на юге Лесостепи и севере степной зоны (Фіцайло, 2007).

Ассоциация ***Lamio purpureae-Rhamnetum*** Fitsailo 2007. Диагностические виды: *Lamium perpureum*, *Aristolochia clematidis*, *Sambucus nigra*, *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus cathartica*, *Polygonatum odoratum*, *Viola hirta*. Сообщества формируются в нижних частях склонов, между большими кусками гранитных пород. Распространение данные сообщества имеют на севере степной зоны, на выходах кристаллических пород в Николаевской, Кировоградской, Винницкой и Одесской (к границе с Молдовой) областях – по берегам рек Юж. Буг, Синюха, Черный Ташлык.

Ассоциация ***Potentilla sulfareae-Aceretum tatarici*** Fitsailo 2007. Диагностические виды: *Crataegus leiomonogyna*, *Pyrus communis*, *Galium octonarium*, *Lithospermum officinale*, *Potentilla sulfurea*. Распространение данные сообщества имеют, как и предыдущая ассоциация (в Николаевской, Кировоградской и Винницкой областях – по берегам рек Юж. Буг, Синюха, Черный Ташлык), но в местах со значительно меньшим антропогенным влиянием.

Ассоциация ***Acero tatarici-Cotinetum coggrygiae*** Fitsailo 2007. Диагностические виды: *Cotinus coggygia*, *Vicia tenuifolia*, *Campanula rapunculus*, *Valeriana rossica*, *Acer tataricum*, *Prunus stepposa*. Сообщества представляют собой комплекс гемиксерофитных, гелиофитных и неморальных мезофитных элементов. Чаще всего встречаются на южных и юго-западных склонах с выходами кристаллических обнажений. Фрагментарно распространены в бассейне р. Юж. Буг и его притоков (северная часть степной зоны).

Ассоциация ***Ligustro-Aceretum tatarici*** Fitsailo 2007. Диагностические виды: *Ligustrum vulgare*, *Crataegus fallacina*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior* juv. Данные сообщества в значительной мере наследуют черты лесного ценоза, вплотную к которому примыкают. Здесь наблюдается исключительное господство лесных видов с незначительным участием опушечных видов. В кустарниковом ярусе кроме диагностических видов присутствуют также *Rhamnus cathartica*, *Sambucus nigra*, *Viburnum lantana*, *Swida sanguinea*, *Euonymus europaea*, *Rosa corymbifera*, *Rosa volhynensis*, *Spirea crenata*, *S. hypericifolia*.

Ассоциация ***Pruno stepposae-Aceretum tatarici*** Fitsailo 2007. Диагностические виды: *Prunus stepposa*, *Agrimonia eupatoria*, *Rosa canina*, *Elytrigia repens*. Сообщества имеют четкие черты кустарникового ценоза, а не опушки (в отличие от предыдущей ассоциации), хотя и в их составе еще присутствуют некоторые лесные виды. В кустарниковом ярусе вместе с терном и кленом татарским встречаются *Rosa canina*, *Crataegus leiomonogyna*, *Ulmus carpinifolia* juv., *Crataegus fallacina*, *Viburnum lantana*, *Lonicera xylosteum*. В травянистом ярусе характерное преобладание мезофитов и мезоксерофитов.

В результате исследования кустарниковой растительности лесной, лесостепной и степной зон Украины установлено, что она относится к классу ***Rhamno-Prunetea*** Rivas Goday et Carb. 1961, порядка ***Prunetalia spinosae*** R. Tx. 1952, пяти союзов и 20 ассоциаций, из которых один союз (***Acerion tatarici***), 13 ассоциаций описаны впервые.

Литература

- Фіцайло Т.В. Чагарникові угруповання Правобережного Лісостепу України // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Вип. 1. Київ: Фітосоціоцентр, 2005. С. 177–183.
- Фіцайло Т.В. Синтаксономія чагарникової рослинності (клас ***Rhamno-Prunetea*** Rivas Goday et Carb. 1961) заповідника Хомутовський степ // Науковий вісник Чернівецького ун-ту. Вип. 260. Біологія. Чернівці: «Рута», 2005. С. 148–167.
- Фіцайло Т.В. Синтаксономія чагарникової рослинності (клас ***Rhamno-Prunetea*** Rivas Goday et Carb., 1961) відділення «Кам'яні Могили» Українського степового заповідника // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». 2006. Т. 8. С. 49–59.
- Фіцайло Т.В. ***Lamio purpureae-Acerion tatarici*** – новий союз класу ***Rhamno-Prunetea*** Rivas Goday et Carb. 1961 // Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. 2007. Вип. 43. С. 115–125.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМЫ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ТОБОЛ
(ТЮМЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Хозяинова Н.В.

Тюмень, ООО «ТюменНИИгипрогаз»

Многолетнее изучение флоры и растительности поймы р. Тобол проводилось в окрестностях д. Мазурово (15 км ниже по течению Тобола от устья левого притока р. Тавда). Площадь обследования составила 16,4 км². По заданию Департамента недропользования и экологии Тюменской области в 2005 г. было проведено флористическое и геоботаническое обследование территории памятника природы (п.п.) регионального значения «Южаковский», расположенного в пойме р. Тобол (окрестности районного центра с. Ярково) маршрутным методом. Территория обследования составила 36,8 км².

Согласно природному районированию Обь-Иртышской поймы И.Б. Петрова (1979), исследованные участки относятся к Тобольско-Тавдинскому природному пойменному району среднепойменной возвышенной тяжелосуглинистой, сегментно-гравистой поймы с подтаежной лесо-кустарниково-луговой растительностью на пойменных дерновых, дерновых оподзоленных, дерново-глеевых и болотных почвах. Для поймы нижнего Тобола характерно четкообразное строение – чередование сужений и расширений, гравистый рельеф, наличие многочисленных рукавов, протоков и стариц. Тобол имеет широкую до (10 км) двухстороннюю пойму, составляющую в районе исследования 3–5 км. Характерная особенность природы поймы нижнего Тобола – длительные весенне-летние половодья и их подпорный режим, распространяющийся от Иртыша вверх от устья на 70–90 км (Петров, 1979). Полые воды ежегодно затопливают большие площади пойменных земель и обуславливают формирование в пойме огромных массивов естественных заливных лугов – ценнейших кормовых угодий, требующих глубокого изучения и объективной оценки возможностей их рационального использования (Ильина и др., 1985).

Согласно геоботаническому районированию Тюменской области обследованные территории расположены в лесной зоне: п.п. «Южаковский» – в подзоне мелколиственных лесов и окрестности д. Мазурово – в подзоне южной тайги (Атлас..., 1971). Однако поймы крупных рек являются особым типом ландшафта, растительность которого обнаруживает черты большого сходства в пределах различных зон (Зеленая книга..., 1996). Обследованные пойменные участки удалены друг от друга с юга на север на 60 км, но имеют сходное строение поймы, рельефа, почв, видового состава флоры и растительности.

Древесные насаждения поймы Тобола представлены *Populus nigrum*, *P. tremula*, *Betula pendula*. Они образуют «колки» или ленточные насаждения на гравистых поверхностях поймы высокого и среднего экологического уровня, чередуясь с кустарниково-луговыми сообществами. Деревья *Populus nigrum* достигают высоты 30 м, диаметр ствола 50 см и более. Тополевые леса разрежены, деревья отстоят друг от друга на 10–35 м. Присутствует подрост *Populus tremula* и *P. nigra*, кустарники *Rosa majalis*, *Salix rosmarinifolia*. Общее проективное покрытие – 100%. В травостое преобладают *Hieracium umbellatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Hylotelephium triphyllum*, *Veronica longifolia*, *Tanacetum vulgare*, *Bromopsis inermis*, *Kadenia dubia*, *Achillea millefolium*, *Thalictrum simplex*, *Galium boreale*. На сухих гривах отмечены представители степных сообществ *Galatella biflora* и *Eryngium planum*. На почве изредка встречаются зеленые мхи *Pleurozium schreberi* и *Amblystegium serpens*. Основания стволов ив и тополей обрастают зелеными мхами – эпифитами *Brachythecium salebrosum*, *Pylaisiella polyantha*. Осокоревые леса произрастают только в поймах крупных рек, являются стенотопными сообществами, отсутствующими на водоразделах и верхних террасах долин (Зеленая книга..., 1996), и нуждаются в бережном отношении и сохранении.

На склонах грив и более низких уровнях поймы к *Populus nigrum* добавляется *Salix alba*, которая местами образует самостоятельные разреженные ивовые леса. В травяном ярусе доминируют *Phalaroides arundinacea* и *Calamagrostis langsdorffii* с примесью *Filipendula ulmaria*, *Mentha arvensis*, *Potentilla anserina*, *Lysimachia vulgaris*, *Lathyrus palustris*, *Stachys palustris*.

Заросли древовидных ивняков *Salix alba*, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. pentandra* и *S. dasyclados* формируются на гривах поймы среднего уровня, вдоль стариц и притоков р. Тобол. Древесные ивы достигают высоты 6–8 м, образуют густые древостои, под пологом которых встречаются единичные теневыносливые виды: *Agrostis stolonifera*, *Potentilla anserina*, *Inula britannica*, *Lythrum salicaria*. Прибрежные ивняки, произрастающие у самой кромки воды и ежегодно заливаемые паводковыми водами, представлены *Salix cinerea*. После схода воды в середине лета здесь разрастается *Agrostis stolonifera*.

На песчаных косах и обрывистых берегах р. Тобол растительность отсутствует или представлена редкими пионерными группировками из *Equisetum arvense*, *Filaginella rossica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Agrostis stolonifera*, *Rumex ucranicus*.

Основная часть поймы занята луговыми сообществами со 100% проективным покрытием. На участках поймы среднего и высокого уровня произрастают кустарниково-луговые сообщества, которые не подвергают-

ся сенокошению из-за густого подроста осины, тополя, березы и кустарников *Rosa majalis*, *Salix rosmarinifolia* L. В связи с этим флористическое разнообразие луговых видов достаточно высокое и сходно с травяным покровом разнотравных тополевых насаждений, описанных выше. В кустарниково-луговых сообществах по гривам высокого и среднего уровня произрастает молочай глянцевитый *Euphorbia lucida* Waldst. & Kit., евразийский вид с прерывистым ареалом. Сибирские популяции его значительно удалены от основной части ареала, и в Западной Сибири вид встречается только на юге Тюменской области по поймам Тобола и его притоков. Включен в Красную книгу Тюменской области как редкий вид (Казанцева, 2004). На обследованных участках молочай глянцевитый чаще встречается на территории п.п. «Южаковский», где образует крупные, полночленные, многочисленные популяции.

Плоские мелко-кочковатые относительно дренируемые поверхности поймы низкого уровня заняты злаковыми и злаково-разнотравными лугами, отличающимися высокими показателями продуктивности и видовой насыщенности – канареечниковые луга с примесью разнотравья: *Stachys palustris*, *Thalictrum appendiculatum*, *Veronica longifolia*, *Ptarmica salicifolia*, *Senecio tataricus*, *Filipendula ulmaria*, *Allium angulosum*, *Sanguisorba officinalis*, *Lythrum salicaria*, *Amoria hybrida*, *Vicia cracca*, *Poa pratensis*, которые используются местными жителями под сенокосы.

На поверхностях поймы среднего и низкого уровня произрастает ирис сибирский *Iris sibirica* L., включенный в Красную книгу Тюменской области как редкий вид (Лиховидова, 2004). На заливных лугах в окрестностях д. Мазурово ирис образует крупные, полночленные, многочисленные популяции, а на территории п.п. «Южаковский» встречается рассеянно.

Часть пойменных земель ранее использовалась под пашни, но в настоящее время они превратились в многолетние залежи. Растительность их сходна с естественными лугами (*Hieracium umbellatum*, *Hylotelephium triphyllum*, *Tanacetum vulgare*, *Bromopsis inermis*, *Kadenia dubia*, *Galium boreale*), но в значительном обилии здесь присутствуют синантропные виды: *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, *Amoria repens*, *Taraxacum officinale*, *Artemisia vulgaris*, *Plantago major*, *Artemisia commutata*. Часть залежных земель также используется под покосы.

В пойме р. Тобол имеется множество озер старичного происхождения и межгривных понижений, занятых сырыми лугами. Дно большинства пересыхающих низин зарастает монодоминантными сообществами из *Carex acuta* или *Sparganium erectum*.

Видовое разнообразие растительности стариц и их берегов достаточно велико. В толще воды произрастают *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus* и *P. perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Rorippa amphibia*, *Stratiotes aloides*. На поверхности плавают *Lemna minor* и *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Persicaria amphibia*. Ближе к берегу растут *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta* и *Glyceria maxima*; выше по склону берега – *Phalaroides arundinacea*.

В старицах нижнего Тобола обнаружены 3 некрупные популяции кувшинки чисто-белой *Nymphaea candida* J. Presl. Вид включен в Красную книгу Тюменской области как редкий, сокращающий численность популяций в результате усиления антропогенной нагрузки: загрязнение водоемов и малых рек, сбор местным населением (Сальникова, 2004).

На сырых дорогах, в колеях и эродированных микропонижениях поймы отмечены эфемеры *Limosella aquatica*, *Peplis portula*, *Callitriche palustris*, появляющиеся после спада паводковых вод.

Выявленная флора п.п. «Южаковский» представлена 202 видами сосудистых растений; элементарная флора окрестностей д. Мазурово – 195 видами. Флористическое разнообразие двух обследованных участков поймы нижнего течения р. Тобол составляет, по нашим данным, 227 видов сосудистых растений, относящихся к 48 семействам и 143 родам.

98,2% всей флоры поймы р. Тобол приходится на покрытосеменные растения (223 вида), среди которых преобладают двудольные – 163 вида (71,8%). Отношение однодольных и двудольных составляет 1:2,7. Незначительный вес во флоре имеют хвощевидные – 1,3% (3 вида) и голосеменные (1 вид), папоротниковидные отсутствуют.

Среднее число видов в семействе 4,7. Более половины всех семейств (52,0%) характеризуются минимальной видовой насыщенностью – 1–2 вида.

Десять ведущих семейств включают 143 вида растений (63,0%). Ведущее положение занимают семейства *Poaceae* (28 видов) и *Asteraceae* (26 видов), что характерно для голарктических флор. Далее располагаются *Fabaceae* и *Polygonaceae* (по 13 видов), *Salycaceae* и *Rosaceae* (по 12 видов), *Apiaceae*, *Cyperaceae* и *Ranunculaceae* (по 10 видов), *Scrophulariaceae* (9 видов). Состав ведущих семейств отражает бореальный характер флоры поймы нижнего Тобола (Ларина, 2007).

Десять родов содержат 4 и более видов, что в совокупности составляет 23,8% всей флоры. Господствующее положение в родовом спектре занимает род *Salix* (10 видов). Второе место по численности видов принадлежит роду *Rumex* (9 видов), что связано, видимо, с наличием больших площадей залежных земель в пойме Тобола. Далее располагаются роды *Carex* (6 видов) и *Ranunculus* (5 видов); шесть родов содержат по 4 вида: *Calamagrostis*, *Juncus*, *Galium*, *Poa*, *Potamogeton*, *Plantago*.

Таким образом, растительность нижнего течения р. Тобол представлена сериями ивово- и тополево-лугово-кустарниковых и луговых растительных сообществ, видовой состав которых зависит от высоты элементов пойменного рельефа. Флора представлена 227 видами сосудистых растений, относящихся к 48 семействам и 143 родам. Набор ведущих семейств и родов отражает бореальный характер флоры поймы нижнего Тобола.

Литература

- Атлас Тюменской области. М.-Тюмень: ГУКГ, 1971. Вып.1.
 Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск, 1996. 396 с.
 Ильина И.С., Лапицина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 250 с.
 Ларина М.А. Флора долины реки Туба (Юг Красноярского Края): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2007. 16 с.
 Казанцева М.Н. Молочай глянцевитый *Euphorbia lucida* Waldst. & Kit. // Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2004. С. 331.
 Лиховидова Т.Ф. Ирис сибирский *Iris sibirica* L. // Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2004. С. 238.
 Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель). Новосибирск: Изд-во «Наука», Сиб. отд., 1979. 136 с.
 Сальникова Л.И. Кувшинка чисто-белая *Nymphaea candida* J. Presl. // Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2004. С. 355.

ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

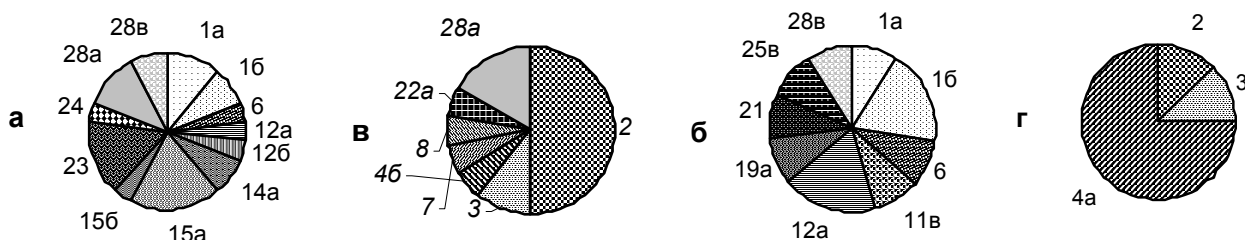
Холод С.С.

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

Растительность – спектр синтаксонов данной территории. Можно различать общий и частный синтаксономические спектры. Первый характеризует всю изучаемую территорию, второй – только ее часть, и определяется конкретными значениями параметров среды. Основой экологического анализа растительности острова Врангеля является классификация растительности этой территории, в которой выделено 30 синтаксонов ранга ассоциации (Холод, 2007). В данной работе будем различать энтопии или местоположение (определяемые через параметры рельефа, горных пород, грунтов, а также характер поверхностного увлажнения) и экотоп (определяемый как совокупность прямодействующих факторов среды); абиотическую среду можно характеризовать через совокупность параметров климата и энтопия (Раменский, 1971). Для острова Врангеля основными параметрами абиотической среды, определяющими как общий, так и частный спектр синтаксонов, являются климат (температура воздуха самого теплого месяца, общее и посезонное количество осадков, в т.ч. выпадающих в виде снега, число дней с туманами, ветровой режим, особенности инсоляции), орография (уклон поверхности, экспозиция по отношению к потоку прямой солнечной радиации, элемент мезорельефа), эдафические условия (степень дисперсности субстрата или механический состав, геохимические особенности грунтов). Производным этих основных блоков среды является снежный покров, который воздействует на растительность трояко: как высота или мощность снега (определяющая продолжительность его залегания и, в конечном счете – продолжительность вегетационного периода), как источник увлажнения талыми водами и как термоизолятор, предохраняющий от вымерзания зимующие на поверхности грунта части растений и защищающий их от коррадирующего действия пурга.

Различия в температуре самого теплого месяца (июль) приводят к формированию зонально-полосной дифференциации, которая в некоторых частях острова Врангеля приобретает субмеридиональный характер. Диапазон июльской температуры между наиболее теплыми (внутригорные котловины) и наиболее холодными (крайний северо-восток острова) районами составляет 4,5° (от 1,5° до 6,0°) (Алфимов, 2007). При таком существенном (особенно, для тундровой зоны) температурном диапазоне растительность испытывает не менее существенные изменения – на уровне зон, а внутри одной из них – подзон и полос: от отдельных анклавов типичных тундр до южных вариантов зоны полярных пустынь. На зональном градиенте меняются спектр и роль (удельный вес в растительном покрове) того или иного синтаксона. В анклавах типичных тундр, представленных во внутригорных котловинах острова (рис. а) – 12 синтаксонов (в качестве примеров здесь и далее взяты наиболее типичные ключевые участки), характерно наличие разных вариантов низко- и редкокустарниковых тундр: асс. *Brachythecio salebrosi-Salicetum glaucae* субасс. *caricetosum lugentis* (14а) и *Parryo nudicaulis-Salicetum lanatae* (23). В южной полосе подзоны арктических тундр (рис. б) – 9 синтаксонов; при этом кустарники выпадают, а преобладают осоково-моховые (асс. *Carici lugenti-Hylocomietum alaskani* вар. *inops* и вар.

typicum: 1a и 1б) и дриадовые (асс. *Parryo nudicaulis*–*Dryadetum punctatae* субасс. *typicum*: 12a) тундры. Далее, в северной полосе подзоны арктических тундр количество синтаксонов уменьшается до 7 (рис. в), причем, явное господство принадлежит ивово-моховым пятнистым тундрам (асс. *Salici polaris*–*Sanionietum uncinatae*: 2), а в зоне полярных пустынь – до 3 (рис. г), из которых абсолютно господствуют щучково-моховые (онкофоровые) варианты (асс. *Oncophoro wahlenbergii*–*Deschampsietum borealis* субасс. *racomitrietosum lanuginosi*: 4a). На градиент термичности накладывается и градиент континентальности – океаничности, определяемый повышением влажности воздуха и числа дней с туманами по мере приближения к северо-восточной и юго-западной оконечностям острова. Резким увеличением числа дней с туманами объясняется появление в этих частях острова моховых ковров из *Oncophorus wahlenbergii*, *Racomitrium aponinae*, *Dicranoweissia crispula* (хотя и маломощных, с резко варьирующим значением покрытия). Появление зарослей кустарников (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *S. glauca* s. str.), безусловно, определяется наиболее термически благоприятными условиями центральных внутригорных котловин, а также постоянным действием в течение лета теплых фенных ветров (Стишов, 2004). Именно по периферии этих котловин проходит хорошо фиксируемая граница летних туманов; признаки типичных тундр проявляются не только в наличии зарослей кустарников, но также и в более высокой степени сомкнутости растительности (65–75%), высоте мохового покрова из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomentypnum nitens* (до 15–17 см).



Синтаксономические спектры в разных зонально-полосных подразделениях острова Врангеля

Различия в мощности снежного покрова, иногда на соседних участках, достигают 250–300 см. Чаще всего так обстоит дело в горно-долинной части, где участки со снежниками, достигающими мощности 300–350 см (мегахионные местоположения: тыловые швы нагорных или речных террас) сменяются участками с полным отсутствием снега (ахионные местоположения: бровки нагорных террас, наветренные склоны, поверхности гольцового выравнивания) (Холод, 1993). Однако, в равнинной части острова перепады в мощности снега на соседних энтопиях не столь велики. Так, для южной приморской равнины такой перепад составляет 10–80 см, средние значения – 15–30 см, для центральных котловин – 20–95 см и 25–35 см соответственно. Различия в мощности снежного покрова в 5–10 см при общей его мощности до 35–40 см определяют резкие изменения в характере растительности. Меняется видовой состав, проективное покрытие и высота мохового яруса. С увеличением мощности снежного покрова увеличивается и экологическая амплитуда синтаксона, при этом общее количество синтаксонов, оптимум которых приходится на диапазон мощности снега 35–105 см, уменьшается. Наибольшее количество синтаксонов локализуется в амплитуде 10–35 см (табл.).

Распределение синтаксонов по диапазонам мощности снежного покрова

Диапазон мощности снега (см)	Синтаксон (ассоциация)
10–15	<i>Parryo nudicaulis</i> – <i>Dryadetum punctatae</i> субасс. <i>Salicetosum callicarpaea</i> , <i>Salici callicarpaea</i> – <i>Dryadetum chamissonis</i> , вар. <i>typicum</i> , <i>Castilleo elegantis</i> – <i>Caricetum rupestris</i> субасс. <i>typicum</i> , <i>Oxytropidi wrangelii</i> – <i>Dryadetum integrifoliae</i> фац. <i>Salix glauca</i> subsp. <i>callicarpaea</i>
15–25	<i>Salici pulchrae</i> – <i>Caricetum lugentis</i> , <i>Parryo nudicaulis</i> – <i>Dryadetum punctatae</i> субасс. <i>typicum</i> , <i>Carici lugentis</i> – <i>Hylocomietum alaskani</i> вар. <i>inops</i> (часть ареала), <i>Artemisia tilesii</i> – <i>Deschampsietum borealis</i> субасс. <i>salicetosum reptantis</i> , <i>Caricetum stantis</i> , <i>Carici membranaceae</i> – <i>Dryadetum integrifoliae</i> (часть ареала)
25–35	<i>Carici lugentis</i> – <i>Hylocomietum alaskani</i> вар. <i>typicum</i> , <i>Carici lugentis</i> – <i>Hylocomietum alaskani</i> вар. <i>inops</i> (часть ареала), <i>Carici membranaceae</i> – <i>Dryadetum integrifoliae</i> (часть ареала)
35–65	<i>Saxifraga oppositifoliae</i> – <i>Oxytropidetum gorodkovii</i> субасс. <i>salicetosum rotundifoliae</i> , <i>Puccinellietum phyganodis</i> , <i>Salici polaris</i> – <i>Caricetum podocarpae</i> (часть ареала)
65–105	<i>Salici polaris</i> – <i>Caricetum podocarpae</i> , <i>Salici rotundifoliae</i> – <i>Oxytropidetum wrangelii</i> фац. <i>typical</i> , <i>Cetrariello delisei</i> – <i>Alopecuretum alpini</i>

Положение синтаксонов на градиенте увлажнения (водного довольствия почв: Раменский, 1971) определялось путем построения стандартных (местных) экологических шкал (там же), при этом для определения крайних звеньев шкалы использовались данные по водозапасах, определяемые через снегозапас. Существенно при этом, что самые заснеженные (нивальные) местоположения в Арктике в то же время не являются наиболее обводненными. Причина этого в том, что мощная толща снега на нивальных энтопиях предохраняет нижележащие грунты от вымораживания на большую глубину. В результате этого талые воды снежников довольно быстро при стаивании фильтруются в почву, а поверхность почвы просыхает уже к середине лета. Это обстоятельство вынуждает проводить отбраковку ряда синтаксонов нивальных местоположений при установлении ряда по градиенту увлажнения. Наиболее обводненными в Арктике местоположениями оказываются ложбины стока на равнинах, где глубина протаивания мерзлоты к концу лета не превышает 25–30 см (на острове Врангеля это полосы стока с *Dupontia fisheri*, *D. psilosantha*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*, а также травами, такими как *Caltha arctica* subsp. *caespitosa*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Rumex arcticus*). При этом мощность снега на этих участках обычно не превышает 35–40 см (т. е. это – мезохионные местоположения).

Ординационные ряды (синтаксонов) сделаны отдельно для: 1) разных полос в пределах подзоны, 2) геохимически разных субстратов. Первое определяется тем, что в разных подзональных (полосных) условиях отношение вида к фактору среды несколько меняется (*Salix polaris* в южной полосе подзоны арктических тундр – растение нивальных местоположений, практически не выходящее за их пределы, в северной полосе – растение пологих суглинистых увалов, входящее в состав ландшафтообразующих вариантов растительного покрова), второе – тем, что на геохимически особых субстратах (в данном случае – карбонатных) формируются синтаксоны, экологически полностью замещающие те, которые характерны для некарбонатных (алюмосиликатных) пород (т. е. установить порядок следования их в одном экологическом ряду по фактору увлажнения не представляется возможным). Кроме того, приводимые ниже ряды установлены только для одного диапазона значений механического состава, а именно, для щебнисто-суглинистых грунтов (с некоторым перевесом в верхних горизонтах легко- и среднесуглинистых фракций).

Для южной полосы подзоны арктических тундр установлен следующий ряд синтаксонов по градиенту увлажнения (по нарастанию значений фактора): асс. *Castillejo elegantis*–*Caricetum rupestris* субасс. *caricetosum obtusatae* – асс. *Castillejo elegantis*–*Caricetum rupestris* субасс. *typicum* (мезоксероморфные энтопии) – асс. *Parryo nudicaulis*–*Dryadetum punctatae* субасс. *salicetosum callicarpaea* – асс. *Parryo nudicaulis*–*Dryadetum punctatae* субасс. *typicum* (ксеромезоморфные энтопии) – асс. *Carici lugentis*–*Hylocomietum alaskanum* вар. *typicum* – асс. *Carici lugentis*–*Hylocomietum alaskanum* вар. *inops* (мезоморфные энтопии, характеризующиеся «центральными» условиями по ряду параметров среды) – асс. *Salici pulchrae*–*Caricetum lugentis* – асс. *Sphagno*–*Eriophoretum vaginatum* вик. *Polytrichastrum alpinum* (гигромезоморфные энтопии) – асс. *Caricetum stantis* – асс. *Meesio triquetris*–*Caricetum stantis* вик. *Warnstorffia sarmentosa* (гигроморфные энтопии).

Для северной полосы подзоны арктических тундр экологический ряд синтаксонов по возрастанию фактора увлажнения выглядит следующим образом: асс. *Artemisia tilesii*–*Deschampsietum borealis* субасс. *typicum* – асс. *Artemisia tilesii*–*Deschampsietum borealis* субасс. *salicetosum reptantis* (ксеромезоморфные энтопии) – асс. *Salici polaris*–*Sanionietum uncinatae* (мезоморфные энтопии, экологически «центральные» для полосы) – асс. *Oncophoro wahlenbergii*–*Deschampsietum borealis* субасс. *racomitrietosum lanuginosi* (гигромезоморфные энтопии) – асс. *Oncophoro wahlenbergii*–*Deschampsietum borealis* субасс. *petasitetosum frigidi* (мезогигроморфные энтопии) – асс. *Arctophiletum fulvae* (гигроморфные и гидроморфные энтопии).

Для карбонатных субстратов (дериваты известняков и карбонатных песчаников) установлен следующий ряд по фактору увлажнения: асс. *Saxifrago oppositifoliae*–*Oxytropidetum gorodkovii* субасс. *salicetosum rotundifoliae* (ксероморфные энтопии) – асс. *Salici callicarpaea*–*Dryadetum chamissonis* вар. *typicum* – асс. *Salici callicarpaea*–*Dryadetum chamissonis* вар. *Salix rotundifolia* (мезоксероморфные энтопии) – асс. *Oxytropidi wrangelii*–*Dryadetum integrifoliae* фац. *Salix glauca* subsp. *callicarpaea* – асс. *Oxytropidi wrangelii*–*Dryadetum integrifoliae* фац. *typical* (мезоморфные энтопии, «центральные» для всего комплекса карбонатных субстратов) – асс. *Carici membranaceae*–*Dryadetum integrifoliae* (мезогигроморфные энтопии).

Литература

- Алфимов А.В. Температурный статус внутренних районов острова Врангеля // Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб., 2007. С. 237–253.
 Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 335 с.
 Стишов М.С. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола, 2004. 596 с.
 Холод С.С. Классификация растительности острова Врангеля // Растительность России. 2007. № 11. С. 3–135.
 Холод С.С. Роль снежного покрова в дифференциации растительности южной части острова Врангеля. Ценотический уровень // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 45–58.

ФИТОЦЕНОЗЫ ПЕРЕУВЛАЖНЕННЫХ ПОЧВ В УЩЕЛЬЕ ХАЗНИДОН (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

Цепкова Н.Л.

Нальчик, Институт экологии горных территорий Кабардино-Балкарского НЦ РАН

Ущелье Хазнидон расположено в юго-восточной части Кабардино-Балкарской республики (КБР) близ границы с Республикой Северная Осетия – Алания и входит в состав Малкинского ботанико-географического района Центрального Кавказа (Конспект флоры Кавказа, 2003). С юга ущелье окружают ледники северного склона Бокового Кавказского хребта – Хазнидон, Нухгартыком, Нахашбита и другие, с востока – хребет Кунчи. Из ледника Хазнидон берет начало река, получившая такое же название, означающее в переводе богатая река (хазни, тюрк. – богатство, дон, осетинск. – река) (Рототаев, 1969). Она прорезает Скалистый хребет и впадает в р. Урух (бассейн р. Терек). Долина р. Хазнидон, выработанная древними ледниками, имеет U-образную, местами V-образную форму.

Ущелье издавна служило местом выпаса крупного и мелкого рогатого скота. Здесь сохранились заброшенные колхозные фермы, коши. В настоящее время на летних пастбищах содержится скот, принадлежащий частным хозяйствам.

По днищу долины, особенно близ подножья Бокового хребта, стекают многочисленные ручьи, образующиеся при таянии ледников. Понижения в рельефе в совокупности с большим количеством водотоков, выходами на поверхность почвы грунтовых вод и охлаждающим действием ледников создают условия для заболачивания и развития интразональной растительности. Антропогенные факторы, а именно, выпас весной при влажной почве и высокие нагрузки на травостой также способствуют заболачиванию.

По данным геоботанического обследования участка ущелья между северным подножьем Бокового хребта и южным Скалистого, проведенного нами в июле 2007 г., интразональная растительность представлена фрагментарно распространенными болотистыми лугами и травяными болотами.

В составе болотистых лугов преобладают фитоценозы с доминированием щучки, или луговика дернистого, *Deschampsia cespitosa*. Содоминантом выступает осока дернистая, *Carex cespitosa*. Участие других видов незначительно. Из злаков встречаются *Agrostis stolonifera*, *Poa pratensis*, из разнотравья обычные виды сырых местообитаний *Alchemilla dura*, *Cardamine seidlitziana*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*, *Geum rivale*, *Ligularia subsagittata*, *Swertia iberica*. Реже встречаются *Mentha caucasica*, *Pentstemon fruticosus*, *Polygonum carneum*, *Ranunculus elegans* и некоторые другие. Проективное покрытие (пп) травостоя таких фитоценозов составляет 100%, средняя высота (свт) – 45 см. Аналогичные осоково-щучковые фитоценозы встречаются также по сырым берегам ручьев.

Е.В. Шифферс (1953) отмечает, что щучка на Северном Кавказе участвует в образовании большой группы ассоциаций, распространенных в широких высотных пределах. В зоне послелесных лугов, например, нами методом Браун-Бланке выделена ассоциация *Carici cespitosae-Ligularietum subsagittatae*, в группу характерных видов которой вошла *Deschampsia cespitosa* (Коротков, Цепкова, 1991). Хозяйственная ценность этих ассоциаций невелика. Щучка и осока дернистая плохо поедаются на пастбищах, а кочковатость мешает сенокосению (Кормовые растения..., 1950).

На переувлажненных почвах болотистых лугов в Хазнидоне кроме щучников описаны разнотравно-осоковые (пп 90%, свт 25 см) и ситниковые (пп 75%, свт 15 см) сообщества. В сложении травостоя разнотравно-осоковых преобладают редкие для Центрального Кавказа осоки – *Carex limosa* и *C. paupercula*, а ситниковых – *Juncus triglumis*. Небольшие по размеру пятна почти сплошного покрова образует *Blysmus compressus*.

Травяные болота отличаются господством крупных осок – *Carex vulpina*, *C. riparia*, *C. cespitosa*. Реже встречаются *Carex hartmanni* и более мелкая *C. limosa*. Среди осок часто попадает *Scirpus sylvaticus*. Основу ценофитического спектра разнотравья составляют болотные и лугово-болотные виды: *Caltha polypetala*, *Equisetum palustre*, *Epilobium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*, *Ligularia subsagittata*, *Swertia iberica* и некоторые другие. По-видимому, фитоценозы, развивающиеся на переувлажненных почвах в ущелье Хазнидон можно рассматривать как разные стадии единого процесса заболачивания, конечным этапом которого является образование осоковых болот.

Географический анализ видов семейства *Cyperaceae* показал, что *Carex cespitosa*, *C. hartmanni*, *C. riparia*, *C. vulpina* и *Blysmus compressus* относятся к палеарктическому геоэлементу, а *Carex limosa*, *C. paupercula*, *Scirpus sylvaticus* – к голарктическому, что говорит об их широком распространении. И.И. Тумаджанов (1953) считает, что кавказские местонахождения для отдельных широко распространенных видов осок являются окраиной их современного произрастания.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ-Юг № 06-0496711.

Литература

- Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб., 2003. Т. 1. 204 с.
 Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР / отв. ред. И.В. Ларин. М.-Л., 1950. Т. 1. 688 с.
 Коротков К.О., Цепкова Н.Л. Синтаксономия травянистых сообществ урочища Аурсентх (Центральный Кавказ) // Труды Высокогорного геофизического ин-та. Нальчик, 1991. Вып. 84. С. 52–109.
 Роттаев П.С. Краткий словарь горных названий Кабардино-Балкарии Нальчик, 1969. 100 с.
 Тумаджанов И.И. Материалы к флоре осок Приэльбрусского района // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 1953. Вып. 17. С. 146–156.
 Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.-Л., 1953. 369 с.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ ЮЖНОГО ПРЕДБАЙКАЛЬЯ (ИРКУТСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

Чепинога В.В.

Иркутск, Иркутский государственный университет

Под Южным Предбайкальем мы понимаем юго-восточную краевую часть Средне-Сибирского плоскогорья, которая на юге упирается в сводовое поднятие Восточного Саяна, а на западе – в Предбайкальский хребет, входящий в состав горного обрамления Байкальской озерной впадины. За период с 2002 по 2007 гг. исследованиями охвачены участки бассейнов рек вдоль южного края Средне-Сибирского плоскогорья: от восточной окраины Канской равнины (бассейн р. Бирюсы) через всю Иркутско-Черемховскую равнину (бассейны рек Ия, Ока, Белая, Залари, частично поймы рек Иркут и Ангара). Обследованные участки бассейнов располагаются в подтаежных и лесостепных (р. Залари) ландшафтных условиях. В пределах каждого участка бассейна геоботаническому обследованию подвергались все основные типы водоемов и водотоков, характерных для данного ландшафта. Водотоки представлены руслами крупных рек и их притоков, нарушенными речками и ручьями в пределах населенных пунктов. Наиболее обычными типами стоячих водоемов являются старичные озера в долинах рек. При недостатке естественных водоемов близ поселков, водный дефицит в некоторой степени компенсируется путем образования прудов на имеющихся речках. В районах добычи каменного угля (Черемховский, Азейский, Мугунский угольные разрезы) по нерекультивированным землям встречаются карьерные озера. На участке между устьями рр. Унга и Каменка обследованы некоторые заливы Братского водохранилища. В общей сложности, данные получены с более чем 150 водных объектов и участков русел, выполнено порядка 1400 геоботанических описаний водной и прибрежно-водной растительности.

На основании полученных данных, проведена классификация растительности с использованием эколого-флористических критериев (метод Браун-Бланке). Составлен предварительный продромус растительности, где сообщества распределены по 68 ассоциациям, 8 региональным вариантам и 13 сообществам, принадлежащим 21 союзу, 12 порядкам и 8 классам.

Класс *Lemnetea minoris* R. Tx. ex de Bolós et Masclans 1955

Порядок *Lemnetalia minoris* R. Tx. ex de Bolós et Masclans 1955. Союз *Lemnion minoris* R. Tx. ex de Bolós et Masclans 1955 acc. *Lemnetum minori-turioniferae* (Wolff et Jentsch 1992) Pass. 1996, acc. *Lemnetum minoris* Oberd. ex T. Müller et Görs 1960, acc. *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* W. Koch 1954 em. Th. Müller et Görs 1960, acc. *Ricciocarpetum natantis* R. Tx. 1974. Союз *Lemnion trisulcae* den Hartog et Segal 1964: acc. *Lemnetum trisulcae* Kelh. ex Knapp et Stoffers 1962.

Порядок *Hydrocharietalia* Rübel 1933. Союз *Lemno minoris-Hydrocharition morsus-ranae* Rivas-Martínez, Fernández-González et Loidi 1999: acc. *Lemno minoris-Hydrocharietum morsus-ranae* Passarge 1978, acc. *Ceratophylletum demersi* (Soò 1928) Eggler 1933. Союз *Utricularion vulgaris* Passarge 1964: acc. *Lemno-Utricularietum vulgaris* Soò 1947.

Класс *Potamogetonetea* Klika 1941

Порядок *Potamogetonetalia* W. Koch 1926. Союз *Potamogetonion pectinati* (W. Koch 1926) Oberd. 1957: acc. *Potamogetoneteum perfoliati* W. Koch 1926 em. Pass. 1964, acc. *Potamogetoneteum pectinati* Carstensen 1955, acc. *Potamogetoneteum compressi* Tomaszewicz 1979, acc. *Hydrilleteum verticillati* Tomasz. 1979, acc. *Potamogetoneteum tenuifolii* Kiprianova et Lashchinsky 2000, acc. *Potamogetoneteum praelongi* (Sauer 1937) Hild 1959, acc. *Potamogetoneteum friesii* Iversen 1929, acc. *Potamogetoneteum berchtoldii* Krasovsk. 1959, acc. *Potamogetoneteum lucentis* Hueck 1931, acc. *Potamogetoneteum graminei* (W. Koch 1926) Pass. 1964, acc. *Myriophylleteum verticillati* Soò ex Tomasz. 1977, acc. *Myriophylleteum sibirici* Taran 1998, acc. *Potamo perfoliati-Ranunculetum circinati* Sauer 1937, acc. *Potamogetoneteum crispum* Soò 1927, acc. *Elodeetum canadensis* Eggler ex Pass. 1964 (incl. вариант *Myriophyllum sibiricum* Kom.). Сообщество *Potamogeton pusillus* L., сообщество *Potamogeton vaginatus* Turcz., сообщество *Myriophyllum spicatum* L., сообщество *Batrachium trichophyllum*

(Chaix) van den Bosch. Союз *Nymphaeion albae* Oberd. 1957: acc. *Potamogetono-Polygonetum natantis* Knapp et Stoffers 1962 (incl. вариант *Potamogeton natans* L., вариант *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray f. *natans* (Michx.) Munshi et Javeid.), acc. *Nymphaeo-Nupharetum luteae* Nowinski 1928 (incl. вариант *Elodea canadensis* Michx.), acc. *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958, acc. *Trapetum natantis* (Karpatis 1963) Th. Müller et Görs 1960, acc. *Nupharetum pumilae* Oberd. ap. Th. Müller et Görs 1960, acc. *Lemno-Sagittarietum natantis* Taran et Tyurin 2005. Сообщество *Nymphaea tetragona* Georgi, сообщество *Thacla natans* (Pallas ex Georgi) Deyl et Sojak. Союз *Brasienio-Nymphaeion tetragonae* Shimoda 1985: acc. *Brasienio schreberi-Nymphaeetum tetragonae* Okuda in Miyawaki 1983.

Порядок *Callitricho-Batrachietalia* Pass. 1978. Союз *Batrachion fluitantis* Neuhäusl 1959: acc. *Fontinalis-Batrachietum kauffmannii* A.A. Bobrov 2001, acc. *Potamogetonetum nitentis* W. Koch 1926, acc. *Sparganio-Elodeetum* Weber-Oldecop 1977, acc. *Sparganio-Potamogetonetum pectinati* (Hilbig 1971) Reichhoff et Hilbig 1975, acc. *Batrachio-Sparganietum emersi* A.A. Bobrov 2001, acc. *Batrachio-Potamogetonetum perfoliati* W. Koch 1926 em. et nom. invers. A.A. Bobrov et Chemeris 2003 (incl. варианты *Sparganium emersum* Rehm. f. *fluitans* (Gren. et Godr.) Glück, *Butomus umbellatus* L. f. *vallisneriifolius* (Sagorski ex Asch. et Graebn.) Glück, *Potamogeton* × *salicifolius* Wolfg.). Сообщество *Sparganium emersum* f. *fluitans*, сообщество *Butomus umbellatus* L. f. *vallisneriifolius*, сообщество *Potamogeton filiformis* Pers. s.l. Союз *Batrachion aquatilis* Pass. 1964: acc. *Lemno-Callitrichetum palustris* Bobrov et Chemeris, 2006 (incl. вариант *Agrostis stolonifera* L.), acc. *Lemno-Callitrichetum hermaphroditicae* (Černohous et Husák 1986) Pass. 1992.

Класс *Littorelletea uniflorae* Br.-Bl. et R.Tx. 1943 ex Westhoff, Dijk et Paschier 1946.

Порядок *Littorelletalia uniflorae* W. Koch 1926. Союз *Eleocharition acicularis* Pietsch 1967: acc. *Eleocharitetum acicularis* W. Koch 1926. Союз *Deschampsion litoralis* Oberd. et Dierßen ap. Oberd. et al. 1975: сообщество *Deschampsia turczaninowii* Litv.

Класс *Isoëto-Nanojuncetea bufonii* Br.-Bl. ex R. Tx 1943

Порядок *Cyperetalia fusci* Pietsch 1963. Союз *Elation-Eleocharition ovatae* (Pietsch et Müller-Stoll 1968) Pietsch 1973: acc. *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960. Сообщество *Juncus bufonius* L.

Класс *Agrosidetea stoloniferae* Oberd. et Th. Müller in Th. Müller 1961 ex Görs 1968

Порядок *Agrostidetalia stoloniferae* Oberd. in Oberd. et al. 1967. Союз *Potentillion anserinae* R. Tx. 1947: acc. *Ranunculo repentis-Agrostidetum stoloniferae* Oberd. et al. 1967.

Класс *Calamagrostietea langsdoeffii* Mirk. in Akht. et al. 1985

Порядок *Calamagrostietalia langsdoeffii* Akht. et al. 1985. Союз *Caricion juncellae* Konon. in Gogoleva et al. 1987: acc. *Caricetum juncellae* Mirk. et al. 1985.

Класс *Phragmito-Magnocaricetea* Klika 1941

Порядок *Phragmitetalia* W. Koch 1926. Союз *Phragmition communis* W. Koch 1926: acc. *Phragmitetum communis* Savich 1926, acc. *Glycerietum triflorae* Mirk. et al. 1985, acc. *Scirpetum lacustris* Chouard 1924, acc. *Typhetum angustifoliae* Pignatti 1953, acc. *Typhetum latifoliae* Soò ex G. Lang 1973, acc. *Typhetum laxmannii* Falinsky et Pedr. 1990, acc. *Butometum umbellate* (Koncz. 1968) Phil. 1973, acc. *Acoretum calami* Eggler 1933, acc. *Equisetetum fluviatilis* Steffern 1931, acc. *Sagittario-Sparganietum emersi* R. Tx. 1953, acc. *Eleocharitetum palustris* Schennikov 1919, acc. *Hippuridetum vulgaris* Pass. 1955, acc. *Schoenoplectetum tabernaemontani* Soò 1947. Сообщество *Sparganium emersum* Rehm. f. *submersum* Glück ex Soò 1972. Союз *Glycerio-Sparganion* Br.-Bl. et Siss. in Boer 1942: acc. *Catabrosetum aquaticae* Rübel 1912, acc. *Sparganio-Veronicetum anagallidis-aquaticae* Pass. 1999. Сообщество *Eleocharis mamillata* Lindb. fil.

Порядок *Oenanthetalia aquaticae* Hejný in Kopecký et Hejný 1965. Союз *Oenanthion aquaticae* Hejný ex Neuhäusl 1959: acc. *Alopecuro aequalis-Alismatetum plantagininis-aquaticae* Bolbrinker 1984.

Порядок *Magnocaricetalia Pignatti* 1953. Союз *Magnocaricion elatae* W. Koch 1926: acc. *Caricetum gracilis* Savich 1926, acc. *Caricetum rostratae* Rübel 1912, acc. *Caricetum vesicariae* Chouard 1924, acc. *Caricetum vesicatae* Mirkin et al. 1985, acc. *Caricetum rhynchophysae* Miyawaki et K. Fujiwara 1970, acc. *Phalaridetum arundinaceae* W. Koch ex Libb. 1931. Союз *Cicution virosae* Hejný 1960: acc. *Cicuto-Caricetum pseudocyperi* Boer et Siss. in Boer 1942, acc. *Cicuto-Calletum palustris* (Vanden Bergen 1952) Schaminée et Weeda in Schaminée et al. 1995, acc. *Comaretum palustris* Markov et al. 1955, acc. *Menyanthetum trifoliatae* Osvald 1923

Класс *Bidentetia tripartitae* R.Tx., Lohm. et Prsg. in R. Tx. 1950

Порядок *Bidentetalia tripartitae* Br.-Bl. ex R. Tx. 1943. Союз *Bidention tripartitae* Nordh. 1940: acc. *Polygonetum minori-hydropiperis* Phil. 1984. Союз *Chenopodion glauci* Hejný 1974: acc. *Chenopodietum glaucorubri* Lohm. in Oberd. 1957.

В целом, водная и прибрежно-водная растительность Южного Предбайкалья имеет значительное сходство с Европейской растительностью, но характеризуется некоторым снижением синтаксономического разнообразия. Ряд типов сообществ представляют собой обедненные варианты ассоциаций, описанных из Европы, в условиях более мягкого и менее континентального климата. В Предбайкалье на восточном пределе распространения находятся такие ассоциации, как *Lemno minoris-Hydrocharietum morsus-ranae* Passarge 1978,

Nymphaeo-Nupharetum luteae Nowinski 1928, *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958, *Scirpetum lacustris* Chouard 1924, *Typhetum angustifoliae* Pignatti 1953, *Sagittario-Sparganietum emersi* R. Tx. 1953, *Caricetum vesicariae* Chouard 1924.

Характерными (в ряде случаев, специфичными) для региона являются такие ассоциации как, например, *Lemnetum minori-turioniferae* (Wolff et Jentsch 1992) Passarge 1996, *Potamogetonetum tenuifolii* Kiprianova et Lashchinsky 2000, *Lemno-Sagittarietum natantis* Taran et Tyurin 2005, *Caricetum rhynchophysae* Miyawaki et K. Fujiwara 1970, а также сообщества *Potamogeton vaginatus* Turcz., *Thacla natans* (Pallas ex Georgi) Deyl et Sojak, *Potamogeton filiformis* Pers. s.l., *Deschampsia turczaninowii* Litv.

Восточноазиатские связи в растительности отражаются достаточно слабо. Наиболее ярким примером, пожалуй, является несколько обедненная, описанная из Японии ассоциация *Brasenia schreberi-Nymphaeetum tetragonae* Okuda in Miyawaki 1983, отмеченная на территории Сибири лишь на оз. Кривом (Тулунский район).

Редкими в Байкальской Сибири являются сообщества, принадлежащие к таким ассоциациям, как *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* W. Koch 1954 em. Th. Müller et Görs 1960, *Hydrilietum verticillati* Tomaszcz. 1979, *Potamogetonetum lucentis* Hueck 1931, *Trapetum natantis* (Karpati 1963) Th. Müller et Görs 1960, *Deschampsietum turczaninowii* Czeponoga ass. nov. prov., *Catabrosetum aquaticae* Rübel 1912.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 05-05-64061, РНП 2.2.3.1.4667, РНП.3.3.4.71638, РНП.2.2.2.3.10120.

ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Черненко Т.В.

Москва, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

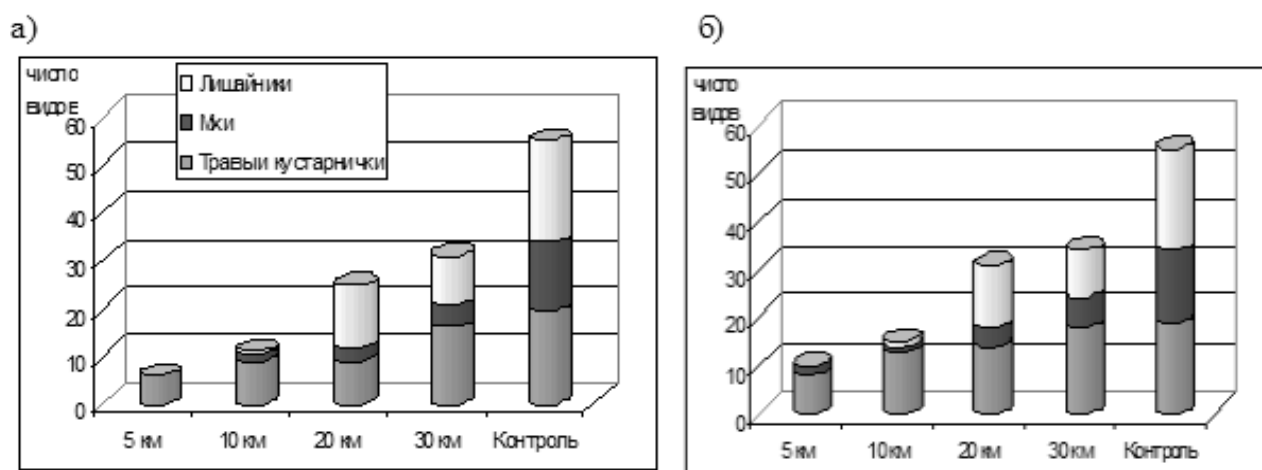
Характеристика условий внешней среды по признакам отдельных видов растений и сообществ с исторических времен применялась человеком в его практической жизни. В биологической литературе представление об индикаторах сложилось давно и заключается в нахождении связей между присутствием видов, групп видов и сообществ, а также их свойствами с качеством окружающей среды (степень увлажнения, уровень грунтовых вод, богатство почв, засоление, геохимия почв и подстилающей породы и т. д.) (Виноградов, 1964; Викторов и др., 1962). В геоботанической литературе широко используется индикация факторов среды с помощью синтаксонов разных рангов (Корчагин, 1971; Работнов, 1979; Миркин, Розенберг, 1979). В природоохранной деятельности используется концепция индикационных групп и флаговых видов. В международной практике в контексте устойчивого управления лесами – Sustainable Forest Management (SFM) – представление о критериях и индикаторах приобрело смысл общих инструментов управления, чтобы контролировать, оценивать и информировать ответственных за принятие решения лиц при формировании национальной лесной политики с учетом экономических, экологических и социально-культурных аспектов (Criteria and indicators..., 2001).

В зависимости от задач исследования и площади изучаемой территории применяются разные методы индикации. В данной работе ставились задачи: 1) выявить и оценить индикационные признаки трансформации северотаежных биоценозов в условиях длительного аэротехногенного воздействия; 2) выявить и дать количественную оценку пространственной неоднородности растительного покрова. Следует сказать, что первая задача успешно решалась на материале выявления состава и структуры лесных сообществ в условиях атмосферного загрязнения большим числом исследователей (Дончева, 1978; Крючков, Сыроид, 1979; Биоиндикация загрязнений..., 1988; Влияние промышленного..., 1990; Токарева 1992; Михайлова, Воробейчик, 1995; Черненко Т.В. и др., 1995; Ярмишко, 1997; Цветков, Цветков, 2003 и др.), в том числе и в окрестностях данного промышленного объекта. Однако решение второй задачи стало возможно лишь с использованием дистанционных методов и современных способов обработки данных. Результатами этого решения является картографическое представление индикационных признаков и нахождение количественной связи между ними, условиями среды и разными методами природопользования. Использование этого аспекта биоиндикации может быть применено в осуществлении устойчивого природопользования в рамках оперативного (на локальном) и тактического (на региональном уровне) управления лесными ресурсами.

В работе представлены результаты использования некоторых приемов и методов биоиндикации для разных пространственных уровней организации лесных экосистем. Примеры даны по результатам исследований в окрестностях горно-металлургического комбината (ГМК) «Североникель» Мурманской области за период с 1981–2007 гг. К антропогенным факторам воздействия на лесной покров исследуемого района относятся рубки леса, пожары, рекреация. Однако, определяющим облик и состояние лесных экосистем в окрестностях г. Мончегорска на протяжении более чем полусотни лет является воздействие атмосферных выбросов металлургического комбината «Североникель». В зоне его влияния основными ингредиентами токсического воздействия высту-

пают тяжелые металлы и сернистые соединения. В последние годы выбросы заметно уменьшились в связи с сокращением объемов производства, в частности, объем выбросов SO_2 , на долю которого приходится 80–85% массы поллютантов, сократился более чем в пять раз и в 2005 г. составил около 50 тонн/год.

Показатели видового разнообразия являются хорошими индикаторами условий обитания. В результате исследований была отмечена тенденция восстановления наземного растительного покрова в районе действия металлургического производства. Было зафиксировано увеличение на 25% общего видового богатства растений в ельниках кустарничково-зеленомошных (на площади в 1000 м^2) в 30 км зоне влияния комбината (рис.), а также изменение эколого-ценотического спектра сосудистых растений (появление характерных лесных видов как в зоне интенсивной дигрессии растительного покрова, так в более удаленных областях). Другой важной чертой восстановительной динамики биотопов этой территории явилось появление и усиление участия в составе напочвенного яруса представителей мохообразных и лишайников. Характерна смена видового состава кустистых форм лишайникового покрова (Черненко и др., 2006).



Изменение числа видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового покрова по градиенту загрязнения в 1981–1983 гг. (а) и 2005–2007 гг. (б)

Несмотря на большое количество исследований, посвященных состоянию древесного полога в данном районе, работ по оценке динамики радиального прироста деревьев в условиях длительного антропогенного загрязнения практически нет. Между тем этот метод характеризуется высокой индикационной значимостью, поскольку обеспечивает высокую точность результатов, позволяет выявить ведущие факторы и дает возможность сопоставить данные, полученные в разных пространственно-временных условиях. Анализ динамики радиального прироста стволов елей в окрестностях комбината выявил иной характер роста деревьев, произрастающих в разных условиях загрязнения (Черненко и др., 2007). Для контрольных условий хорошо заметна 50-летняя цикличность радиального прироста стволов старовозрастных деревьев. Для деревьев буферной и особенно импактной зон начало воздействие атмосферного загрязнения в 30-х годах прошлого столетия индицируется отчетливым увеличением радиального прироста и не менее отчетливым его сокращением в 80-х годах, когда уровень загрязнения достигает критической величины. Сокращение объемов выбросов в 90-х годах вновь вызвало увеличение этого показателя в зоне максимального воздействия, находящееся в противофазе уменьшению прироста на контроле. Наряду с фактором атмосферного загрязнения были выявлены достоверные изменения продуктивности деревьев в зависимости от позиций в рельефе (нижние, средние и верхние геоморфологические уровни) и колебаний метеоусловий (температура и осадки).

Для изучения пространственных особенностей распределения наземного покрова на ландшафтном уровне были использованы локальные экспериментальные данные характеристик растительных сообществ. На основе разрабатываемых количественных методов (Пузаченко, 2004; Козлов, 2006) с использованием ДДЗ и ЦМР осуществлена интерполяция данных локальных исследований на площадь исследуемой территории (бассейн оз. Имандры), позволяющая визуализировать пространственное распределение основных индикаторов состояния растительного покрова в зависимости от природно-антропогенных факторов среды. Помимо оценки жизненного состояния древесной растительности были выполнены картографические модели по распределению числа видов древесно-кустарниковых пород, видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового яруса, общему видовому, а также типологическому разнообразию для трех соподчиненных типологических уровней (тип наземного покрова, группа ассоциаций, ассоциация).

Зона полной деградации лесных сообществ в окрестностях комбината достоверно выделялась по ряду признаков: сомкнутость крон древостоев, состав и структура напочвенного покрова, выраженность органогенного и элювиального горизонта почв. Точность их распознавания (78–89%) достаточна для количественной оценки биологического ущерба природным территориям исследуемой территории. К наиболее поврежденным от оцениваемой площади в окрестностях комбината (2330 км²) отнесено 8,9% площади территории, к слабо поврежденным – 31%. К территориям с отсутствием древесного яруса относится около 40% исследуемого региона, к лесным – 32,1%.

Получаемые результаты в картографической форме позволяют оценить пространственную неоднородность ключевых индикаторов биогеоценотического (ландшафтного) покрова: видовое и экосистемное разнообразие, обилие отдельных видов и растительных ярусов растений, распределение синтаксонов растительных единиц разных рангов и т.п. Все результаты сопровождаются оценками точности их расчетов, что в итоге позволяет использовать получаемую продукцию для принятия решений в сфере природопользования, оценке рисков, экологических ущербов, мониторинга среды и других социально-экономических мероприятиях.

Таким образом, на популяционном и биоценотическом уровнях были исследованы специфические реакции растений на избыточные содержания загрязняющих веществ в окружающей среде. В результате сокращения объема выбросов в атмосферу (более чем в 5 раз за последние 15 лет) было отмечено замедление дигрессионных процессов, а также ряд признаков восстановления растительного покрова, как на уровне популяций индикаторных видов, так и на уровне сообщества в целом. Структурные и композиционные показатели при этом являлись важными индикаторами для выявления сукцессионного статуса растительного сообщества и направленности динамических процессов. Использование дистанционных данных и применение соответствующих методов их верификации делает возможным производить оценку состояния растительного покрова на обширных территориях с расчетом ряда индексов и индикаторов биоразнообразия (лесистость, фрагментарность, распределение лесов по типологическому составу и т.д.). Периодическая оценка подобных индикаторов среды в разном масштабе отражает направление и динамику основных процессов в пределах конкретных регионов.

Литература

- Биоиндикация загрязнения наземных экосистем. М.: Мир. 1988. 350 с.
- Викторов С.В., Востоков Е.А., Вышивкин Д.Д. Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во МГУ, 1962. 227 с.
- Виноградов Б.В. Растительные индикаторы и их использование в изучении природных ресурсов. М.: Выс. шк., 1964. 327 с.
- Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Под ред. Норина Б.Н. и др. Л.: Бот. ин-т им. В.Л. Комарова, 1990. 193 с.
- Дончева А.В. Ландшафт в зоне воздействия промышленности. М: Лесн. пром-сть, 1978. 96 с.
- Козлов Д.Н. Инвентаризация ландшафтного покрова методами пространственного анализа для целей ландшафтного планирования // Труды Международной школы-конференции «Ландшафтное планирование. Общие основания. Методология. Технология» М.: Географический факультет МГУ, 2006. С. 117–137.
- Корчагин А.А. Использование растительных сообществ как индикаторов среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971. С. 7–15.
- Крючков В.В., Сыроид Н.А. Изменение экосистемы Кольского Севера под влиянием антропогенной деятельности // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. VIII симпозиума. Апатиты, 1979. С. 39–42.
- Михайлова И.Н., Е.Л. Воробейчик. Эпифитные лишайсинузии в условиях химического загрязнения: зависимость доза-эффект // Экология. 1995. 6. С. 455–460.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1979. Т. 3. С. 71–137.
- Работнов Т.А. Актуальные вопросы экологии растений // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1979. Т. 3. С. 5–70.
- Токарева Т.Г. Экологическая оценка техногенного воздействия на еловые леса Кольского полуострова: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Academia, 2004. 416 с.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск, 2003. 354 с.
- Черненко Т.В., Бутусов О.В., Сычев В.В., Конева Г.Г., Кабиров Р.Р., Степанов А.М., Куперман Р.Г., Катаев Г.Д. Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова // Санкт-Петербург. Изд. РАН, 1995. С. 1–252.
- Черненко Т.В., Котлов И.П., Бочкарев Ю.Н., Козлова М.А. Дендроиндикация атмосферного загрязнения // Новые методы в дендрэкологии. Материалы Всероссийской научной конференции с межд. участием. Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2007. С. 17–20.
- Черненко Т.В., Мавленкова Е.В., Котлов И.П. Мониторинг северо-таежных экосистем с использованием ДДЗ и ГИС-технологий // Академическая наука и ее роль в развитии производительных сил в северных регионах России. Архангельск, 2006.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение. СПб.: Изд-во НИИ химии СПб. ун-та, 1997. 208 с.
- Criteria and indicators for sustainable forest management: a compendium, by F. Castañeda, C. Palmberg-Lerche & P. Vuorinen. Forest Management Working Papers No. 5. Rome, FAO. 2001. Available on the Internet: gilws05/docreptest/FAO/004/AC135E/AC135E00.HTM.

РОЛЬ МОХОВИДНЫХ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ГОРНЫХ БОЛОТ ХРЕБТА ЕРГАКИ (ЗАПАДНЫЙ САЯН)

Чернова Н.А.

Томск, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН

В современной литературе очень мало сведений о моховидных горных болот юга Сибири. В основном это отрывочные сведения об их общем распространении и экологии в систематических сводках и обобщающих бриологических работах. Наиболее полно изучена и проанализирована бриофлора горных болот Кузнецкого Алатау, где выявлено 125 видов мохообразных (Мульдьяров, Лапшина, 1996; Волкова, Мульдьяров, 2000; Волкова, 2001 и др.).

Нами был обследован хребет Ергаки, расположенный в наиболее гумидном районе Западного Саяна. За период с 2002 по 2006 гг. было выявлено и обследовано более 100 как небольших, так и довольно крупных болот (0,5–70 га) с мощностью торфяной залежи до 3–5 м. Несмотря на сравнительно небольшие размеры, они играют важную роль в поддержании гидрологического баланса и биологического разнообразия территории.

На болотах хребта Ергаки выявлен 141 вид мохообразных – 41 вид печеночников и 100 видов листостебельных мхов (Чернова, 2006). Довольно высокое разнообразие моховидных на горных болотах хребта Ергаки, при отсутствии древесных болот, связано с большим типологическим разнообразием болот. Фитоценотическая роль моховидных (эдикатор, доминант, ассектатор) определяется индивидуальными эколого-биологическими особенностями вида, но может изменяться в зависимости от экологических условий местообитаний в разных типах болот.

В растительных сообществах мезоэвтрофных болот доминантами и содоминантами мохового покрова выступают в основном гипновые, реже сфагновые, мхи: *Campylium stellatum* (Hedw.) Jensen, *Warnstorffia exannulata* (Bruch et al.) Loeske, *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. и *P. seriata* Mitt., *Scorpidium revolvens* (Sw. ex anon.) Rubers и *S. cossonii* (Schimp.) Hedenäs, *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra, *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Sphagnum warnstorffii* Russ., *S. girgensohnii* Russ. и *S. teres* (Schimp.) Aongstr.

Наибольшее видовое разнообразие моховидных отмечено в алтайскоосоково-травяно-гипновых сообществах, широко распространенных по мелкозалежным (до 1 м) болотам и окраинам более крупных болот. Основу мохового покрова образует *Philonotis fontana*. Изредка доминирующая роль переходит к *Sphagnum warnstorffii* и *Bryum weigelii* Spreng. Постоянными компонентами мохового покрова (частота встречаемости не менее 60%) являются *Aneura pinguis* (L.) Dum., *Rhytidiadelphus subpinnatus* (Lindb.) T.J. Kop., *Hylocomiastrum pyrenaicum* (Spruce) M. Fleisch., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenäs и некоторые другие. В целом в этих сообществах найдено 59 видов мохообразных.

В ивово-осоково-гипновых сообществах, занимающих обширные выровненные и слабонаклонные участки на довольно крупных склоновых болотах речных долин, доминантом мохового яруса является *Paludella squarrosa* (всего отмечено 23 вида мохообразных). В сплошной буроватый покров из палуделлы вкраплены красно-пестрые пятна *Sphagnum warnstorffii*, с высоким постоянством в сообществах встречаются мелкие латки *Aulacomnium palustre* и *Straminergon stramineum*.

По прирусловой периферии крупных склоновых болот речных долин по обводненным участкам с постоянным увлажнением формируются алтайскоосоково-пушицево-гипновые сообщества, где в моховом покрове абсолютно преобладает *Warnstorffia exannulata* (ее проективное покрытие достигает 80% и более). Изредка до уровня содоминантов мохового покрова возрастает участие *Scorpidium revolvens* и *Calliergon giganteum*, а всего встречается 14 видов моховидных.

Волосистоплодноосоково-гипновые сообщества со сплошным монодоминантным моховым покровом из *Calliergon giganteum* или из сложной мозаики пятен этого вида с *Warnstorffia exannulata*, *Scorpidium revolvens* и *Paludella squarrosa* встречаются только на крупных мезоэвтрофных болотах плоских межгорных долин. С высоким постоянством в покрове встречаются *Meesia triquetra* (Jolycl.) Aongstr., *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr и другие. Всего в этих сообществах встречается 23 вида мохообразных.

В местах активного делювиального выноса со склонов по сильно обводненным участкам с сочащейся водой на мелкозалежных присклоновых болотах, болотах пологих горных склонов и в периферийной полосе болот плоских межгорных долин формируются алтайскоосоково-хвощово-гипновые сообщества с доминированием в моховом покрове или *Warnstorffia exannulata*, или *Philonotis fontana* и *P. seriata* и большим количеством видов-ассектаторов. В сообществах отмечено 36 видов моховидных.

Кустарниково-осоково-моховые и кустарниково-камышово-сфагновые сообщества с *Salix hastata* L., *Betula rotundifolia* Spach и *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, встречающиеся только на склоновых

болотах речных долин, обычно имеют мозаичный моховой покров из *Sphagnum warnstorffii*, *Scorpidium revolvens*, *Paludella squarrosa* и *Tomentypnum nitens* (всего 19 видов мохообразных). На пойменных участках этих болот иногда встречаются альпийскопухоносово-гипновые фитоценозы. Полуславинный характер сообществ обуславливает содоминирование в моховом покрове *Sphagnum warnstorffii* и топяных *Scorpidium revolvens* и *Warnstorffia exannulata* (всего отмечено 17 видов мохообразных).

Только на одном мелкозалежном болотце в присклоновой части поймы встречены сообщества из *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. и *Carex altaica* Gorodk. со сплошным моховым покровом из *Palustriella commutata*. Необходимые условия для активного развития этого кальцефильного вида создаются из-за сильного аллювиального загрязнения весной и, в меньшей степени, из-за делювиального сноса со склонов в течение всего вегетационного периода.

Лишь изредка встречаются и топяноосоково-сфагновые сообщества с крайне бедным флористическим составом (всего 5 видов моховидных) и абсолютным преобладанием в моховом покрове *Sphagnum teres*. Данные фитоценозы встречаются среди сильнообводненной осоковой сплавины в виде относительно крупных более плотных подушек-островков в растительном покрове болот озерных котловин.

На мезотрофных болотах доминирующая роль переходит от гипновых мхов к сфагновым: *Sphagnum warnstorffii*, *S. jensenii* H. Lindb., *S. girgensohnii*, *S. subsecundum* Nees и, реже, *Sphagnum riparium* Aongst. и *S. lindbergii* Schimp.

По обводненным участкам болот формируются осоково-сфагновые сообщества, обычно с монодоминантным моховым покровом из *Sphagnum riparium*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, реже из содоминирующих *S. subsecundum* и *S. jensenii*. В полутопяных ивково-осоково-сфагновых сообществах, занимающих довольно значительные площади на склоновых болотах речных долин, в моховом покрове содоминируют *Sphagnum warnstorffii* и *S. subsecundum* (всего 25 видов мохообразных).

Sphagnum warnstorffii является доминантом и дернистопухоносово-сфагновых сообществ, включающих 27 видов моховидных и встречающихся весьма ограниченно на небольших по площади участках с хорошо выраженным уклоном поверхности и ячеистым микрорельефом на болотах мелких каровых котловин и присклоновых болот в ледниково-каровых долинах в нижней части высокогорного пояса. Вместе со сфагнумом Гиргензона он составляет основу мохового покрова болотных ерников травяно- и кустарничково-травяно-сфагновых. Болотные ерники формируются при заболачивании суходольных, поэтому в течение длительного времени сохраняют сходный состав и структуру сообществ.

Мезоолиготрофные растительные сообщества широко представлены на болотах хребта Ергаки. Основу мохового яруса формируют *Sphagnum angustifolium* (Jens. ex Russ.) C. Jensen, *S. russowii* Warnst. и *S. compactum* Lam. & DC., значительно реже *Sphagnum magellanicum* Brid. и *S. jensenii*. Только на мезоолиготрофных болотах на участках с резко переменным режимом увлажнения формируются топяноосоково-дернистопухоносово-моховые сообщества с господством печеночников *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum. и *Cladopodiella fluitans* (Nees) Buch, иногда со значительной примесью *Sphagnum compactum*. Эти фитоценозы распространены на болотах хребта Ергаки очень широко и являются неперменным компонентом грядово-мочажинных комплексов (ГМК). Преобладание того или иного вида связано со степенью переменности увлажнения местообитаний. В более или менее стабильно обводненных мочажинах с редкими и кратковременными периодами пересыхания моховой покров образует кладоподиелла, при усилении переменности увлажнения в нем содоминируют сфагнум компактный и гимноколия, а при наиболее резко переменном режиме увлажнения абсолютно преобладает гимноколия.

В молодом грядово-мочажинном комплексе на невысоких грядах формируются андромедово-пухоносово-сфагновые сообщества с преобладанием *Sphagnum compactum*, а на довольно крупных и высоких грядах сформированного ГМК формируются березково-пухоносово-сфагновые сообщества со сплошным моховым покровом из *Sphagnum angustifolium* и *S. russowii*.

Кустарничково-осоково-сфагновые мезоолиготрофные сообщества распространены на горных болотах очень широко. Основу мохового яруса формируют *Sphagnum angustifolium* и *S. russowii*, как содоминирующими, так и образующими монодоминантные ковры. С высоким постоянством в таких фитоценозах встречаются *Polytrichum strictum* Brid. и *Sphagnum magellanicum*, а всего выявлено 28 видов моховидных.

Sphagnum angustifolium с небольшой постоянной примесью сфагнума Руссова формирует и сплошной моховой покров кустарничково-ситниково-сфагновых сообществ, характерных для мелкозалежных болот мелких каровых котловин ледниковых морен и встречающихся также на окраинах седловинных и пойменных болот.

Редко, в условиях относительно постоянного увлажнения по периферии болотных озерков на болотах мелких котловин морен, встречаются топяноосоково-сфагновые сообщества с господством сфагнума Йенсена.

Олиготрофные сообщества встречаются на болотах хребта Ергаки редко, только по плоским повышенным участкам болот, вышедшим из-под влияния поверхностно-сточных вод. Эдификатором таких кустарничково-мелкоосоково-сфагновых сообществ является *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. Характерно присут-

ствие *Mylia anomala* (Hook.) S. Gray и *Calypogeia sphagnicola* (H. Arnell et J. Perss.) Warnst. et Loeske. В составе этих сообществ отмечено 25 видов моховидных.

Литература

- Волкова И.И. Горные болота заповедника «Кузнецкий Алатау»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2001. 20 с.
 Волкова И.И., Мульдияров Е.Я. Дополнения к списку видов мохообразных болот заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценоотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Кемерово, 2000. С. 36–41.
 Мульдияров Е.Я., Лапшина Е.Д. Роль мохообразных в растительных сообществах болот заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценоотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Новосиби., 1996. С. 67–77.
 Чернова Н.А. Болота хребта Ергаки (Западный Саян): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2006. 19 с.

ГЕМЕРОБИЯ И АНАЛИЗ АДВЕНТИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЯКУТИИ
 (ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ)

Черосов М.М.¹, Пестряков Б.Н.², Черосов Б.М.³

¹ Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

² Якутск, Якутский государственный университет

³ Якутск, Якутская городская классическая гимназия

Оценка степени нарушенности растительных сообществ в условиях усиления антропогенной нагрузки на природу является актуальной задачей. Используются самые различные основания для выделения степеней нарушенности. Нами для их выделения используется понятие и критерии 4 типов синантропности растения по данным их постоянства в синоптических таблицах синтаксонов изучаемой растительности (Черосов и др., 2005; Черосов, 2005): облигатные и факультативные естественные; факультативные и облигатные синантропные виды.

В данном сообщении приводятся результаты, дополняющие ранее проведенные исследования (соотношение между степенями нарушенности и гемемеробии). При обработке данных были использованы компьютерные программы IBIS, MS Excel.

Установлено соотношения между степенями синантропности и гемемеробии растений (по Sukopp, 1969):

а – агемеробы, виды естественных сообществ, не выносящие антропогенного влияния (облигатные естественные);

о – олигогемемеробы, виды сообществ близких к естественным, переносящие нерегулярные слабые влияния (факультативные естественные);

т – мезогемемеробы, виды полустественных сообществ, устойчивые к спорадическим антропогенным влияниям (факультативные естественные и факультативные синантропные);

б – β-эугемемеробы, виды сообществ далеких от естественных, устойчивые к интенсивному использованию (факультативные синантропные);

с – α-эугемемеробы, сорные виды природных и антропогенных сообществ, переносящие регулярные сильные нарушения (факультативные и облигатные синантропные);

р – полигемемеробы, специализированные сорные виды интенсивных культур (облигатные синантропные);

т – метагемемеробы, виды полностью нарушенных экосистем, находящихся на грани уничтожения (облигатные синантропные).

Нами растительные сообщества Якутии, выделенные по флористико-социологическому методу классификации, отнесены к степеням гемемеробии (табл. 1). Количество классов по степеням гемемеробии уменьшается от агемеробной до метагемемеробной (с 11 до 1 класса). В средних степенях гемемеробии (β- и α-эугемемеробная) отмечается относительное увеличение числа представленных классов (3–4 класса).

На основании таблицы постоянства видов растений в синантропных местообитаниях Якутии (Черосов и др., 2005), нами проведено исследование синантропной растительности с применением 4 типов Хэнски (цит. по Л.М. Абрамовой (2002)), выделяемых на основе «активности», т.е. их обилия и эколого-фитоценоотического диапазона:

1) С – Центральные (core) – это доминанты, часто эдификаторы, которые занимают обширные пространства (т.е. виды с высоким обилием и высоким постоянством);

2) U – Горожане (urbans) – массовые виды, занимающие ограниченные территории;

3) R – Сельские (rurals) – виды с невысоким обилием, встречающиеся в широком диапазоне условий среды;

4) S – Спутники (satellites) – виды с невысоким обилием и ограниченным диапазоном распространения.

Показатели степеней нарушенности растительности Якутии

Степени нарушенности по М.М. Черосову и др. (2005) с дополнениями	Параметры синантропизации в долях видов от полной ценофлоры, %				Степени гемеробии по Sukopp (1969)	Синтаксоны
	Общее количество синантропных	облигатные синантропные	факультативные синантропные	естественные		
0. Ненарушенные природные сообщества						
0.1. Ненарушенные	0–5	0	0–5	95–100	a – агемеробная	<i>Vaccinio-Piceetea</i> , <i>Rhytidio-Laricetea sibiricae</i> , <i>Lemnetea</i> , <i>Potametea</i> , <i>Phragmiti-Magnocaricetea</i> , <i>Littorelletea</i> , <i>Cleistogenetea squarrosae</i> , <i>Hordeetea brevisubulati</i> , <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> , <i>Calamagrostetea langsdorffii</i> , <i>Scheuchzerio-Caricetea nigrae</i>
0.2. Слабонарушаемые	5–10	0	5–10	90–95	o – олигогемеробная	<i>Hordeetea brevisubulati</i> , <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> , <i>Thero-Salicornietea</i> , <i>Bolboschoenetea maritimi</i>
0.3. Слабонарушенные	10–40	0	10–40	60–90		
1.Слабосинантропизированные	< 40	< 10	6–10	> 75	m – мезогемеробная	<i>Artemisio-Caricion duriusculae</i> , <i>Epilobietea angustifolii</i> , <i>Chamerio-Matricarion hookeri</i> , <i>Senecio congesti-Matricarietum hookeri</i>
2.Среднесинантропизированные	40–50	10–20	18–33	> 50–55	o – олигогемеробная	<i>Elytrigio-Glaucetum</i>
					b – β-эугемеробная	<i>Puccinellio-Hordeion jubati</i> , <i>Bidention tripartiti</i> , <i>Beckmannio-Hordeetum</i>
3.Сильносинантропизированные	50–60	15–20	35–50	35–45	o – олигогемеробная	<i>Puccinellio-Salicornietum</i> , <i>Suaedo corniculati-Puccinellietum hauptianae</i>
4. Синантропные сообщества						
4.1. Синантропные рудеральные	> 50	21–40	20–30	45–55	c – α-эугемеробная	<i>Potentillion anserinae</i> , <i>Matricario-Polygonion avicularis</i> , <i>Dauco-Melilotum</i> , <i>Puccinellio-Hordeetum</i>
4.2. Синантропные сегетальные	> 70	> 40	> 30	< 25	p – полигемеробная	<i>Spergulo-Oxalidion</i>
					t – метагемеробная	Сообщества с доминированием <i>Chenopodium album</i>

Использование этих типов позволяет оценить определенные показатели адвентизации растительных сообществ региона. В изученных синтаксонах синантропной растительности Якутии во всех случаях преобладают сельские типы. Причем это выражается как для всей ценофлоры, в целом, так и для синантропной ее части (синантропной ценофлоры).

В Башкирии по данным Л.М. Абрамовой (2002) преобладают спутники. Также в Башкирии, по сравнению с Якутией, выше доля видов центральных и горожан среди синантропных ценофлор, что свидетельствует о большем уровне синантропизации растительности Башкирии. В обоих регионах в начальных стадиях восстановления растительности Якутии больше доля центральных и горожан, чем в других стадиях. Число доминантов в Якутии (59), как и общее число синантропных видов, относительно невысокое (менее 10%), причем преобладают центральные типы.

Нами проведен кластерный анализ типов Хэнски в синтаксонах синантропной растительности Якутии. По типам Хэнски в синантропных ценофлорах Якутии были выделены 4 кластера сообществ.

Первая группа с преобладанием видов R (50–63%) и большой ролью S, включает сообщества вырубок и гарей, а также сырые нарушенные тундры (*Calamagrostio neglectae-Chamerietum angustifolii*, *Calamagrostio epigeioi-Chamerietum angustifolii*, *Matricario hookeri-Eriophoretum scheuchzeri*).

Вторая группа с преобладанием видов R (60–77%) и большой ролью C, U, которая включает сегетальные сообщества (*Spergulo-Oxalidion*).

Третья группа с преобладанием видов R (73–88%) и большой ролью S, которая включает, в основном типичные рудеральные (*Molinio-Arrhenatheretea*, *Dauco-Melilotion*, *Matricario matricarioidis-Polygonion avicularis*, *Puccinellio-Hordeion jubati*, *Bidenton tripartiti*), сегетальные (*Spergulo-Oxalidion*), а также отдельные сообщества нарушенных тундр (*Chamerio-Matricarion hookerii*).

Таблица 2

Показатели типов Хэнски в синтаксонах синантропной растительности Якутии
(фрагмент полной таблицы из 45 синтаксонов, 4 выделенных кластера)

Типы Хэнски (в%)	Ценофлора, в целом	Облигатные естественные	Факультативные естественные	Факультативные синантропные	Облигатные синантропные
Синтаксон	<i>Calamagrostio neglectae-Chamerietum angustifolii</i> (1 кластер)				
C	0,7	0,0	0,0	14,3	0,0
U	7,0	0,0	8,5	0,0	0,0
R	28,0	20,0	25,4	57,1	50,0
S	64,3	80,0	66,1	28,6	50,0
Синтаксон	<i>Aveno-Lappuletum squarrosae A.-L.s.typicum</i> (2 кластер)				
C	5,9	0	0,0	5,6	9,1
U	2,9	0	0,0	5,6	0,0
R	88,2	0	100,0	83,3	90,9
S	2,9	0	0,0	5,6	0,0
Синтаксон	<i>Beckmannio-Hordeetum jubati</i> (3 кластер)				
C	1,8	0,0	0,0	0,0	9,1
U	0,9	0,0	1,7	0,0	0,0
R	85,5	0,0	85,0	92,6	81,8
S	11,8	100,0	13,3	7,4	9,1
Синтаксон	<i>Amorio repenti – Artemisietum mongolicae A.r.-A.m. typicum</i> (3 кластер)				
C	0,4	0,0	0,0	2,0	0,0
U	0,8	0,0	0,0	3,9	0,0
R	70,4	50,0	67,8	92,2	59,7
S	28,4	50,0	32,2	2,0	40,3
Синтаксон	Сообщества <i>Chenopodium album</i> –[<i>Stellarietea</i>] (4 кластер)				
C	14,3	0	0,0	25,0	0,0
U	0,0	0	0,0	0,0	0,0
R	85,7	0	0,0	75,0	100,0
S	0,0	0	0,0	0,0	0,0
Синтаксон	<i>Puccinellio tenuiflorae-Salicornietum europeae P.t.-S.e. typicum typica</i> (4 кластер)				
C	11,8	0	9,1	6,7	25,0
U	0,0	0	0,0	0,0	0,0
R	79,4	0	81,8	93,3	50,0
S	8,8	0	9,1	0,0	25,0

Четвертая группа с преобладанием видов R (82–92%) и большой ролью C, которая включает, в основном, сообщества засоленных почв, нарушенные степи, часть сегетальных сообществ (*Spergulo-Oxalidion*, *Artemisio-Caricion duriusculae*, *Dauco-Melilotion*, *Thero-Salicornietea*)

Показатели типов Хэнски в синтаксонах синантропной растительности Якутии по 4 выделенным кластерам представлены в табл. 2 (фрагмент).

Литература

- Абрамова Л.М. Оценка уровня адвентизации синантропных ценофлор Зауралья Республики Башкортостан // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 83–88.
- Черосов М.М., Слепцова Н.П., Миронова С.И. и др. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск: изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 575 с.
- Sukopp H. Der einfluss des Menschen auf die Vegetation // Vegetatio. Acta Geobotanica. Vol. XVII. fasc. 1–6. Ed. J. Brown-Blanquet, R. Tuxen, V. Westhof: Hague; W. Junk N.V. Publischers. 1969. S. 360–371.

**ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП ВИДОВ
В ЗОНАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ****Чижикова Н.А., Рогова Т.В., Савельев А.А., Назарова Т.И.***Казань, Казанский Государственный Университет им. В.И. Ульянова-Ленина*

Анализ спектра ЭЦГ является удобным инструментом изучения фитоценологических смен, так как спектр включает в себе интегральную информацию о присутствии десятков и сотен видов. Этот инструмент часто используется в исследованиях дискретности сообществ, выраженности функциональных смен видового состава, что является одной из фундаментальных проблем фитоценологии. Другой, не менее важной проблемой фитоценологии является субъективный фактор в оценке количественного участия видов (обилие, покрытие, число особей) при выполнении геоботанических описаний сообществ (Greig-Smith 1952). Эта проблема становится более значимой, когда исследование опирается на описания, выполненные группой исследователей, что часто имеет место при работе с обширными многолетними геоботаническими базами данных. Редукция информации о количественном участии видов в сообществе до видовых списков может хотя бы частично решить проблему субъективной трактовки данных, однако здесь возникает риск, что эта информация окажется недостаточной для проведения исследования. Третья проблема, затронутая в данной работе, обращена к масштабу проявления природных явлений и связанному с ним размеру учетных площадей для определения фитоценологического спектра. Пространственные взаимоотношения ЭЦГ в первую очередь могут быть выявлены на ценотическом уровне, однако экологические требования некоторых ценотических групп настолько различны, что их совместное изучение требует исследования уже надценотических пространственных единиц. Вместе с тем подробное изучение фитоценозов на локальном уровне вплоть до микрогруппировок не всегда возможно из-за ограниченности временных и трудовых ресурсов, поэтому исследователям приходится ограничиваться обобщенной информацией беглого учета видов на достаточно протяженных территориях, к примеру, в пределах лесотаксационного выдела.

На примере эколого-топографического ряда Раифского участка Волжско-Камского Государственного Природного Биосферного заповедника было оценено влияние информационных показателей участия ЭЦГ в составе ценоза (количественный – обилие, качественный – присутствие) и детальности исследования фитоценоза (локальный уровень конкретного фитоценоза, лесотаксационный выдел) на выраженность ценотической смены и наблюдаемых закономерностей пространственных взаимоотношений ЭЦГ. Выбор этой территории связан с тем, что здесь на небольшой территории сочетаются все основные лесные формации: подзоны южной тайги, смешанных и широколиственных лесов. По мере снижения высот местности Раифы они закономерно сменяют друг друга в том же порядке, в каком следуют друг за другом с юга на север на протяжении лесной зоны европейской части России, имитируя ее широтную зональность. Данная смена формаций на территории Раифской части заповедника, находящейся в зоне хвойно-широколиственных лесов, во многом связана с особенностями ландшафта, с его закономерным изменением состава почв и климатических условий (Тайсин, 1972).

Для изучения закономерностей на локальном уровне фитоценозов был заложен профиль протяженностью 5 км в направлении с юга на север. Профиль проходит через различные типы растительных ассоциаций, начиная от липняков в южной части заповедника и заканчивая сосняками в северной; пересекает пойму реки Сумки. В рассмотрение были взяты и территории, подвергшиеся значительной антропогенной нагрузке. По ходу этого профиля было исследовано 15 стационарных площадок каждая размера 50×50 м, в соответствии с методикой изучения лесных фитоценозов Сукачева (1930). Площадки были заложены в характерных фитоценозах, последовательно сменяющих друг друга в эколого-топографическом ряду от широколиственных, хвойно-широколиственных к хвойным типам леса. На каждой площадке визуальным по составу доминирующих видов были выделены и закартированы микрогруппировки травянистого покрова. В каждой микрогруппировке был определен полный видовой состав и проективное покрытие видов. Всего было закартировано 327 травянистых микрогруппировок. Для изучения закономерностей на уровне лесотаксационных выделов по геоботаническим описаниям геоинформационной системы Флора (Прохоров, 2006) был установлен видовой состав 219 лесотаксационных выделов, входящих в состав прилегающих к профилю кварталов.

Были выполнены и сравнены три не прямые ординации: (а) травянистых микрогруппировок на основе информации о соотношении проективных покрытий групп видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам (б) травянистых микрогруппировок на основе информации о соотношении видового богатства групп видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам и (в) таксационных выделов на основе информации о соотношении видового богатства групп видов, относящихся к различным эколого-ценотическим группам. Ординации проведены с помощью метода соответствия (correspondence analysis, Ter Braak, 1988–1992). Эколого-ценотические группы видов даны по (Бакин и др., 2000). Для сравнения ординаций травянистых микрогруппировок, полученных с использованием информации о проективном покрытии или

присутствия/отсутствия видов, был использован прокрустов тест (procrustean test) (Peres-Neto, Jackson, 2001; Dray и др., 2003). Этот тест пытается совместить две ординации, вычисляет оценку согласия между ординациями и её значимость. Для сравнения схожести местообитаний, предпочитаемых видами анализируемых ЭЦГ групп, и анализа пространственных взаимоотношений, наблюдающихся в разных масштабах, был проведен тест ANOSIM (analysis of similarities) (Clarke, 1993).

Ординационная диаграмма микрогруппировок, основанная на соотношении числа видов, относящихся к различным ЭЦГ, показала сходную картину распределения эколого-ценотических групп в ординационном пространстве, как если бы для ординации было использовано соотношение проективных покрытий ЭЦГ. Сходство обеих ординаций подтверждено и прокрустовым тестом (коэффициент прокрустовой корреляция между ними составил 0,84, $p\text{-value} < 0,001$).

Наблюдается следующая закономерность в различии пространственного распределения видов ЭЦГ при использовании информации разной детальности: степень различия в выборе местообитаний уменьшается от травянистых микрогруппировок к лесотаксационным выделам, однако значимость различия при этом сохраняется. К примеру, наибольшая величина R-коэффициента различия теста ANOSIM составляет 0,66 и 0,42 для пространственного распределения видов боровой и неморальной ЭЦГ при использовании информации об обилии и присутствии соответственно, тогда как аналогичный коэффициент различия пространственного распределения на уровне лесотаксационных выделов составляет уже всего 0,18 ($p\text{-value} < 0,001$). Это уменьшение различия ЭЦГ связано, вероятно, с тем, что лесотаксационные выделы более протяженные по площади и «обобщают» больший спектр местообитаний и фитоценозов, чем травянистые микрогруппировки, что приводит к большему перекрытию информации о взаимной встречаемости видов различных ЭЦГ.

При замене на уровне травянистых микрогруппировок информации о пространственном распределении обилия информацией о присутствии-отсутствии видов общая картина пространственных взаимоотношений видов различных ЭЦГ сохраняется. Корреляция между R-коэффициентами, рассчитанными на основе различной информации о видах, составила 0,79 ($p\text{-value} < 0,001$).

При обобщении информации о пространственном распределении видов, относящихся к разным ЭЦГ, от уровня травянистых микрогруппировок до уровня лесотаксационных выделов общая картина пространственных взаимоотношений ЭЦГ нарушается. Корреляция между R-коэффициентами различия ЭЦГ, рассчитанными для выделов и микрогруппировок составила 0,37 и 0,48 (при использовании присутствия-отсутствия и обилия видов соответственно). Однако эта непоследовательность в пространственных взаимоотношениях в большей степени характерна двум наиболее девиантным ЭЦГ – лесо-луговой и рудеральной. Корреляция R-коэффициентов различия ЭЦГ за вычетом этих двух ЭЦГ составила уже 0,72 и 0,73 соответственно.

На основании анализа проведенных ординаций фитоценозов и результатов теста ANOSIM различия пространственного распределения видов различных ЭЦГ можно утверждать, что более обобщенная информация о видовом составе фитоценозов позволяет получить сходные результаты, что и при использовании более детальных данных. Это относится как к анализу списков присутствия видов против обилия видов, так и к использованию генерализованной информации состава лесотаксационных выделов против детального учета травянистых микрогруппировок.

Тем не менее, тогда как для анализа функциональных смен растительности, анализа гетерогенного спектра местообитаний и фитоценозов достаточно лишь видовых списков, то при анализе более однородного спектра местообитаний большее значение приобретает информация о проективном покрытии видов, как отмечают Otyrkova и Chitry (Otyrkova, Chitry, 2006).

В данном случае сложно утверждать о самоподобии пространственных взаимоотношений, характерных для разных пространственных масштабов, так как был исследован один и тот же пространственный ряд местообитаний – профиль протяженностью 2,5 км, различался лишь размер пространственных единиц, на уровне которых учитывалось взаимодействие ценотических групп. По результатам данной работы нельзя, к примеру, утверждать, что пространственные взаимоотношения ценотических групп видов внутри фитоценоза подобны взаимоотношениям ценотических групп целого лесотаксационного квартала, в котором этот фитоценоз находится. Однако данная работа позволяет сделать вывод о сохранении подобия пространственных взаимоотношений ценотических групп видов, взятых в рамках системной фитоценотической смены, несмотря на вариацию масштаба генерализации или степени детализации информации о поведении ценотических групп видов. Иными словами, существующие пространственные взаимоотношения ценотических групп видов явление устойчивое и воспроизводимое на локальном и надценотическом уровне.

Литература

- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во КГУ, 2000. 496 с.
 Прохоров В.Е. Редкие виды сосудистых растений флоры республики Татарстан: эколого-ландшафтные особенности хорологии и динамики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2006.

- Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов леса. М.; Л., 1930.
- Тайсин А.С. О влиянии рельефа на природные территориальные комплексы Раифы. Труды Волжско-Камского государственного заповедника. 1972. Выпуск 2. 184 с.
- Clarke K.R. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. Australian Journal of Ecology. 1993. № 18. P. 117–143
- Dray S., Chessel D., Thioulouse J. Procrustean co-inertia analysis for the linking of multivariate datasets. Ecoscience. 2003. V. 10. № 1. P. 110–119.
- Greig-Smith P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. Annals of Botany. 1952. № 16. P. 293–316
- Otyrkova Z., Chytrý M. Effects of plot size on the ordination of vegetation samples. Journal of Vegetation Science. 2006. V. 17. P. 465–472
- Peres-Neto P.R., Jackson D.A. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. Oecologia. 2001. V. 129. P. 169–178

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ДЛЯ ОЦЕНКИ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Широких П.С., Мартыненко В.Б.

Уфа, Институт биологии УНЦ РАН

Прямой анализ главных комплексных градиентов среды, определяющих состав растительности, в большинстве случаев представляет значительную сложность. Широко используемый в современной фитоценологии метод непрямого градиентного анализа позволяет выявить оси максимального варьирования, однако в большинстве случаев факторы столь сложно взаимодействуют, что при интерпретации осей (особенно начиная с третьей) возникают затруднения. В связи с этим, большой интерес представляет оценка экологии местообитаний сообществ с помощью экологических шкал. В настоящее время создано несколько таких шкал, наиболее популярными из которых являются экологические шкалы Э. Ландольта (Landolt, 1977), Х. Элленберга (Ellenberg, 1974) и Д.Н. Цыганова (1983).

В задачи исследования входило сравнение оценок трех факторов среды (температурный фактор, увлажнение почв и содержание азота в почве), полученных с помощью шкал Ландольта, Элленберга и Цыганова. В состав экологических рядов вошло 17 ассоциаций коренных лесов Южно-Уральского региона (ЮУР), которые были выделены на основе 776 геоботанических описаний. Положение ассоциаций в экологических рядах определено на основе закономерностей смены флористического состава, которые столь четко выражены, что сомнений не вызывают.

I ряд. Градиент температуры (высотности).

1. Асс. *Vaccinio myrtilli-Piceetum obovatae* Solometch et al. 1992 (союз *Piceion excelsae*¹, порядок *Piceetalia excelsae*, класс *Vaccinio-Piceetea*)
2. Асс. *Lathyro gmelinii-Laricetum sukaczewii* Ishbirdin et al. 1996 *nom. corr. prov.* (союз *Aconito-Piceion*, порядок *Abietetalia sibiricae*, класс *Quercio-Fagetea*)
3. Асс. *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. 1993 (союз *Aconito-Piceion*, порядок *Abietetalia sibiricae*, класс *Quercio-Fagetea*)
4. Асс. *Carici pilosae-Piceetum obovatae* *ass. nov. prov.* (союз *Aconito-Piceion*, порядок *Abietetalia sibiricae*, класс *Quercio-Fagetea*)
5. Асс. *Carici rhizinae-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. 1993 (союз *Aconito-Piceion*, порядок *Abietetalia sibiricae*, класс *Quercio-Fagetea*)
6. Асс. *Tilio-Pinion*⁴ *ass. nov. prov.* (союз *Tilio-Pinion*, порядок *Abietetalia sibiricae*, класс *Quercio-Fagetea*)

II ряд. Градиент увлажнения

1. Асс. *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 1993 (союз *Caragano-Pinion*, порядок *Chamaecytiso-Pinetalia*, класс *Brachypodio-Betuletea*)
2. Асс. *Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 1993 (союз *Veronico-Pinion*, порядок *Chamaecytiso-Pinetalia*, класс *Brachypodio-Betuletea*)
3. Асс. *Brachypodio pinnati-Quercetum roboris* Grigorjev in Solomeshch et al. 1989 (союз *Lathyro-Quercion*, порядок *Fagetalia sylvaticaе*, класс *Quercio-Fagetea*)
4. Асс. *Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 (Союз *Aconito-Tilion*, порядок *Fagetalia sylvaticaе*, класс *Quercio-Fagetea*)

¹ Авторство высших единиц не указано ввиду лимитированного объема сообщения.

5. Асс. *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2007 (союз *Aconito-Piceion*, порядок *Abietetalia sibiricae*, класс *Quercu-Fagetea*)

6. Асс. *Calamagrostio obtusatae-Alnetum incanae* ass. nov. prov. (союз *Alnion incanae*, порядок *Fagetalia sylvaticaе*, класс *Quercu-Fagetea*)

III ряд. Градиент богатства почв азотом

1. Асс. *Violo rupestris-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003 (союз *Dicrano-Pinion*, порядок *Piceetalia excelsae*, класс *Vaccinio-Piceetea*)

2. Асс. *Seseli krylovii-Laricetum sibiricae* Martynenko et al. 2003 (союз *Trollio-Pinion*, порядок *Chamaecytiso-Pinetalia*, класс *Brachypodio-Betuletea*)

3. Асс. *Filipendulo vulgari-Quercetum roboris* ass. nov. prov. (союз *Lathyro-Quercion*, порядок *Fagetalia sylvaticaе*, класс *Quercu-Fagetea*)

4. Асс. *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae* Grigorjev ex Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 (Союз *Aconito-Tilion*, порядок *Fagetalia sylvaticaе*, класс *Quercu-Fagetea*)

5. Асс. *Stachyo sylvaticaе-Tilietum cordatae* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 (Союз *Aconito-Tilion*, порядок *Fagetalia sylvaticaе*, класс *Quercu-Fagetea*)

6. Асс. *Ficario vernaе-Alnetum glutinosae* Solmeshch et al. 1994 (союз *Alnion incanae*, порядок *Fagetalia sylvaticaе*, класс *Quercu-Fagetea*)

Общая ценофлора исследованных сообществ по-разному представлена в списках видов в шкалах разных авторов. В шкале Ландольта из всей ценофлоры исследованных сообществ (667 видов) представлено 377 видов, что составляет 56,5%, в шкалах Элленберга – 362 вида (54,3%), в шкалах Цыганова – 494 вида (74,1%).

Оценки значений экологических факторов по шкалам для ассоциаций выводились как средние значения из оценок конкретных описаний с учетом проективного покрытия видов. В результате были определены оценки для всех описаний по каждому рассматриваемому фактору. Число градаций в шкалах Ландольта, Элленберга и Цыганова различаются. Для обеспечения сравнимости оценок по разным шкалам они были приведены к единому масштабу шкалы Ландольта по формуле: $A=a/b$, где A – соответствие одного балла шкал Элленберга и Цыганова градациям шкалы Ландольта; a – число градаций фактора для исследованного отрезка градиента по шкале Ландольта; b – аналогичное число градаций фактора по шкалам Элленберга и Цыганова. «Вес» градаций факторов в шкалах Элленберга и Цыганова представлен в табл. 1.

Таблица 1

Сравнение масштаба градации разных шкал

Фактор	Ландольт	Элленберг	Цыганов
Температура			
Число градаций	5	9	13
Соотношение «веса» градации	1	0,56	0,39
Увлажнение			
Число градаций	5	12	23
Соотношение «веса» градации	1	0,42	0,22
Богатство почв азотом			
Число градаций	5	9	11
Соотношение «веса» градации	1	0,56	0,45

В качестве основных критериев объективности оценки местообитаний ассоциаций было использовано: 1) соответствие изменения количественных оценок по шкалам последовательности ассоциаций в экологических рядах; 2) соответствие экологических режимов сообществ, прописанных для балльных оценок шкал.

Результаты исследований

Оценка по фактору высотности (температуры). Наиболее точные оценки, отражающие характер высотного расположения сообществ получены по шкалам Ландольта и Цыганова (табл. 2). Значения, полученные по шкале Элленберга, показывают последовательную смену сообществ в экологическом ряду, но все они смещены в зону низких температур.

Таблица 2

Сравнительная таблица оценок разных экологических шкал по фактору температуры (высотности) в пересчете на шкалу Э. Ландольта

Ассоциации	Высота н. у. м.	Авторы шкал		
		Ландольт	Элленберг	Цыганов
<i>Vaccinio-Piceetum</i>	900–1200	2,81	1,15	2,72
<i>Lathyro-Laricetum</i>	800–1000	2,88	1,28	2,86
<i>Cerastio-Piceetum</i>	600–800	2,92	1,25	2,83
<i>Carici pilosae-Piceetum</i>	400–700	3,04	1,59	2,90
<i>Carici rhizinae-Piceetum</i>	300–450	3,21	1,68	3,03
<i>Tilio-Pinion</i> ⁴	200–400	3,30	1,70	3,15
Диапазон оценок	–	0,49	0,55	0,43

Оценка по фактору увлажнения. Все три шкалы правильно отражают расположение ассоциаций в экологическом ряду. Однако, оценки, полученные по шкале Элленберга, оказались заниженными и не соответствуют экологическим режимам, прописанным для балльных оценок (табл. 3). По шкале Цыганова первая часть экологического ряда смещена в сторону увлажнения, а вторая часть – в сторону дефицита влаги. Наиболее объективно экологический ряд по этому фактору отражает шкала Ландольта, значения которых соответствуют определениям, данным по балльным оценкам с реальным режимом увлажнения почв.

Таблица 3

Сравнительная таблица оценок разных экологических шкал по фактору увлажнения в пересчете на шкалу Э. Ландольта

Ассоциации	Авторы шкал		
	Landolt	Ellenberg	Цыганов
<i>Ceraso-Pinetum</i>	1,95	1,37	2,44
<i>Pyretro-Pinetum</i>	2,22	1,57	2,60
<i>Brachypodio-Quercetum</i>	2,64	1,74	2,65
<i>Stachyo-Tilietum</i>	2,99	1,92	2,79
<i>Chrysosplenio-Piceetum</i>	3,16	1,89	2,86
<i>Calamagrostio-Alnetum</i>	3,64	2,64	3,03
Диапазон оценок	1,69	1,27	0,59

Оценка по фактору богатства почв азотом. Результаты расчетов по трем шкалам данного фактора показали довольно разнородные оценки (табл. 4). Все шкалы показывают правильное расположение ассоциаций в экологическом ряду.

Таблица 4

Сравнительная таблица оценок разных экологических шкал по фактору богатства почв азотом в пересчете на шкалу Э. Ландольта

Ассоциации	Авторы шкал		
	Landolt	Ellenberg	Цыганов
<i>Violo-Pinetum</i>	2,25	1,14	1,45
<i>Seseli-Laricetum</i>	2,55	1,62	1,88
<i>Filipendulo-Quercetum</i>	2,74	1,72	2,03
<i>Brachypodio-Tilietum</i>	2,84	2,21	2,40
<i>Stachyo-Tilietum</i>	3,20	2,79	2,62
<i>Ficario-Alnetum</i>	3,80	3,22	2,91
Диапазон оценок	1,55	2,08	1,46

В соответствии с экологическими режимами, прописанными для балльных оценок, наиболее точно их отражает шкала Ландольта, которая «уловила» все экологические предпочтения вышеописанных сообществ. Оценки, полученные по шкалам Элленберга и Цыганова, смещены в зону с недостаточным содержанием азота в почве.

Заключение

Оценки всех шкал по рассматриваемым факторам увеличиваются в соответствии с выстроенными экологическими рядами. По факторам увлажнения и богатства почв шкалы Элленберга и Цыганова дают не совсем верную оценку и не всегда соответствуют экологическим режимам, прописанным для балльных оценок. По фактору высотности наиболее точные оценки получены по шкалам Ландольта и Цыганова. В шкале Элленберга по фактору увлажнения и высотности выявлено некоторое нарушение последовательности экологических рядов. Однако коэффициенты корреляции Пирсона между оценками условий среды по трем экологическим рядам оказались достаточно высокими (табл. 5).

Таблица 5

Коэффициенты корреляции оценок для всех исследованных видов растений между экологическими шкалами по различным факторам ($p < 0,05$)

Факторы	Ландольт/Элленберг	Элленберг/Цыганов	Ландольт/Цыганов
Высотность	0,950	0,909	0,972
Увлажнение	0,941	0,949	0,989
Богатство почв	0,973	0,987	0,955

Следует также отметить, что репрезентативность шкалы Цыганова по количеству видов для лесов ЮУР выше, чем у других шкал. Их меньшая точность по сравнению со шкалами Ландольта и Элленберга, где для каждого вида приводится его оптимум на градиенте фактора, связана с тем, что в интервальных шкалах среднее значение не всегда совпадает с их экологическим оптимумом, который может быть сдвинут к какому-либо из краевых значений шкалы.

Таким образом, выполненное исследование показало возможность использования всех трех шкал для оценки условий местообитаний лесов ЮУР. По точности определения экологических режимов и способности их дифференцировать шкала Ландольта оказалась намного более эффективной по сравнению со шкалами Элленберга и Цыганова.

Исследования проводили при поддержке гранта РФФИ № 07-04-00030-а.

Литература

- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 200 с.
Ellenberg. H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica, 1974. 9. 97 s.
Landolt. E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. Eidgenoss. techn. Hochschule. Zürich, 1977. H. 64. 208 s.

МОЗАИЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МАЛОНАРУШЕННЫХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Широков А.И.

Нижний Новгород, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

Для сохранения и восстановления биологического разнообразия лесных экосистем необходимо понимание закономерностей их строения и функционирования. Растительный покров на территории европейской части России существенно преобразован в результате деятельности человека. Основная часть лесных массивов представлена коротко и длительнопроизводными сообществами. Отдельные мелкие фрагменты менее нарушенного лесного покрова можно встретить лишь в труднодоступных для лесозаготовки местах. Изучение таких фрагментов с позиций выявления их внутрисценотической структуры и динамики и стало целью нашей работы. В качестве основных критериев малой нарушенности сообществ нами были выбраны следующие:

1. Отсутствие выраженного островного эффекта (площадь не менее 20 га с лесным окружением исследуемого сообщества);
2. Выраженная разновозрастность древостоя (предельный возраст особей в древостое не менее 200 лет и присутствие особей этих видов в разных онтогенетических группах);
3. Относительное разнообразие аборигенных видов в древостое (не менее 3–4) и в травостое (максимальная представленность видов разных эколого-ценотических групп) при положении сообщества в условиях плакора;
4. Визуально заметная пространственная гетерогенность сообщества.

Огромный вклад в лесную экологию внесли представления о мозаично-циклической организации лесных фитоценозов («gap paradigm», или «mosaic-cycle concept of ecosystems») (Миркин и др., 1989; Восточноевропейские..., 2004; Forest..., 1981; Denslow, 1987; Martinez-Ramos, 1988). В ее основе лежит представление о мозаично-ярусной структуре любого климаксового сообщества. При этом сообщество представляет собой набор микрогруппировок (внутрисценотическую сукцессионную мозаику), обусловленных локальными нарушениями, связанными с выпадом состарившихся особей эдификаторов в древостое. Однако только внедрение в лесную экологию представлений об онтогенезе деревьев и исследования российских ботаников в области популяционной экологии растений (Чистякова, 1987; Ценопопуляции..., 1988; Восточноевропейские..., 2004) значительно расширили данные представления и развили их популяционные аспекты. С этих позиций, в настоящее время, достаточно широко изучаются восточно-европейские хвойно-широколиственные леса (Чистякова, 1991; Широков, 1998; Смирнова, Бобровский, 2001; Восточноевропейские..., 2004; Широков, 2005).

В рамках популяционной организации лесных сообществ и развивающейся концепции мозаично-циклической организации экосистем (Смирнова, Бобровский, 2001; Восточноевропейские..., 2004) древостой естественного лесного фитоценоза состоит из мозаики возрастных популяционных локусов деревьев разных видов. Под возрастным популяционным локусом обычно понимают пространственно визуализируемый фрагмент сценотической популяции вида, представленный особями одного возрастного

го состояния. Их формирование происходит в результате вывала состарившихся деревьев и образования окон в пологе древостоя. В образовавшемся окне активизируется рост подроста древесных видов, и молодые деревья постепенно заселяют образовавшуюся нишу (Восточноевропейские..., 2004). Каждый такой элемент характеризуется специфичностью фитосреды, состава и структуры ярусов, подчиненных древостою (следствие различной эдификаторной активности особей деревьев на разных стадиях развития) и соответствует такому понятию как парцелла. Поскольку данный подход к выделению парцелл связан с возрастным (онтогенетическим) развитием в ее пределах деревьев, мы используем такое понятие как «возрастные парцеллы», каждая из которых представляет собой совокупность популяционных локусов деревьев разных (реже одного) видов одного возрастного состояния.

Рассматривая одновременно онтогенез дерева и особенности формирования возрастных парцелл, следует отметить, что древесный вид начинает проявлять свои эдификаторные свойства, как правило, с конца имматурного – начала виргинильного онтогенетических состояний. При этом с момента смыкания крон молодых деревьев до начала их отмирания существенных отличий в подчиненных ярусах лесного сообщества обычно не наблюдается. В результате можно выделить следующие этапы развития возрастных парцелл:

1. «Парцеллы крупнотравья и разросшегося подлеска» (только что образовавшееся окно). В условиях отсутствия древостоя значительно разрастается подлесок, и начинает доминировать крупнотравье (табл. 1).

2. «Парцеллы сомкнувшегося подроста, молодого древостоя» (10–30 лет после образования окна). Подрост деревьев (начало виргинильного возрастного состояния деревьев) образует сомкнутый полог в третьем и четвертом подъярусах древостоя (высота более 4 м). Крупнотравье значительно изреживается, в основном оно представлено крупными папоротниками. Наблюдается увеличение роли бореального мелкотравья (табл. 1).

3. «Парцеллы взрослого древостоя» (от 30–40 лет после образования окна и длится до отмирания деревьев). Сомкнутый полог эдификаторов определяет структуру травостоя и подлеска, аналогичную той, которая была до образования окна. Крупнотравье отсутствует, имеются лишь единичные особи борца высокого и крупных папоротников. Преобладают представители неморального широколиственного и бореального мелкотравья (табл. 1).

Таблица 1

**Соотношение различных эколого-ценотических групп видов в травостое пихто-липо-ельников
Нижегородского Заволжья на разных этапах развития возрастных парцелл**

Эколого-ценотические группы видов	Проективное покрытие видов (%) на разных этапах развития возрастных парцелл		
	1	2	3
Крупнотравье	58	14	9
Неморальное широколиственное	14	26	21
Бореальное мелкотравье	7	15	16
Прочие виды	16	15	14
Общее проективное покрытие травостоя	95	70	60

Наличие ярко выраженной парцеллярной гетерогенности в сообществе является одним из основных признаков его малонарушенного (климаксового) характера. В многовидовых древостоях особи разных видов распределяются не равномерно. Они образуют возрастные парцеллы (наиболее хорошо это проявляется с третьего этапа развития окна – при смыкании молодого древостоя) с преобладанием особей какого-либо из видов деревьев. Видовая специфичность древостоя в возрастных парцеллах связана с различными биоэкологическими свойствами (особенности размножения, поливариантность развития, темпы развития и др.) растений и популяционными механизмами захвата и удержания территории. Семена и проростки распределяются независимо от экологической обстановки в пространстве фитоценоза, но их дальнейшее развитие возможно лишь в условиях, отвечающих биоэкологической специфичности вида. В табл. 2 приведены результаты анализа парцеллярного сложения различных хвойно-широколиственных сообществ с указанием доли участия каждой парцеллы (по площади).

Рассматривая возрастнопарцеллярное сложение разных ненарушенных сообществ следует отметить его динамичный характер. В результате спонтанного развития возрастных парцелл часто происходят локальные циклические смены (на одной и той же площади) доминирующих видов деревьев. Наиболее хорошо заметны эти процессы в хвойно-широколиственных лесах. Так, в южнотаежных пихто-липо-ельниках нами выявлены смены хвойных и лиственных пород [37, 38], которые представляют собой своего рода естественные «севообороты». Такие смены происходят лишь при наличии необходимого количества благонадежного подроста и благоприятных микроусловий для его развития.

Таблица 2

Особенности парцеллярного сложения малонарушенных хвойно-широколиственных лесов

Этапы развития парцелл	Возрастная Парцелла	Елово-пихто-букняки Тебердинского заповедника		Пихто-липо-ельники Нижегородского Заволжья		Пихто-липо-ельники, «Кологривский лес»		Липо-пихто-ельники Висимского заповедника	
		Площадь парцеллы, м ²	Доля участия в фитоценозе, %	Площадь парцеллы, м ²	Доля участия в фитоценозе, %	Площадь парцеллы, м ²	Доля участия в фитоценозе, %	Площадь парцеллы, м ²	Доля участия в фитоценозе, %
1	Образовавшегося окна	274,1	5,8	249,8	12,2	106,8	4,1	84,7	34,3
	Лиственного подроста	90,2	8,1	220,8	10,4	173,6	6,8	32,1	7,3
2	Хвойного подроста	131,2	16,2	125,9	17,2	179,8	22,1	31,2	19,7
	С генеративной елью	33,3	3,9	167,6	27,1	70,2	33,2	34,6	19,0
	С генеративной пихтой	150,9	28,5	77,6	6,5	31,0	1,8	26,6	9,1
	С генеративной липой	—	—	135,2	19,2	62,0	22,8	28,5	9,7
3	С генеративным буком	293,0	37,5	—	—	—	—	—	—
	С генеративными мелколиственными	—	—	46,2	7,4	35,3	9,2	18,8	0,9

Таким образом, одним из проявлений структурного биоразнообразия лесного фитоценоза является формирование системы возрастных парцелл, которое обусловлено популяционной жизнью эдификаторных видов. Динамика возрастных парцелл определяет гетерогенность местообитаний на эндоценоотическом уровне и способствует поддержанию уровня видового разнообразия и гомеостаза сообщества.

Литература

- Восточноевропейские леса. Книга 2 / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. 480 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покровов // Экология. 2001. 3. С. 177–181.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Чистякова А.А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биол. науки. 1991. № 8 (332). С. 30–45.
- Чистякова А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С. 39–43.
- Широков А.И. Экологические особенности, внутриценоотическая структура и динамика пихтово-ельников липовых в условиях южной тайги Низменного Заволжья: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Н. Новгород, 1998. 19 с.
- Широков А.И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // Лесоведение. 2005. № 1. С. 19–27.
- Denslow J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // Annu Rev. Ecol. and ust., 1987. Vol. 18. P. 431–451.
- Forest Succession: Concept and Application. Berlin; N.Y.: Springer, 1981. 517 p.
- Martinez-Ramos M., Alvarez-Buylla E., Sarukhan J. The demography and gap dynamics in a tropical forest // J. Ecol., 1988. Vol. 76. № 3. P. 700–716.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ КЛАССИФИКАЦИИ
НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВЫХ И ТАВОЛГОВЫХ СООБЩЕСТВ ПОЙМЫ Р. ВЯТКИ

Щукина К.В.

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

Доклад представляет предварительные результаты классификации таволговых и некоторых злаковых лугов поймы реки Вятки в пределах Кировской области. Причем, злаковые луга представлены сообществами с доминированием как верховых злаков, таких как: *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, и *Dactylis glomerata*; так и низовых, подобно *Agrostis tenuis*.

Описания всех исследуемых луговых сообществ были сделаны в период с 1994 по 2000 гг. сотрудниками Лаборатории растительности лесной зоны БИН им. В.Л. Комарова РАН В.И. Василевичем, Т.В. Бибиковой., А.В. Стром, Е.А. Беляевым и К.В. Щукиной.

Классификация луговых сообществ была проведена с использованием доминантно-флористического метода (Василевич, 1995). Для проверки равномерности распределения видов по описаниям и, таким образом, однородности всей их совокупности, мы применили доминантно-детерминантный подход с вычислением критерия Кокрена, разработанный В.И. Василевичем (1985).

Обработано 24 описания луговых сообществ с доминированием или значительным участием в травостое таволги вязолистной. В основном, таволговые луга приурочены к поймам притоков р. Вятки (Кувожь, Воя, Чепца, Шижма). Особенно много их в пойме р. Чепцы. Сообщества таволги вязолистной занимают пологие склоны невысоких грив и ровные понижения преимущественно в центральной, реже притеррасной пойме. Причем, сообщества *Filipendula ulmaria* характерны чаще всего среднему уровню поймы.

В качестве дифференциальных были выбраны 2 группы видов, заметно отличающихся по их отношению к увлажнению почвы. Первая группа включает мезогигрофиты: *Carex cespitosa*, *C. vulpina*, *Thalictrum flavum*, *Lysimachia vulgaris* и *Carex acuta*. Вторая состоит практически целиком из мезофитов: *Galium mollugo*, *Festuca pratensis*, *Heracleum sibiricum*, *Achillea millefolium*, *Hypericum maculatum*, *Cirsium setosum*, *Dactylis glomerata*. Достаточно много в обеих группах сообществ характерных видов, которые обнаруживают в данной совокупности описаний большую встречаемость. В группе влажных местообитаний это: *Calamagrostis purpurea*, *Urtica dioica*, *Equisetum pratense*, *Myosotis palustris*. К группе мезоморфных местообитаний соответственно тяготеют другие виды: *Phleum pratense*, *Glechoma hederacea*, *Anthriscus sylvestris*, *Stellaria graminea*, *Hieracium umbellatum*.

Таволговые луга с преобладанием мезогигрофитов отнесены нами к асс. *Lysimachio vulgaris–Filipenduletum ulmariae* Bal.-Tul. 1978 (Balátová-Tuláčkova, 1979, 1983, 1991; Rybníček et al., 1984; Moravec et al., 1995). При этом значительное участие в сообществах осок, особенно, *Carex vulpina*, позволило нам выделить гигрофильную группу описаний в новую субасс. *caricetosum vulpinae*. Вторую группу сообществ более мезоморфных местообитаний решено было выделить в новую асс. *Geranio pratense–Filipenduletum ulmariae*, субасс. *typicum*. Герань луговая встречается в сообществах данной ассоциации в 2 раза чаще, чем в осоково-таволговой группе и с большим проективным покрытием (встречаемость – 75%, против 33% в осоково-таволговой субассоциации; проективное покрытие – 10% и 3% соответственно). Отличает же субасс. *typicum* асс. *Geranio pratense–Filipenduletum ulmariae* от субасс. *caricetosum vulpinae* асс. *Lysimachio vulgaris–Filipenduletum ulmariae* преобладание по встречаемости из видов средней константности типичных мезофитов и гигромезофитов.

Alopecurus pratensis, зачастую относимый к гигромезофитам, является ранним быстроразвивающимся злаком, чрезвычайно устойчивым к разного рода воздействиям, благодаря чему встречается почти повсюду в пойме (Шенников, 1938). Нами собрано 54 описания сообществ лисохвоста лугового в пойме р. Вятки и ее притоков в пределах Кировской области. Описанные луга занимают, в основном, местообитания среднего уровня в центральной пойме, либо плоские вершины гряд или их склоны; реже несколько более увлажненные ровные понижения между грядами центральной поймы.

Сообщества с *Alopecurus pratensis* достаточно неоднородны и зачастую полидоминантны. Наряду с лисохвостом здесь могут сосуществовать *Carex praecox*, *Deschampsia cespitosa*, *Lathyrus pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Filipendula ulmaria*, *Veronica longifolia*, *Carex vulpina*, *Phleum pratense*. Поэтому при выделении ассоциаций возникли определенные трудности. Было решено для каждого сообщества лисохвоста лугового вычислить среднее значение коэффициента увлажнения по шкале Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956). Все значения коэффициентов распределились на отрезке 66–77, что практически совпадает с выделенным автором интервалом 64–76, соответствующим влажнолуговому типу. Таким образом, если судить по значению коэффициента увлажнения, изученные нами луга с преобладанием *Alopecurus pratensis*, являются влажными. Виды средней константности (значения встречаемости 20% – 60%) достаточно заметно группируются в близких по значению коэффициента увлажнения описаниях. Именно по распределению этих видов в выборке и можно разделить описания лисохвостных лугов на 2 группы. Наиболее наглядно граница проводится при значении коэффициента равном 71. Образуется 2 группы описаний в ранге вариантов:

- 1) *deschampsia cespitosae* или свежелуговой,
- 2) *carici vulpinae* или влажно-сыролуговой.

Наибольшие различия во встречаемости демонстрируют виды более сухих местообитаний (различия колеблются от 20% до 52%). Это такие виды как: *Achillea millefolium*, *Sedum purpureum*, *Trifolium medium*, *Leucanthemum vulgare*. Вышеперечисленные виды значительно чаще встречаются в щучково-лисохвостной группе. Именно по этим видам данная группа сообществ является однородной (что подтверждает вычисление критерия Кокрена). В лисьеосоково-лисохвостном варианте встречаемость этих видов крайне низка. Однако здесь есть своя, несколько меньшая, группа видов: *Carex vulpina*, *Ranunculus repens* и *Carex acuta*, дифференцирующая влажно-сыролуговую группу лисохвостников от свежелуговой.

Рассматриваемые нами лисохвостники поймы р. Вятки, сверяясь с приведенными в литературе аналогами, можно отнести к асс. *Poo palustris–Alopecuretum pratensis* Shel.-Sos. et al. 1987, субасс. *caricetosum praecocis* Grigorjev et al. 2002 (Григорьев и др., 2002). Как отмечено выше, мы сочли возможным охарактеризовать выделенные нами и описанные выше группы лисохвостников как новые варианты субассоциации *Poo palustris–Alopecuretum pratensis caricetosum praecocis: deschampsia cespitosae* и *carici vulpinae*.

Описаний луговых сообществ с доминированием в травостое *Festuca pratensis* – 22. Все они сделаны в пойме р. Вятки и ее притоков, в центральной, реже – прирусловой зоне, на плоских ровных гривах средней высоты. Мы объединили лугово-овсяничные сообщества с лугами с доминированием *Dactylis glomerata* (их 9) и рассматривали их совместно, по причине значительного количества общих видов и сходных условий произрастания. Была выбрана дифференциальная группа видов, диагностирующая более гигроморфные местообитания: *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus auricomus*, *Veronica longifolia* и *Lysimachia nummularia*. Совокупность описаний разделилась на две группы (что подтвердило вычисление критерия Кокрена) из 20 и 9 описаний.

Группа дифференциальных видов встречается с частотой от 56% до 90% в 9 описанных лугово-овсяничниках. Эта группировка предварительно отнесена к асс. *Festucetum pratensis* Soo 1938 (Булохов, 1990; 1991). Здесь значительно чаще отмечены такие виды-гигромезофиты, как *Geum rivale* и *Carex vulpina*. Обильны лесо-луговые виды: *Glechoma hederacea*, *Prunella vulgaris*, *Galium boreale*.

Более представительная группа описаний предварительно отнесена к асс. *Caro-carvi-Festucetum pratensis* Bulokhov 90 (Булохов, 1990; 1991). Сюда включены практически все сообщества с доминированием ежи сборной, здесь слабо представлена группа влажнолугового разнотравья. При этом в сообществах данной ассоциации присутствует своя группа характерных видов: *Carum carvi*, *Cerastium cespitosum*, *Potentilla argentea*, *Rumex confertus*, *Stellaria graminea*, указывающая на более ксероморфный характер фитоценозов группировки.

Широко распространена и разнообразно представлена в пойме реки Вятки и ее притоков группа сообществ с доминированием *Agrostis tenuis*. Всего сделано 40 описаний тонкополевищевых лугов. Как и в предыдущем случае, к ним были присоединены 11 описаний сообществ с доминированием *Phleum pratense*.

Тонкополевищники и тимофеевковые луга распространены в центральной пойме на плоских гривах, первые на несколько более высоких уровнях поймы. Эти луговые сообщества чрезвычайно пестрые, многовидовые, включающие значительное количество злаков и богатое разнотравье. При этом группа видов средней константности (20–60%) сравнительно большая и довольно однородная, представленная преимущественно типичными видами-мезофитами. Вычисление средних значений коэффициента увлажнения по шкале Л.Г. Раменского не внесло определенности.

Для деления всей совокупности описаний тонкополевищевых лугов нами была выбрана небольшая несколько спорная группа видов, тяготеющих к более гигроморфным местообитаниям: *Ranunculus acris*, *Deschampsia cespitosa*, *Viola canina*, *Veronica longifolia*. Различия между вновь образованными группами тонкополевищников не столь значительны, как в случае с другими злаковыми сообществами, поэтому им, вероятно, правомерно присвоить ранг субассоциаций одной ассоциации *Deschampsio-Agrostietum tenuis* Bulokhov 90 (Булохов, 1990; 1991).

В сообществах более гигроморфной субассоциации *caricetosum pallescentis* выше встречаемость таких видов, как: *Galium boreale*, *Inula salicina*, *Ranunculus fallax*, *Lysimachia nummularia*, *Glechoma hederacea* и *Carex pallescens*. Данная субассоциация корреспондирует с аналогичной субасс. ассоциации *Anthoxantho-Agrostietum* Sillinger 1933, выделенной В.И. Василевичем и Т.В. Бибиковой для Северо-Запада (Василевич, 2007). Фитоценозы типично мезоморфной субассоциации *cerastitosum cespitosum* более распространены в пойме р. Вятки (37 описаний) и существенно отличаются меньшей встречаемостью и проективным покрытием всех вышеперечисленных видов, а также присутствием *Cerastium cespitosum* и большей встречаемостью *Plantago lanceolata*, *Stellaria graminea*, *Pimpinella saxifraga*.

В заключение следует отметить значительное сходство флористического состава выделенных ассоциаций. Основная группа высококонстантных видов здесь общая, зачастую совпадают и виды средней константности. Несколько особняком стоят, естественно, таволговые группировки в силу иных, чем у злаковых сообществ условий местообитания. Кроме того, выделение таксономических единиц (в разных случаях ассоциаций, субассоциаций и вариантов) лучше всего проходит по отношению видов-детерминантов к условиям почвенного увлажнения. Нередко дифференциальные виды в разных синтаксонах, близких по увлажнению, оказываются одинаковыми. Например, *Carex vulpina* в субасс. *caricetosum vulpinae* асс. *Lysimachio-Filipenduletum* Bal.-Tul. 1978 и в вар. *carici vulpinae* асс. *Poo palustris-Alopecuretum pratensis caricetosum praecocis*. В большинстве случаев региональные особенности исследованных нами пойменных сообществ не помешали найти им соответствующие аналоги в западно-европейской или русскоязычной литературе.

Литература

- Булохов А.Д. Синтаксономия травяной растительности южного Нечерноземья. 3. Порядок *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928. М., 1990. Деп. В ВИНТИ. № 4431-В 90. 56 с.
- Булохов А.Д. Основные черты травяной растительности южного Нечерноземья (опыт эколого-флористической классификации) // Биол. науки. 1991. № 8. С. 119–129.
- Василевич В.И. О методах классификации растительности // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1596–1604.

- Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению флористических ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28–39.
- Василевич В.И., Библикова Т.В. Полевищевые, гребенниковые и трясунковые луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 6. С. 840–858.
- Григорьев И.Н., Соломещ А.И., Алимбекова Л.М., Онищенко Л.И. Влажные луга республики Башкортостан. Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа, 2002. 156 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Шенников А.П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 429–647.
- Balátová-Tuláčkova E. Synökologische Verhältniss der *Filipendula ulmaria* – Gessellchaften NW-Böhmens // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1979. Vol. 14. N. 3. S. 225–258.
- Balátová-Tuláčkova E. Synökologische Verhältniss der *Filipendula ulmaria* – Gessellchaften NW-Böhmens // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1983. Vol. 18. N. 2. S. 113–136.
- Balátová-Tuláčkova E. Feuchtwiesen des Brdy-Berglandes and seiner Randgebiete (Mittelboumen) // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1991. V. 25, N. 4. S. 337–448.
- Moravec J., Balátová-Tuláčkova E. Rostlinná společenstva České Republiky a jejich ohrožení. Sever. Přír. 1995. 206 s.
- Rybniček K., Balátová-Tuláčkova E., Neuhäusl R. Přehled rostlinných společenstev rašeliništ a mokřadních luk Československa // Studie ČSAV, 8, 1984.

ТЕМНОХВОЙНЫЕ КОРЕННЫЕ ЛЕСА РОССИИ НА АНАЛИТИЧЕСКИХ КАРТАХ

Юрковская Т.К.

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

В Лаборатории географии и картографии растительности составляется серия аналитических карт растительности России. Это первая серия аналитических карт, выполняемая на территорию всей страны в ее новых границах. «Карта растительности СССР для вузов» м. 1:4000000 (1990) служит основным источником их создания. Некоторые дополнения вносятся из других картографических произведений. Все карты создаются на единой географической основе м. 1:10000000. К настоящему времени закончено составление карт растительности сосновых лесов, тундр, болот, мелколиственных и темнохвойных коренных лесов.

Аналитические карты, созданные на основе универсальных геоботанических карт, позволяют провести детальный поэлементный анализ географии, экологии, структуры отдельных категорий растительного покрова. Таким образом составление аналитических карт является способом углубленного анализа универсальных карт (Грибова, Исаченко, 1972).

Эти карты хорошо выявляют основные географические закономерности широтной и секторной (региональной) дифференциации. Высвечиваются связи с экологическими параметрами, прежде всего эдафическими. Все карты представляют восстановленную растительность и потому такие параметры, как динамические связи, трансформации и т. п. на них проследить нельзя. Но при наличии сопоставимых материалов такие явления и процессы могут быть легко обнаружены. Для темнохвойных лесов составлены 3 карты: еловых, пихтовых и кедровых коренных лесов России.

Темнохвойные леса являются зональными в бореальной области и таким образом определяют облик ее растительного покрова и его структуру. Даже само понятие тайги большинство исследователей ассоциирует с понятием бореальные темнохвойные леса. В прошлом на территории России они занимали громадные пространства, доминируя на Русской равнине и участвуя в сложении растительного покрова Западно-Сибирской равнины, юго-восточной Сибири и Дальнего Востока.

Значительные площади принадлежат им и в горах. Именно темнохвойные леса в первую очередь формируют горно-таежный пояс в горах Фенноскандии, Урала, Сибири и Дальнего Востока. Особые типы темнохвойных лесов свойственны также горным сооружениям в неморальной области – Кавказ и ДВ. Неморальные темнохвойные леса, елово-кедрово-пихтовые, есть и на равнинах на Дальнем Востоке.

В настоящее время в природе остались только фрагменты темнохвойных лесов и их ареал можно понять лишь с помощью карт восстановленной растительности. Достаточно сопоставить, например, ареал еловых лесов, образованных *Picea abies* и *P. obovata*, на аналитической карте с картой современного лесного покрова России (Барталев и др., 2004). Это сравнение со всей очевидностью свидетельствует о замене еловых лесов на большей части их ареала мелколиственными березовыми и осиновыми.

Не менее интересным является сопоставление карты коренных еловых лесов с картой сохранившихся участков малонарушенных лесов европейского севера России (Ярошенко и др., 2001). Это сравнение показывает, что малонарушенные, т. е. условно коренные еловые леса, сохранились на самом севере тайги, в полосах крайне северной тайги и предтундровых редколесий. На самом деле положение еще более катастрофично в

отношении сохранности еловых лесов. Так, во-первых, установленные в 2001 г. участки малонарушенных лесов продолжают вырубаться и лишь немногие из них оказались на территориях ОПТ. Во-вторых, большинство из установленных участков малонарушенных лесов на 50 и более процентов заняты болотами и по существу представляют собой фрагменты лесов среди болот. Наконец, в-третьих, на мелкомасштабных картах не изображаются вырубки, а они занимают гигантские площади.

Однако, моя цель – не подчеркнуть катастрофическое положение с состоянием еловых лесов в России, а показать – для чего в создавшихся условиях важно иметь аналитические карты коренных лесов, т. е. знать их естественный ареал. На мой взгляд, это важно прежде всего для лесного хозяйства. Те площади, которые в прошлом занимали темнохвойные, в данном случае еловые леса, должны рассматриваться и как наиболее благоприятные для восстановления этих лесов, т. е. для создания культур и посадок ели. Кроме того, на территориях, прежде занятых еловыми лесами, должны быть организованы мониторинговые площадки или стационары для наблюдения динамики восстановления елового леса и его компонентов. Такие площадки следует закладывать во всех подзонах и секторах в ареале бывших еловых лесов. Это должно стать неотложной задачей лесоведения и лесного хозяйства. Не только создание ОПТ, но и воссоздание лесов подобных утраченным должно быть под пристальным вниманием тех, кто занимается охраной природы. Надо также помнить и о том, что наиболее жизнеспособными и устойчивыми будут семена тех популяций ели, которые выросли в местных условиях и приспособлены к ним. А о том, где эти местные условия, к сожалению, вскоре можно будет узнать только на основании карт восстановленной коренной растительности. По-видимому, и географию лесов придется изучать только по таким картам.

Какие же фитогеографические и геоботанические закономерности можно установить на основе составленной карты?

Во-первых, закономерности широтной и секторной дифференциации еловых лесов. На карте четко выявляются широтные полосы от еловых и березово-еловых предтундровых редколесий на севере до подтаежных еловых лесов. Достаточно четко обозначены и смены в направлении запад-восток: ельники с *Picea abies*, с *P. × fennica*, с *P. obovata*. Такая смена доминантов происходит не по прямой. Так, в составе древостоя еловых и березово-еловых предтундровых редколесий и еловых лесов, расположенных в крайнесеверной тайге, господствует *P. obovata*, что, очевидно, связано с ее большей зимо- и морозоустойчивостью (Булыгин, Ярмишко, 2000). По-моему, уже этот факт свидетельствует о том, что *Picea abies* и *P. obovata* нельзя рассматривать как фитоценотически замещающие. Может быть, это справедливо для центральной части ареала еловых лесов, где перекрываются ареалы двух видов. Но на севере средней и юге северной тайги Карелии, где господствующей породой в ельниках является *Picea abies*, *P. obovata* и даже *P. × fennica* встречаются преимущественно в заболоченных типах леса, там, где экологические позиции у *Picea abies* слабы.

Секторная (долготная) дифференциация подчеркивается и появлением на востоке европейской части России бидоминантных еловых лесов, с участием пихты, местами кедра, а за Уралом чистые ельники практически выклиниваются на северо-западе Западной Сибири. Далее в пределах Западной Сибири распространены бидоминантные насаждения – пихтово-еловые и кедрово-еловые. В континентальных регионах Сибири, как всем известно, господство переходит к светлохвойным лиственничным лесам. Помимо континентальности восточная граница еловых лесов связана с распространением вечной мерзлоты. Лиственничные редколесья образуют уже в Западной Сибири северную границу леса, еловые редколесья формируют границу только на севере Русской равнины, уступая свои позиции березовым предтундровым редколесьям на западе России (Кольско-Карельский регион). Карта подчеркивает эти уже известные факты и позволяет увидеть их пространственную выраженность. Еловые леса Дальнего Востока полностью изолированы от западных ельников. Дальневосточные еловые леса с *Picea ajanensis*, как правило, олигодоминантные: пихтово-еловые и пихтово-кедрово-еловые (*Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis*) встречаются как на равнинах в южной тайге и подтайге, так и в горах.

Пихтовые леса в России сосредоточены преимущественно в центре страны – в южной тайге Западной Сибири и западе Центральной Сибири, а также в горах Южной Сибири. Доминирующим видом в этих лесах является *Abies sibirica*. Если ареал ели и еловых лесов на территории России практически почти идентичны, то пихта появляется на Русской равнине задолго до того как начинает играть заметную роль в древостое лесных сообществ. Самые западные ее местонахождения отмечены в верховьях Ваги, левого притока Северной Двины (запад Архангельской области). А еловые леса с участием пихты или олигодоминантные пихтово-еловые появляются на самом юго-востоке Архангельской области, здесь отмечают и небольшие пихтарники в речных поймах. На западе республики Коми в средней тайге пихта уже заметный компонент растительного покрова. Например, в бассейне реки Вымь елово-пихтовые леса становятся заметным элементом окультуренного ландшафта. Узкие полосы подобных лесов, расположенных по крутым берегам мелких рек и ручьев, впадающих в Вымь, придают выразительный облик нарушенным человеком безлесным территориям.

На аналитической карте показаны только самые крупные массивы пихтовых лесов. Такие массивы пихтовых, елово-пихтовых и кедрово-пихтовых лесов на равнине сосредоточены в южной тайге Западной Сибири и в Средней Сибири, где они расположены на равнине южнее нижнего течения Ангары. Дендрологи подчеркивают, что пихты преимущественно горные породы и на карте это хорошо видно. В европейской России только один такой крупный массив елово-пихтовых лесов, местами с участием кедра, расположен на западном склоне Урала. Кстати он очень хорошо вписывается в массив малонарушенных лесов, изображенных на уже упомянутой карте (Ярошенко и др., 2001). Леса с доминированием *Abies sibirica* или ее участием в олигодоминантных лесных сообществах особенно характерны для гор Южной Сибири (Алтае-Саянская горная область). Самый северный горно-таежный лесной массив пихтарников на карте показан на Енисейском кряже, а самый восточный массив олигодоминантных горно-таежных лесов находится на Хамар-Дабане.

Изолированные местонахождения пихтовых лесов расположены на Кавказе и Дальнем Востоке. Кавказские пихтовые леса, как правило, олигодоминантные елово-пихтовые, сформированы кавказской пихтой с участием восточной ели (*Abies nordmanniana*, *Picea orientalis*). На Дальнем Востоке елово-пихтовые леса с участием корейского кедра (*Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis*) встречаются на равнинах и в горах. На равнинах они представлены южнотаежными и подтаежными типами лесов, в горах формируют растительный покров горно-таежного пояса.

Кедровые леса России обычно связывают с доминированием сибирского кедра (*Pinus sibirica*). По данным справочников площадь кедровых лесов в России свыше 23 млн. га. Фитоценотический оптимум этих лесов очень близок к пихтовым лесам, сформированным пихтой сибирской, часто они, как уже указывалось, образуют олигодоминантные насаждения. Но сибирский кедр экологически гораздо более пластичный вид, он переносит повышенное увлажнение, растет и на вечномёрзлых грунтах. Так, он часто встречается на верховых и бугристых болотах Западной Сибири и таким образом в сравнении с пихтой идет значительно дальше на север. И долготный диапазон кедра и кедровых лесов иной. Западная граница его ареала проходит значительно восточнее пихты. Крайние западные пределы распространения кедра связывают с Притиманьем (Республика Коми). В Предуралье он уже образует насаждения, но сначала встречается только в заболоченных типах леса. В отличие от пихты он приурочен на западе своего ареала не только к средней, но и к северной тайге. Максимальное сосредоточие кедровых лесов находится в Западной Сибири и горах Южной Сибири. В отличие от пихты, крупные массивы редкостойных олигодоминантных лесов с участием ели и лиственницы сибирский кедр образует в северной тайге на западе и востоке Западной Сибири. В средней тайге встречаются то елово-кедровые, то кедрово-еловые леса. И только в южной тайге он обычно уступает доминирующую роль пихте в кедрово-елово-пихтовых лесах.

В горах Южной Сибири по активности он не уступает пихте, большие контура кедровых и пихтово-кедровых лесов на карте показаны на Алтае, в Саянах и других южно-сибирских горах. Но опять он идет севернее и восточнее, формируя горно-таежные леса на предбайкальских хребтах и Становом нагорье. Самые северные горно-таежные леса с господством кедра сибирского на карте изображены по восточной окраине Заангарского плато. А самые юго-восточные – на юго-западной оконечности Яблонового хребта и южнее до границы с Монголией.

Но кроме кедра сибирского есть еще кедр корейский (*Pinus koraiensis*), который растет на Дальнем Востоке. Он обычно не бывает доминантом и особенно хорошо себя чувствует в хвойно-широколиственных лесах.

Созданные карты не дают представления о всем типологическом разнообразии темнохвойных лесов. Этим задачам служат типологические обзоры и региональные сводки, а также средне- и крупномасштабные карты. Цель обзорных мелкомасштабных карт, в том числе аналитических, дать на единой основе, с едиными принципами составления, возможность увидеть и проанализировать в пространстве всей России основные фитогеографические закономерности. Для региональных исследователей это еще и возможность оценить свое место в общем фитогеографическом пространстве. И для всех геоботаников – одна из попыток сблизить разные подходы и толкования ботанико-географических закономерностей растительного покрова страны.

Литература

- Барталев С.А., Еришов Д.В., Исаев А.С., Потапов П.В., Турубанова С.А., Ярошенко А.Ю. Карта лесов Российской Федерации. М. 1: 14 000 000. М., 2004. 1 л.
- Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. СПб.: Наука. 2000. 528 с.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137–330.
- Карта растительности СССР для вузов. М. 1:4000000. М.: ГУГК. 1990. 4 л.
- Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М.: Гринпис России. 2001. 75 с.

СОВРЕМЕННЫЕ СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСАХ МОНГОЛИИ

Ярмишко В.Т.,¹ Слемнев Н.Н.,¹ Доржсүрэн Ч.²

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

²Улаанбаатор, Институт ботаники академии наук Монголии

Леса Монголии характеризуются уникальными особенностями как по местоположению на южной границе главных лесообразующих пород, так и по широчайшему спектру экологических режимов в горах с резко континентальным криоаридным климатом. Подобные условия определяют многообразие типов леса и других экосистем в вертикально-поясных комплексах, представляющих собой вековые и современные сукцессионные серии сообществ на лесных местообитаниях.

Проблема сукцессий в лесах Монголии, вызванных природными и антропогенными факторами или их совместным воздействием, до сих пор детально не разрабатывалась и не обсуждалась. Ранее при классификации типов леса отмечалось, что во всех высотно-поясных комплексах на вырубках и гарях формируются либо вторичные древостои из коренных хвойных пород, либо древесные насаждения восстанавливаются по классическому варианту европейских и юго-западно-сибирских сукцессий, т.е. со сменой пород. Нередки также случаи смен лесных фитоценозов на степные сообщества. В лесостепном и подтаежном комплексах лесов Восточного Хангая, Западного Хэнтэя, Орхон-Селенгинского низкогорья довольно часто встречаются и длительно-производные березняки (Леса..., 1978). Однако при обследовании значительной территории данного региона в 2001–2002 гг. П.Д. Гуниным с сотрудниками (Слемнев и др., 2005 и др.) обнаружена широкомасштабная экспансия разных видов кустарников в лесные местообитания. На вырубках и гарях разной давности, под низкополотными лиственничными и сосновыми древостоями и редколесьями из этих пород, а также вне границы леса хорошо развиты заросли из ксерофитных, мезоксерофитных и ксеромезофитных кустарников *Prunus (Amygdalus) pedunculata*, *Spiraea aquilegifolia*, *Armeniaca sibirica*, *Betula fusca*, *Potentilla parvifolia* (*Dasiphora fruticosa*). При анализе строения серии смежных и автономных, чистых и смешанных кустарниковых сообществ выявлены временные, пространственные и эволюционные аспекты их формирования и функционирования. В частности, в пределах и на границе бореальных лесов в хвойных редицах и на безлесных участках в составе сложных кустарниковых зарослей присутствуют *Cotoneaster melanocarpa* и *Ribes pulchellum*. Затем они, как менее засухоустойчивые и не выносящие высокой инсоляции открытых пространств, по мере прогрессивного иссушения почвогрунтов и остепнения травяно-кустарничкового яруса довольно скоро элиминируются. В кустарниковых сообществах удаленных от леса оба кустарника отсутствуют. Единичное же участие этих видов подлеска в таких сообществах свидетельствует об относительной молодости сукцессий. Это предположение подтверждается также тем, что в экотопах кустарниковых сообществ, в том числе и вне границы леса, сохранились следы лесного почвообразования (Ямнова и др., 2005).

В капитальной сводке по типам лесов Монголии (Леса..., 1978) не описаны смены бореальных древостоев лесостепи на кустарниковые сообщества. Больше того, в монографии А.А. Юнатова (1950) нет упоминания о широком распространении подобного типа формаций в лесостепном низкогорном поясе. Мы считаем, что кустарниковые сукцессии – процессы исторические и воочию активно развиваются в последние десятилетия. Причиной тому является глобальная аридизация северного полушария в XX веке (Mann et al., 1999). Она сопровождается не только повышением температуры, но и циклично-ступенчатым снижением количества осадков в Центральной Азии с начала прошлого века (Jacoby et al., 1999). При такой ситуации исключительно мала вероятность сочетания благоприятных условий для массового семенного возобновления не только хвойных, но и мелколиственных древесных пород. Достаточно отметить, что на обследованной территории на коренных лесных местообитаниях не обнаружено ни одного массива с подростом или с молодняком (в пределах I-II класса возраста) хвойных или мелколиственных пород. Вместе с тем, такие условия на первых и последующих этапах сукцессий исключительно благоприятны для развития мезоксерофитных и ксерофитных кустарников. Следовательно, эти кустарники вместе с ксерофитными травянистыми эколого-ценотическими элементами в современный период в общепринятом смысле «наступают» на леса и отодвигают их южную границу на север. Заключительным вариантом кустарниковой фазы сукцессий в этом регионе являются разреженные сухостепные сообщества с *Prunus pedunculata*. Поскольку особи данного вида не способны к вегетативному размножению, то по достижении ими сенильного состояния они распадаются и отмирают, уступая местообитания степям. Немалую роль в этом процессе играют домашние животные, поедая и вытаптывая кустарники, но главным образом, уничтожая возможное в определенных благоприятных ситуациях семенное возобновление и подрост. Замещение лесных фитоценозов на кустарниковые и степные сообщества относится к глубоко дигрессивным сменам с огромной потерей лесорастительного и особенно продукционного потенциала. Период релаксации исходных ландшафтов может исчисляться не одной сотней лет.

В других регионах Монголии современную направленность сукцессий в высотно-поясных лесных комплексах изучали в 2006–2007 гг. на постоянных пробных площадях, заложенных в 1970–2000-е гг. на выруб-

ках и гарях разной давности специалистами лесного отряда совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (лесные стационары «Хялганат» в Северо-Восточном Хангае и «Тосонцэнгэл» в Центральном Хангае).

В подтаежно-лугово-степном поясе Северо-Восточного Хангая в варианте старой вырубki лиственничного древостоя, неоднократно пройденной пожаром, на пологой надпойменной террасе сформировано богато-разнотравно-осоковое сообщество (60 видов). В нем выявлено высокое доленое участие *Carex amgunensis*, *Poa pratensis*, *Festuca ovina*, *Chamerion angustifolium*, *Galium boreale*, *Aegopodium alpestre*, *Fragaria orientalis*, *Geranium vlassovianum*, *Artemisia integrifolia*, *Iris ruthenica* и др. Подрост лиственницы отсутствует. Подрост березы плосколистной семенного и вегетативного происхождения единичен (230 экз./га). Слабо развит также кустарниковый ярус. Возобновлению древесных пород на вырубке препятствуют пожары и густой задернованный травяной покров (с мощной подстилкой до 8–10 см), который моментально восстанавливается после пожаров и бурно развивается, особенно во влажные годы. Подобный вариант отторжения площадей лиственничных лесов широкого распространения здесь не имеет. Он приурочен к долинам малых рек. В перспективе в таких местообитаниях становление древостоев вероятно пойдет со сменой коренной породы. В этом поясе распространены чистые и с незначительной примесью сосны и лиственницы коротко-производные порослевые березняки в возрасте 70–80 лет. В настоящее время по возрастному состоянию и под влиянием частых низовых пожаров они переходят в статус длительно-производных. Об этом свидетельствует естественный отпад отдельных особей березы и формирование пневой поросли практически у всех жизнеспособных деревьев. Подрост хвойных пород в них отсутствует или единичен (Ярмишко и др., 2007).

В этом же регионе в таежном поясе вырубki разной давности заняты молодыми (до 10 лет) послепожарного происхождения порослевыми березняками с разнотравно-осоково-вейниковым живым напочвенным покровом. Густота подроста березы зависит от абсолютной высоты местообитания, положения сообщества на горном склоне, его крутизны и ориентации. В варианте сплошной вырубki на высоте 1500 м над ур.м. в верхней пологой части горного склона (10°) северной экспозиции развивается сообщество с численностью особей березы до 50 тыс. экз./га. На вырубке, расположенной на пологой (7°) террасе нижней части склона северо-восточной экспозиции на высоте 1300 м, численность порослевых особей составляет только 7,5 тыс. экз./га. Вместе с тем, в густом березняке встречается единичный подрост лиственницы (200 экз./га), а в разреженном березняке подрост отсутствует. В последнем более инсолируемом местообитании, развивается густой травяно-кустарниковый ярус с проективным покрытием (ПП) 75% из луговолесных и луговых видов – *Calamagrostis obtusata*, *Carex amgunensis*, *Fragaria orientalis*, *Rubus saxatilis*, *Vicia baicalensis*, *Chamerion angustifolium*, *Lathyrus humilis*, *Maianthemum bifolium*, *Geranium vlassovianum*, *Thalictrum minus*. Возобновлению лиственницы и березы в подобных условиях мешают не только дерновина и рыхлая подстилка, но и постоянно острый дефицит влаги в верхних слоях почвы. Из производных сукцессионных серий сообществ в таежном поясе встречаются смешанные насаждения из порослевой березы с лиственницей и кедром.

В псевдотаежных лиственничных лесах Центрального Хангая (северный макросклон хр. Тарбагатай) на сплошных вырубках в нижних частях пологих склонов северной экспозиции, контактирующих с горными степями, развиваются разнотравно-злаково-осоковые с полукустарником *Artemisia santolinifolia* (с ПП до 16%) сообщества. В травяном покрове насчитывается до 35 видов растений. Доминируют *Carex amgunensis*, *Festuca ovina*, *F. altaica*, *Poa sibirica*, *Galium boreale*, *Geranium pseudosibiricum*, *Potentilla nivea* и др. На относительно свежих вырубках (10 лет) обильно развивается разнотравье. Из состава сообществ выпадают кустарники подлеска (*Lonicera altaica*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis*), но еще сохраняются остатки мохового покрова (*Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*) с ПП 5–7% против 45–50% в смежных сухомшистых лиственничниках. На площадях старых вырубок (30 лет и более) разрастаются злаки и осоки (ПП до 25–30%), поселяются луговые, луговостепные, степные (*Bromopsis inermis*, *Carex pediformis*, *Poa attenuata*, *Galium verum*, *Vicia cracca*, *Dianthus superbus*, *Silene repens*, *Allium senescens*) и даже пастбищно-дигрессивные виды (*Potentilla bifurca*). Задернение, иссушение почвогрунтов вместе со снижением уровня мерзлоты и постоянная пастбищная нагрузка исключают возможность появления всходов и подроста лиственницы. Очевидно, что площади остепненных вырубок подлежат изъятию из состава лесного фонда.

Однако в псевдотаежном лесном поясе Центрального Хангая имеется также немало серий сообществ с прогрессивной направленностью сукцессий. Внутри массивов лиственничных лесов в изоляции от долинных степей и выпаса на вырубках разных категорий и на гарях идет успешное семенное возобновление, активное развитие подроста и формирование густых лиственничников. При этом следует особо подчеркнуть, что начальные этапы становления лиственничных молодняков проходят *через кустарниковую сукцессионную стадию*. Жимолость алтайская *Lonicera altaica* является доминирующим видом подлеска во всех коренных древостоях в псевдотаежном поясе. После освобождения лесных экотопов от древостоев или их части, вегетативно подвижная светолубивая жимолость разрастается по площади и формирует сообщества из отдельных парциальных особей и плотных кустов с многочисленными осевыми побегами с ПП до 50–60%. Под сенью кустов

создаются благоприятные экологические условия для умеренного и массового возобновления лиственницы. По мере увеличения возраста лиственничников и смыкания полога крон кустарниковые сообщества из жимолости распадаются, уменьшается численность и плотность кустов. Под 10-летним подростом лиственницы на вырубке ПП жимолости составляет 54%, а в древостоях в возрасте 20 и 35 лет ПП кустарника снижается до 47 и 39%. В загущенных жердняковых насаждениях подлесок из жимолости находится в угнетенном состоянии. Старые кусты партикулированы, сквозистые со многими отмершими ветками, а молодые кусты и парциальные особи мелкие, слабо развитые и малочисленные. В таких сообществах ПП подлеска не превышает 10%. Невысокая величина ПП жимолости (до 20%) отмечена также под подростом лиственницы во взрослых древостоях, осветленных выборочными или условно-сплошными рубками.

В рамках обсуждаемой проблемы особый интерес представляют чисто природные сукцессии в растительном покрове Монголии, а именно – возобновление лиственницы в экотопах, примыкающих к лесным опушкам луговостепных и степных сообществ. Впервые варианты таких молодняков в начале 1970-х годов описала И.А. Банникова (2003; Горная лесостепь..., 1983). Опоясывающие узкой полосой по дуге материнские древостои лиственничные молодняки в нижних частях склонов она образно назвала «ожерельями» и ленточной каймой на опушках в горах. В историческом аспекте автор рассматривает процесс облесения горных травяных сообществ как пульсирующую фазу в развитии горной лесостепи в голоцене, когда при сохранении определенного баланса в той или иной климатической ситуации степной и лесной элементы меняют свои пространственные позиции (Горная лесостепь..., 1983).

Заселение луговых степей лиственницей зарегистрировано в Северо-Восточном Хангае, в меньшей степени в Центральном Хангае (Леса..., 1978). И.А. Коротков отметил широкое распространение таких молодняков и в Восточном Хэнтэе. При их таксации в 1981–83 гг. возраст исходной генерации лиственницы был 40–45 лет. Следовательно, в настоящее время этим древостоям около 65–70 лет, и возобновились они в 30-х годах прошлого века. Редкое по количеству стволов возобновление второго и третьего поколений моложе первого на 15 и 25 лет (Леса..., 1988).

Казалось бы, что с этим аспектом проблемы сукцессий более или менее ясно, если бы не одно важное обстоятельство, которое требует дополнительных исследований и анализа. В настоящее время в Центральном Хангае происходит массовое усыхание окаймляющих и ленточных древесных насаждений. Ранее при проведении маршрутных исследований в этом регионе в 2002 и 2004 гг. мы отмечали усыхание только отдельных деревьев на лесных опушках и на некотором удалении от них. Наиболее интенсивное усыхание наблюдается на опушках гребней хребтов и грив в пределах средних частей крутых поросших лесом склонов (прогаины или вековые язвы обезлесивания) и на вершинных опушках гор. Экспозиция местообитаний усыхающих древостоев в основном северо-восточная, восточная, реже западная и северо-западная.

Обследованный нами густой окаймляющий лиственничный древостой на границе с луговостепной долиной (48°30' с.ш., 98°13' в.д.; 1900 м над ур.м.; ССВ: 8°), состоит из двух возрастных генераций – 51–56 и 70 лет. В древостое со средней высотой 7,9 м насчитывается 43,8 тыс. экз./га особей, из которых 48,4% – сухие деревья на корню. В этом варианте усыхание огромного количества деревьев может быть следствием естественного самоизреживания в процессе острой конкуренции за влагу.

Усыхающий древостой (48°32' с.ш., 98°29' в.д.; 2030 м над ур.м.; СВ: 20°) расположен в 3–5 м за гребнем гряды, полуцирковый юго-восточный склон которой занят степными сообществами. Возраст древостоя 70 лет, средняя высота 9 м. Количество стволов на корню 5,7 тыс. экз./га, из них живых особей – 9%.

Поскольку возраст первого поколения всех окаймляющих, ленточных и усыхающих древостоев одинаков, следует предполагать, что сходными (примерно 70 лет назад) были и условия их возобновления. Анализ климатической ситуации в 30-х годах XX века по метеоданным, динамике уровня паводков в крупных реках и дендрохронологическим данным показывает, что эти годы были аномально влажными не только в лесных регионах (Pederson et al., 2001; Davi et al., 2006; Ярмишко и др., 2007), но и в пустынной зоне Монголии (Гунин и др., 2003). В режиме благоприятного увлажнения в течение нескольких лет произошло массовое возобновление лиственницы в степных экотопах и саксаула зайсанского в крайне аридной пустыне Заалтайской Гоби. Причиной усыхания опушечных древостоев настоящее время, по нашему мнению, не могут быть ни пожары, ни насекомые-вредители. Эти стихийные бедствия охватывают локально крупные лесные массивы, а не узкие полосы леса, труднодоступные и разбросанные на огромной территории. Причем, после пожара основная масса деревьев вываливается, а не остается на корню. Главной причиной одновременного массового процесса усыхания опушенных лиственничников является ухудшение климатической ситуации – глобальное потепление и хроническая аридизация экосистем Монголии (D'Arrigo et al., 2000). Неопровержимое свидетельство тому – истощение лесного фонда страны: за последние 25 лет лесопокрытая площадь сократилась на 1,2 млн. га. В настоящее время она составляет 12,9 млн. га, из них 2 млн. га приходится на саксауловые леса (Энхсайхан и др., 2001; Нарангэрэл, 2004; цит. по: Доржсүрэн, 2006).

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-0490105- Монг_а).

Литература

- Банникова И.А. Лесостепь внутренней Азии: Структура и функция. М., 2003. 287 с.
- Горная лесостепь Восточного Хангая. М., 1983. 190 с.
- Гунин П.Д., Слемнев Н.Н., Цоож Ш. Семенное возобновление растений-доминантов в экосистемах пустынной зоны Монголии: динамика популяций подроста // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 3. С. 1–17.
- Гунин П.Д., Слемнев Н.Н., Микляева И.М., Бажга С.Н. Антропогенные сукцессии в экотонной зоне между лесами и степями Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Тез. докл. Барнаул, 2002. С. 50–52.
- Доржсүрэн Ч. Структура и антропогенная динамика растительных сообществ лиственных лесов Монголии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2006. 40 с.
- Леса Монгольской Народной Республики (география и типология). М., 1978. 128 с.
- Леса Монгольской Народной Республики: Лиственные леса Восточного Хэнтэя. М., 1988. 176 с.
- Слемнев Н.Н., Камелин Р.В., Гунин П.Д., Бажга С.Н. Кустарниковые сообщества и их роль в сукцессионных процессах в лесостепной зоне Монголии // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 481–508.
- Юнатов А.А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики // Тр. Монг. Комиссии. М.; Л., 1950. Вып. 39. С. 1–223.
- Ямнова И.А., Гунин П.Д., Бажга С.Н., Концов С.В. Трансформация лесных почв в связи с их остепнением и опустыниванием // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: Природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы. Тр. Междунар. конфер. Улаанбаатар, 2005. С. 422–425.
- Ярмишко В.Т., Доржсүрэн Ч., Зоёо Д., Потокин А.Ф., Слемнев Н.Н., Цогт З., Ярмишко М.А., Хонгор Ц. Лесовосстановительные сукцессии в подтаежных лиственных лесах хр. Хантай в Монголии // Ботаникийн хурээлэнгийн эрдэм шинжилгээний бүтээл (Тр. Ин-та ботаники АН Монголии). Улаанбаатар, 2007. Т. 17. С. 97–109.
- Davi N.K., Jacoby G.C., Curtis A.E., Baatarbileg N. Extension of drought records for Central Asia using tree rings: West-Central Mongolia. // Journ. of Climate. 2006. V. 19. P. 288–299.
- D'Arrigo R., Jacoby G., Pederson N., Frank D., Buckley B., Baatarbileg N., Mijiddorj R., Dugarjav Ch. Mongolian tree-rings, temperature sensitivity and reconstructions of Northern Hemisphere temperature // The Holocene. 2000. V. 10. N 6. P. 669–672.
- Jacoby G.C., D'Arrigo R.D., Pederson N., Buckley B.M., Dugarjav Ch. Mijiddorj R. Temperature and precipitation in Mongolia based on dendroclimatic investigation // IAWA Journ. 1999. V. 20. N 3. P. 339–350.
- Mann M.E., Bradley R.S., Hughes M.K. Northern hemisphere temperatures during the past Millennium: inferences, uncertainties and limitations // Geophysical Research Letters. 1999. V. 26. N 6. P. 759–762.
- Pederson N., Jacoby G.C., D'Arrigo R.D., Cook E.R., Buckley B.M., Mijiddorj R. Hydrometeorological reconstructions for Northeastern Mongolia derived from tree rings: 1651–1995 // Journ. of Climate. 2001. V. 14. P. 872–881.

СОДЕРЖАНИЕ

СЕКЦИЯ ГЕОБОТАНИКА

<i>Абрамова Л.М.</i> НАТУРАЛИЗАЦИЯ АМБРОЗИИ МНОГОЛЕТНЕЙ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН	5
<i>Аверина Е.А.</i> ЗОНАЛЬНЫЕ И ЭКСТРАЗОНАЛЬНЫЕ ЛУГОВЫЕ СТЕПИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ СЕЙМ (КУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)	7
<i>Антипин В.К., Бойчук М.А.</i> РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ И ДИНАМИКА СФАГНОВЫХ БОЛОТ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «УГРА» (КАЛУЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)	10
<i>Афанасьева Е.А.</i> СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БАШМАЧКА ТОЧЕЧНОГО В ОЛЕКМИНСКОМ ГОСЗАПОВЕДНИКЕ	12
<i>Бажга С.Н., Гунин П.Д., Казанцева Т.И., Данжалова Е.В., Дробышев Ю.И., Прищеп А.В.</i> ОСОБЕННОСТИ ТРАНСФОРМАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСНОВНЫХ ТИПОВ СТЕПЕЙ ПРИ ПАСТБИЩНОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ (МОНГОЛИЯ)	15
<i>Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф.</i> РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ <i>ALOPECURUS PRATENSIS</i> L. И <i>RHLEUM PRATENSE</i> L. В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ	18
<i>Бобкова К.С., Галенко Э.П., Манов А.В., Тужилкина В.В., Сенькина С.Н.</i> ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА	20
<i>Бобровская Н.И.</i> ВИДОВАЯ НАСЫЩЕННОСТЬ СООБЩЕСТВ ЛУГОВЫХ И НАСТОЯЩИХ СТЕПЕЙ И ИХ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ	23
<i>Борисова О.В., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А.</i> ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ	26
<i>Брижатая А.А.</i> ОБ ОЦЕНКЕ УСТОЙЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАССЕЙНА РЕКИ КОМАРОВКА (ЮГ ПРИМОРСКОГО КРАЯ)	28
<i>Бухарова Е.В., Намзалов Б.Б.</i> СООБЩЕСТВА <i>ARMENIACA SIBIRICA</i> (L.) LAM. В ЛАНДШАФТАХ ГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ	31
<i>Бычкова И.А., Попова Т.А.</i> ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕРИАЛОВ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ДЛЯ КОМПЛЕКСНОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРИРОДНЫХ РАЙОНОВ (НА ПРИМЕРЕ НИЖНЕ-СВИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА)	34
<i>Василевич В.И.</i> ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГОВ	37
<i>Васильева О.Д., Пестряков Б.Н.</i> СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВЗДУТОПЛОДНИКА СИБИРСКОГО В ЯКУТИИ ПРИ ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ	40
<i>Веснина Н.Н., Гижицкая С.А.</i> К ВОПРОСУ О ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ РОЛИ ГРУППИРОВОК <i>QUERCUS ROBUR</i> И <i>TILIA CORDATA</i> В СОСТАВЕ ПРИОБСКИХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ ..	43
<i>Волков И.В.</i> АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛАНДШАФТОВ УМЕРЕННЫХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ ЗОН ЕВРАЗИИ В СИСТЕМЕ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ	46
<i>Волкова Е.М.</i> ОСОБЕННОСТИ БОЛОТООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ	49
<i>Волкова Е.М., Абер Джеймс</i> О РАЗНООБРАЗИИ ВОДНО-БОЛОТНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ ЦЕНТРА СОЕДИНЕННЫХ ШТАТОВ АМЕРИКИ	51
<i>Волкова Е.А., Храмов В.Н.</i> ИССЛЕДОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭТАЛОННЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И САНКТ-ПЕТЕРБУРГА НА ОСНОВЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КАРТОГРАФИРОВАНИЯ	54
<i>Галанин А.В., Беликович А.В., Галанина И.А.</i> ДАУРИЯ И ЕЕ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ	56
<i>Гончарова Н.Н.</i> РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЭТАЛОННЫХ БОЛОТ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ ПЕЧОРЫ ...	60
<i>Горнов А. В.</i> ВЛИЯНИЕ ЗООГЕННОЙ И ФИТОГЕННОЙ МОЗАИЧНОСТИ НА ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВЛАЖНЫХ ЛУГОВ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ	62
<i>Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Иванова Л.А.</i> ФИТОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ: СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ	65
<i>Горшков В.В., Баккал И.Ю.</i> ДИНАМИКА ХАРАКТЕРИСТИК НИЖНИХ ЯРУСОВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ В ПРОЦЕССЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ	68
<i>Грабовик С.И.</i> ПОСТМЕЛИОРАТИВНАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СОСНЯКОВ СФАГНОВЫХ	70

<i>Гребенников И.Д.</i> ВЫЯВЛЕНИЕ КОМПЛЕКСА РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КИСЛИЦЫ <i>OXALIS ACETOSELLA</i> , ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА ПОЧВЕ И НА ВАЛЕЖЕ	73
<i>Громцев А.Н.</i> ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И ПОСЛЕ АНТРОПОГЕННЫХ НАРУШЕНИЙ	75
<i>Дегтева С.В.</i> СООБЩЕСТВА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА	77
<i>Демина О.Н.</i> СТЕПИ БАССЕЙНА ДОНА В ПРЕДЕЛАХ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ	80
<i>Добровольский А.А., Нешатаев В.Ю.</i> ВЛИЯНИЕ ПОЛНОТЫ ДРЕВОСТОЯ НА ОТПАД ДЕРЕВЬЕВ В ФИТОЦЕНОЗАХ ШИРОКОЛИСТВЕННОЙ ГРУППЫ ФОРМАЦИЙ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ИХ АРЕАЛА	83
<i>Дымина Г.Д., Ершова Э.А.</i> ОНТОГЕНЕЗ ФИТОЦЕНОЗОВ	86
<i>Елина Г.А.</i> СТРУКТУРНО-ДИНАМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАРЕЛИИ НА МНОГОВЕКОВОМ УРОВНЕ (С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГИС-ТЕХНОЛОГИЙ)	88
<i>Ермакова О.Д.</i> ВЛИЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА БУРОЗЁМОВ БАЙКАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА	91
<i>Ерохина О.В.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ БИОРАЗНООБРАЗИЯ СОСНОВЫХ И ЛИСТВЕННО-СОСНОВЫХ ЛЕСОВ РАЗНОТРАВНО-ВЕЙНИКОВЫХ ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА	94
<i>Ефимова А.П., Шурдук И.Ф.</i> АНТРОПОГЕННЫЕ НАРУШЕНИЯ СУКЦЕССИОННОГО РЯДА ЛЕСНОЙ И КУСТАРНИКОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДОЛИНЫ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ	97
<i>Жукова В.М., Зоркина Т.М.</i> ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГАЛОФИТНЫХ ЛУГОВ ХАКАСИИ	99
<i>Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю.</i> «ЦЕНОФОНД ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ» КАК ОТРАЖЕНИЕ ЕЕ ТИПОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА ЗОНАЛЬНОМ И ЛАНДШАФТНОМ УРОВНЯХ	101
<i>Захарова В.И., Исакова В.Г.</i> К ИЗУЧЕННОСТИ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ЯНСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ)	104
<i>Зибзеев Е. Г.</i> ВЫСОТНАЯ ПОЯСНОСТЬ ВЫСОКОГОРНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНА КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ	107
<i>Знаменский С.Р.</i> ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ ОСТРОВА КИЖИ (КАРЕЛИЯ) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МОНИТОРИНГА ЗА ДЕСЯТЬ ЛЕТ	110
<i>Зоркина Т.М.</i> ДИГРЕССИОННЫЕ РЯДЫ И ГРУППЫ РАСТЕНИЙ КОРМОВЫХ УГОДИЙ ЮГА МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ	112
<i>Ивакина Е.В.</i> О СУКЦЕССИЯХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ОТВАЛАХ УГОЛЬНОГО РАЗРЕЗА НА ЮГЕ ПРИМОРЬЯ (РОССИЙСКИЙ ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)	115
<i>Ивченко Т.Г.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА БОЛОТНЫХ СООБЩЕСТВ НЕКОТОРЫХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЮЖНОГО УРАЛА	117
<i>Ипатов В.С., Журавлева Е.Н.</i> РОЛЬ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ОРГАНИЗАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНЯКАХ	120
<i>Исмаилова Д.М.</i> ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЧЕРНЕВЫХ ЛЕСОВ НИЗКОГОРИЙ ЗАПАДНОГО САЯНА	122
<i>Казанцева Т.И., Бобровская Н.И.</i> СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ (КАМЕННАЯ СТЕПЬ)	125
<i>Калмыкова О.Г.</i> ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ФОРМАЦИИ <i>HELISTOTRICHETA DESERTORUM</i> В «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ»	128
<i>Касьянова Л.Н., Азовский М.Г.</i> ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПСАММОФИТНЫХ СООБЩЕСТВ О. ОЛЬХОН (БАЙКАЛ)	131
<i>Качкин К.В.</i> БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА УРБАНОЦЕНОФЛОРЫ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ НОВОСИБИРСКА	134
<i>Киприянова Л.М.</i> ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЕР БАРАБИНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ И КУЛУНДИНСКОЙ РАВНИНЫ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ): СИНТАКСОНОМИЯ И ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ	137
<i>Киричок Е.И., Истомина И.И., Копцева Н.С.</i> ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ ЕЛИ В СОСНЯКАХ-ЗЕЛЕНОМОШНИКАХ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ	140
<i>Козьминская Т.Л.</i> РАЗНООБРАЗИЕ БЕРЕЗНЯКОВ КУРШСКОЙ И ВИСЛИНСКОЙ КОС БАЛТИЙСКОГО МОРЯ ...	142

<i>Коптева Т.А.</i> ТРАНСФОРМАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА МЕЗОТРОФНЫХ БОЛОТАХ ПРИАМУРЬЯ	145
<i>Кораблев А.П., Неиштаев В.Ю., Неиштаева В.Ю., Кузьмина Е.Ю.</i> РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ БАССЕЙНА РЕКИ УТХОЛОК (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)	147
<i>Королева Н.Е.</i> НЕКОТОРЫЕ ТРУДНОСТИ КЛАССИФИКАЦИИ ТУНДРОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕКТОРА СУБАРКТИКИ	150
<i>Коротченко И.А., Мала Ю.И.</i> СТЕПНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ	152
<i>Косых Н.П.</i> СФАГНОВЫЕ МХИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: ФИТОМАССА И ПРОДУКЦИЯ	155
<i>Котов С.Ф., Калинушкина Е.А.</i> ВЛИЯНИЕ КОНКУРЕНЦИИ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ НА ЦВЕТЕНИЕ <i>HALIMIONE PEDUNCULATA</i> (L.) AELL. (<i>CHENOPODIACEAE</i> VENT.) В ЦЕНТРАЛЬНОМ ПРИСИВАШЬЕ	157
<i>Крестов П.В., Омелько А.М.</i> БИОКЛИМАТЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЫСШИХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОЙ АЗИИ	159
<i>Криворотов С.Б., Русских И.В.</i> УЧАСТИЕ НЕКОТОРЫХ СЕВЕРОКАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДОВ <i>LAMIUM</i> L. И <i>STACHYS</i> L. В СЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РЕГИОНА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА	162
<i>Крылов А.Г.</i> ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СООБЩЕСТВ И ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗ ЛЕСОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ	163
<i>Крышень А.М.</i> ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ДИНАМИЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ	166
<i>Крюкова М.В.</i> ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ НЕМОРАЛЬНО-БОРЕАЛЬНОГО ЭКОТОНА ВОСТОЧНОЙ АЗИИ	169
<i>Кузавев В.Б.</i> НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ	172
<i>Кузнецов Л.А.</i> СУДЬБА ОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ <i>HOLCUS LANATUS</i> L.	174
<i>Кузнецов О.Л.</i> РЕДКИЕ ВИДЫ И РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА БОЛОТ КАРЕЛИИ И ИХ ОХРАНА	177
<i>Кукуричкин Г.М.</i> О ГЕОБОТАНИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ ПОЙМ РАВНИННЫХ РЕК (НА ПРИМЕРЕ Р. САБУН)	179
<i>Куприянов А.Н.</i> ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЛЕНТОЧНЫХ БОРОВ АЛТАЙСКОГО КРАЯ ПОСЛЕ ПОЖАРОВ	182
<i>Кутенков С.А., Стойкина Н.В., Кучеров И.Б.</i> РЕКОНСТРУКЦИЯ СОСТАВА ПАЛЕОЦЕНОЗОВ БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ СОСНОГОРСКОГО РАЙОНА РЕСПУБЛИКИ КОМИ ПО ДАННЫМ СТРАТИГРАФИИ ТОРФЯНОЙ ЗАЛЕЖИ	184
<i>Кучеров И.Б.</i> ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВОГО СОСТАВА АКОНИТОВЫХ ЕЛЬНИКОВ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ	187
<i>Лаврова Н.Б.</i> РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ КАРЕЛИИ	190
<i>Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М., Батова Ю.В., Титов А.Ф.</i> ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ	193
<i>Линдхольм Т., Хейккиля Р.</i> ГЕОБОТАНИКА В ФИНЛЯНДИИ ПОСЛЕ А.К. КАЯНДЕРА	194
<i>Лысенко Т.М.</i> ГАЛОФИТНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ В ПОВОЛЖЬЕ	197
<i>Лыткина Л.П.</i> РОЛЬ МЕЖАЛАСНЫХ ЛЕСОВ В СОХРАНЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ АЛАСНО-ТАЕЖНЫХ ЛАНДШАФТОВ ЯКУТИИ	198
<i>Любарский Е.Л.</i> АГРОФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ КАЗАНСКОЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ	200
<i>Мавленкова Е.В., Пузаченко М.Ю., Черненко Т.В., Тихонова Е.В.</i> КАРТОГРАФИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОСНОВЕ НАЗЕМНЫХ И ДИСТАНЦИОННЫХ ДАННЫХ	203
<i>Маевский В.В., Шилова И.В., Горин В.И.</i> ОБНОВЛЁННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ НОВЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ Л.Г. РАМЕНСКОГО (1956). ДОПОЛНЕНИЕ 6	205
<i>Макунина Н.И., Мальцева Т.В.</i> СУХОДОЛЬНЫЕ ОСТЕПНЕННЫЕ ЛУГА ПРЕДГОРИЙ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ	208
<i>Малеев К.И.</i> ДИНАМИКА ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЕРМСКОГО КРАЯ	210
<i>Мальшева Г.С., Малаховский П.Д.</i> ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ	213
<i>Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Бутовец Г.Н.</i> НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ И ПИХТОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ПРИМОРЬЯ	215

Маслов А.А. СУКЦЕССИОННЫЕ ТРЕНДЫ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЦЕНТРА РУССКОЙ РАВНИНЫ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА	218
Минаева Т.Ю. О НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА МИКРОФОРМ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ...	220
Мишин Д.М. СРАВНЕНИЕ ВЛИЯНИЯ СОДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ТРАВ НА ПОДЧИНЕННЫЕ КОМПОНЕНТЫ ПРИРУЧЬЕВОГО ЛЕСНОГО ФИТОЦЕНОЗА	223
Морозова Л.М., Эктова С.Н. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НИЗКИХ ПОБЕРЕЖИЙ БАЙДАРАЦКОЙ ГУБЫ	225
Москалюк Т.А. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ЛИСТВЕННИЧНИКОВ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ	228
Нешатая В.Ю., Добрыш А.А., Нешатаев М.В., Пестеров А.О. ПОСЛЕПОЖАРНАЯ ДИНАМИКА ЛЕСОВ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА	231
Нешатая В.Ю. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВУЛКАНИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ НА ПРИМЕРЕ КАМЧАТКИ	234
Николаев А.Н. ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ЛИСТВЕННИЦЫ В ЯКУТИИ	236
Новикова Л.А. ИТОГИ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КАРТИРОВАНИЯ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ	239
Осипов С.В. ТИПЫ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА	242
Панкратова И.В. ПОПУЛЯЦИИ <i>CALLIGONUM</i> НА О. БАРСАКЕЛЬМЕС (СЕВЕРНОЕ ПРИАРАЛЬЕ)	244
Папченко В.Г. ГИДРОБОТАНИКА РОССИИ	246
Паришутина Л.П. СТЕПЬ ИЛИ ЛЕСОСТЕПЬ?	249
Пашикевич Н.А. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ <i>PINUS CEMBRA</i> L. В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ	252
Першина Н.А. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ <i>BUPLEURUM SCORZONERIFOLIUM</i> WILLD. В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ	254
Петропавловский Б.С. КАРТОГРАФИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ИСХОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ	256
Пименов А.В., Седельникова Т.С. ФОРМОВое РАЗНООБРАЗИЕ <i>PINUS SYLVESTRIS</i> L. НА БОЛОТАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	259
Платонова Е.А., Лантратова А.С. ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗЕЛЕННОЙ ЗОНЫ ПЕТРОЗАВОДСКА	261
Полежаев А.Н. КРУПНОМАСШТАБНАЯ КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	263
Полуянов А.В. БЕЛОУСОВЫЕ ПУСТОШИ СЕВЕРО-ЗАПАДА КУРСКОЙ ОБЛАСТИ	265
Полякова М.А., Ермаков Н.Б. КЛАССИФИКАЦИЯ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ БОРОВЫХ ЛЕНТ МИНУСИНСКОЙ МЕЖГОРНОЙ КОТЛОВИНЫ (ЮЖНАЯ СИБИРЬ)	268
Попова Т.А., Бычкова И.А. ИЗУЧЕНИЕ С ПОМОЩЬЮ МАТЕРИАЛОВ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА, СПРОВОЦИРОВАННОЙ ТЕХНОГЕННЫМИ, АНТРОПОГЕННЫМИ И ЗООГЕННЫМИ ФАКТОРАМИ	271
Пугачев А.А., Тихменев Е.А., Гаджиев А.Р. ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ В ТИПИЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВЕРХОВЬЕВ р. КОЛЫМА	272
Рысин Л.П. РОЛЬ ИСТОРИЧЕСКОГО ФАКТОРА В СОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКЕ ЛЕСОВ	275
Рябцев И.С., Магид И.М. ПОДПОЛОГОВОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В РАЗЛИЧНЫХ ФОРМАЦИЯХ ЭКСПЛУАТАЦИОННЫХ ЛЕСОВ БОРИСОВСКОГО РАЙОНА БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ	278
Салмина Л.Г. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАЛЬЦИФИЛЬНЫХ БОЛОТ ЛАТВИИ	281
Сафронова И.Н. К 100-ЛЕТИЮ ТЕРМИНА «ПОЛУПУСТЫНЯ»	282
Семенищников Ю.А. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ КОМПЛЕКСНОГО АНАЛИЗА ЦЕНОФЛОРЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СИНТАКСОНОМИИ ТРАВЯНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	284
Смагин В.А. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ	286
Смирнов О.В. НЕКОТОРЫЕ ФАКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЕВРАЗИЙСКОЙ ТАЙГИ	289
Ставрова Н.И. ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ	292
Стороженко В.Г. ДРЕВЕСНЫЙ ОТПАД В СТРУКТУРАХ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА	295

Стрельникова Т.О. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ ВЕРХ-ОБСКИХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ	297
Сумина О.И. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТЕХНОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ КРАЙНЕГО СЕВЕРА РОССИИ	299
Тихменев П.Е., Тихменев Е.А. ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОЙ РЕПРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ И СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ НА НАРУШЕННЫХ ЗЕМЛЯХ БАСЕЙНА р. КОЛЫМА	302
Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ДРЕВОСТОЯ НА СТРУКТУРУ ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА	304
Тихонова Е.В., Носова Л.М. АНАЛИЗ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СТАРОВОЗРАСТНЫХ КУЛЬТУР СОСНЫ	307
Ткачук Т.Е., Панова А.С. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОБЕРЕЖИЙ ТОРЕЙСКИХ ОЗЕР В СВЯЗИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ЦИКЛАМИ	310
Тюрин В.Н. ПИРОГЕННЫЙ ФАКТОР В ПОЙМЕ ОБИ И ЕГО ВОЗМОЖНОЕ ВЛИЯНИЕ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ (ОЦЕНКА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КОСМИЧЕСКИХ СНИМКОВ LANDSAT)	313
Уланова Н.Г., Логофет Д.О. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЯ СПЛОШНЫХ ВЫРУБОК В ЕЛЬНИКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ	314
Фадеева Е.Ф., Груздева Н.А. АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КУЛЬТУРНЫХ И СОРНЫХ РАСТЕНИЙ В АГРОФИТОЦЕНОЗАХ	317
Федченко Е.А., Хозяинова Н.В. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ <i>PLATANATHERA BIFOLIA</i> (L.) RICH. НА ЮГЕ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ	320
Филимонова Л.В. ДИНАМИКА ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И РАЗВИТИЕ БОЛОТ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»	322
Фицайло Т.В. КУСТАРНИКОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КЛАССА <i>RHAMNO-PRUNETEA RIVAS GODAY ET BORJA CARBONELL EX TX.</i> 1961 УКРАИНЫ	325
Хозяинова Н.В. ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМЫ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ТОБОЛ (ТЮМЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)	328
Холод С.С. ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ	330
Цепкова Н.Л. ФИТОЦЕНОЗЫ ПЕРЕУВЛАЖНЕННЫХ ПОЧВ В УЩЕЛЬЕ ХАЗНИДОН (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)	333
Чепинога В.В. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ ЮЖНОГО ПРЕДБАЙКАЛЬЯ (ИРКУТСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)	334
Черненко Т.В. ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА	336
Чернова Н.А. РОЛЬ МОХОВИДНЫХ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ГОРНЫХ БОЛОТ ХРЕБТА ЕРГАКИ (ЗАПАДНЫЙ САЯН)	339
Черосов М.М., Пестряков Б.Н., Черосов Б.М. ГЕМЕРОБИЯ И АНАЛИЗ АДВЕНТИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЯКУТИИ (ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ)	341
Чижикова Н.А., Рогова Т.В., Савельев А.А., Назарова Т.И. ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП ВИДОВ В ЗОНАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ	344
Широких П.С., Мартыненко В.Б. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ДЛЯ ОЦЕНКИ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА	346
Широков А.И. МОЗАИЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МАЛОНАРУШЕННЫХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ	349
Щукина К.В. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ КЛАССИФИКАЦИИ НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВЫХ И ТАВОЛГОВЫХ СООБЩЕСТВ ПОЙМЫ р. ВЯТКИ	351
Юрковская Т.К. ТЕМНОХВОЙНЫЕ КОРЕННЫЕ ЛЕСА РОССИИ НА АНАЛИТИЧЕСКИХ КАРТАХ	354
Ярмишко В.Т., Слемнев Н.Н., Доржсурэн Ч. СОВРЕМЕННЫЕ СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЛЕСАХ МОНГОЛИИ	357

Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Материалы всероссийской конференции

ЧАСТЬ 5

ГЕОБОТАНИКА

Материалы публикуются в авторской редакции

Ответственные за выпуск:

Крышень А.М.

Гнатюк Е.П.

Тимофеева В.В.

Фото И. Георгиевского

Рисунок на обложке Т. Анненкова

Сдано в печать 12.08.08 г. Формат 60х84¹/₈. Гарнитура Times New Roman.

Печать офсетная. Уч.-изд. л. 43,4. Усл. печ. л. 42,5. Тираж 400 экз.

Изд. № 107. Заказ № 740.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50