ОТЕЧЕСТВЕННАЯ ГЕОБОТАНИКА:

ОСНОВНЫЕ ВЕХИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

2 том

Санкт-Петербург

2011г.

Учреждение Российской академии наук
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Русское Ботаническое Общество

Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы

Материалы Всероссийской научной конференции
с международным участием

(Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.)

Том 2

Структура и динамика растительных сообществ
Экология растительных сообществ

Санкт-Петербург
2011

УДК 581.52:005.745

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ ГЕОБОТАНИКА: ОСНОВНЫЕ ВЕХИ И ПЕРСПЕКТИВЫ:
Материалы Всероссийской конференции (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.).

ISBN 978-5-93938-044-7

Том 2: Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. Санкт-Петербург, 2011. 518 с.

ISBN 978-5-93938-046-1 (т. 2)

Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы», организованной Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова РАН и Русским ботаническим обществом, представлены в двух книгах. Второй том включает доклады, касающиеся вопросов организации растительных сообществ, влияния различных факторов природной среды на их разнообразие, видовой состав, структуру и продуктивность. Представлены результаты исследования динамики растительных сообществ после катастрофических нарушений и в результате долговременных природных изменений, а также под влиянием различных антропогенных воздействий и промышленного загрязнения среды.

Материалы сборника представляют интерес для геоботаников, экологов, географов, ботаников, специалистов в области охраны природы, лесного хозяйства.

Редакционная коллегия: В.Т. Ярмишко (ответственный редактор), И.Ю. Сумерина, В.Н. Храмцов, Е.А. Волкова, Е.А. Мазная, Н.А. Секретарева.

Конференция проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Комитета по науке и высшей школе Санкт-Петербурга

ISBN 978-5-93938-046-1 (т. 2)
ISBN 978-5-93938-044-7

© Коллектив авторов, 2011
© Учреждение Российской академии наук
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Русское Ботаническое общество

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ В ТЕХНОГЕННЫХ ЭКОТОПАХ

И. В. Агурова, С. И. Прохорова

Донецкий ботанический сад НАН Украины
83059, Украина, Донецк, пр. Ильича, 110. E-mail: sett50@ukr.net, donetsk-sad@mail.ru

Ключевые слова: *техногенные экотопы, популяция, структура, изменчивость.*

Ускоренные темпы современного техногенеза влияют на природные ландшафты. Так в связи с увеличением уровней и объемов разных типов промышленности в мире возникает проблема поиска способов уменьшения негативного влияния техногенных систем на окружающую среду. Особенно значима эта проблема в Донбассе, одном из высокоиндустриальных регионов юго-востока Украины, где сосредоточено около 40 % нарушенных земель Украины. Так, в одном г. Донецке более 1 тыс. га городских земель заняты породными и шлаковыми отвалами, шлаконакопителями, отвалами угольных шахт, которые являются постоянным источником загрязнения окружающей среды (Земля.., 2007).

Для оптимизации техногенных экосистем эффективнее и удобнее использовать биологические методы, к которым относим фиторекультивацию как метод создания устойчивого растительного покрова в условиях техногенных экотопов, поскольку техногенное загрязнение откладывает отпечаток на состав, структуру и динамику фитоценозов (Глухов та ін., 2008).

Улучшение состояния окружающей среды путем создания устойчивого растительного покрова в техногенных экотопах в отделе фитоэкологии Донецкого ботанического сада проводится в нескольких направлениях: изучение параметров эдафотопа, его фитотоксичности и возможности заселения растениями, а также изучение растений и стратегий их поведения на разных уровнях организации: фитоценотическом, популяционном, организменном, видовом. Популяционные исследования растений были начаты еще в 1980-х гг. (Хархота 1981, 1989, 1993а, б) и продолжены в наших исследованиях с 2001 г. (Сетт, 2002, 2004; Сетт, Хархота, 2005).

В процессе формирования флор техногенных экотопов можно выделить 3 этапа: попадание и прорастание диаспор; экотопический отбор видов; разрастание клонов и формирование популяций устойчивых видов (Хархота, 1993а).

В качестве фитомелиорантов (т. е. растений, перспективных для фиторекультивации) могут быть использованы виды с высоким адаптационным потенциалом, экологической пластичностью и фитомелиоративным эффектом. Так, выделяются 3 таких группы растений, рекомендуемые в качестве фитомелиорантов: 1) растения, обладающие способностью к симбиотической фиксации молекулярного азота; 2) растения, проявляющие солевой эффект; 3) злаки с мощной корневой системой. В настоящее время в современной экологии популяционное направление является распространенным и очень перспективным. Ученые всего мира все больше обращают внимание на изучение структуры популяций разных видов растений. Это позволяет определять степень приспособленности видов к условиям среды и делать прогнозы относительно их дальнейшего развития. Мониторинг популяций растений в техногенных экотопах даёт возможность ботанического прогнозирования, познания внутривидовой изменчивости и установления механизмов адаптации различных видов растений в условиях техногенеза.

При изучении формирования популяций растений в техногенных экотопах нами изучаются следующие показатели, говорящие о степени адаптации того или иного вида растений: плотность популяций как количество особей на единицу площади (выбор этого параметра обусловлен особой реакцией среды экстремальных условий); возрастной состав, поскольку именно наличие возрастных групп в составе популяций позволяет более полноценно использовать ресурсы среды; виталитетный состав (дифференциация особей по виталитетному составу является одной из форм внутренней разнокачественности популяционных систем); размещение особей определенного уровня и типа заполнения популяционного поля (свидетельствует об адаптации видов в техногенных экотопах); морфологическая изменчивость видов (специфичность и экстремальность экологических условий техногенных экотопов создают предпосылки к изменениям роста и развития растений, которые выражаются на морфологическом уровне).

При изучении структуры популяций растений на отвалах угольных шахт в течение 2001–2010 гг. мы исследовали популяционную структуру 10 видов многолетних травянистых растений: *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Achillea pannonica* L., *Silene supina* Bieb., *Festuca valesiaca* Gaud., *F. rupicola* Heuff., *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Stipa ucrainica* P. Smirn., *Gypsophila scorzonerifolia* Ser., *G. paulii* Klokov, *G. perfoliata* L., которые относятся к разным жизненным формам. Также изучена морфологическая изменчивость 10 видов растений: *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Iva xanthiifolia* Nutt., *Senecio jacobaea* L., *Plantago major* L., *Phalacroloma annuum* (L.) Dumort., *Galium humifusum* Bieb., *Echium vulgare* L., *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., вместе с этим было оценено состояние эдафотопов техногенных экотопов. На основе исследования морфологической изменчивости данных видов в техногенных экотопах определен ряд показательных индикаторных параметров, что позволяет оценивать состояние среды. В результате изучения популяционной структуры травянистых многолетних видов растений определен ряд перспективных растений, параметры которых на популяционном уровне отражают адаптацию к экстремальным условиям техногенных экотопов (*Festuca valesiaca, Gypsophila scorzonerifolia*, *G. paulii*, *G. perfoliata*, *Silene supina*). Среди них особое внимание было уделено изучению перспективного фитомелиоранта *Gypsophila scorzonerifolia*, был поставлен 30-летний опыт по наблюдению за популяциями и распространением этого вида на отвале угольной шахты (Способ…, 2009), кроме того в текущем году были проведены эксперименты по наблюдению за популяциями этого вида в других техногенных экотопах, что ещё раз подтвердило эффективность применяемого популяционного подхода. Также на основе изученных популяционных признаков *Silene supina* разработан способ диагностирования определения степени пригодности эдафотопа для произрастания растений (Способ…, 2010).

Работа, проводимая нами в 3 направлениях: исследование параметров эдафотопа техногенных экотопов; исследование стратегии поведения видов; особенности популяционной структуры видов-фитомелиорантов, а также популяционный подход, применяемый в наших исследованиях, является перспективным направлением, позволяющим подбирать виды-фитомелиоранты для фиторекультивации, проводить анализ уже поселяющихся видов растений, а также делать прогнозы относительно дальнейшего их существования в техногенных экотопах.

Список литературы

Глухов О. З., Прохорова С. І., Хархота Г. І. 2008. Індикаційно-діагностична роль синантропних рослин в техногенному середовищі. Донецьк. 232 с. — *Земля* тревоги нашей. 2007. За материалами доклада про состояние окружающей среды в Донецкой области в 2006 году / Под ред. С. Третьякова, Г. Аверина. Донецк. 116 с. — *Сетт И. В.* 2002. До вивчення агрохімічних властивостей едафотопу та щільності популяцій рослин на териконниках Донбасу // Промышленная ботаника. Донецк. Вып. 2. С. 218–221. — *Сетт И. В.* 2004. Изучение структуры популяций растений на отвалах угольных шахт Донбасса // Промышленная ботаника. Донецк. Вып. 4. С. 221–227. — *Сетт И. В., Хархота А. И.* 2005. Ценопопуляции *Silene supina* Bieb. на эдафотопах угольной шахты в Донбассе // Сб. материалов докладов Всерос. популяц. семинара «Популяции в пространстве и времени». Нижний Новгород. С. 375–376. — *Спосіб* діагностування придатності едафотопів породних відвалів для фіто рекультивації за життєздатністю популяцій рослин (на прикладі *Silene supina* M. Bieb.): патент 50523 МПК (2009) A01G 7/00. / Глухов А. З., Агурова И. В., Прохорова С. И., Хархота А. И. № u200913646; заявл. 28.12.2009; опубл. 10.06.2010. Бюл. № 11. — *Спосіб* фіторекультивації відвалів вугільних шахт з використанням *Gypsophila scorzonerifolia* Ser.: патент 40471 МПК (2009) A01B 79/00. / Глухов О. З., Хархота Г. І., Агурова І. В., Торохова О. М., Жуков С. П., Прохорова С. І., Аверчук А. С. № u200813053; заявл. 10.11.2008; опубл. 10.04.2009. Бюл. № 7. — *Хархота А. И.* 1981. Антропогенные изменения растительного покрова Донецкого кряжа: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Днепропетровск. 24 с. — *Хархота А. И.* 1989. Подбор фитомелиорантов для рекультивации техногенных земель // Интродукция и акклиматизация растений. Киев. Вып. 12. С. 45–47. — *Хархота А. И.* 1993а. Об особенностях виталитета популяций растений в техногенных экотопах // Интродукция и акклиматизация растений. Киев. Вып. 20. С. 47–50. — *Хархота А. И.* 1993б. Популяционные аспекты становления флоры техногенных экотопов // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития: Тез. докл. междунар. науч. конф. (Кривой Рог, май 1993 г.). Донецк. С. 66–67.

ВЗАИМОСВЯЗЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТУНДР И ХИМИЗМА СУБСТРАТА В СВЕТЕ РАБОТ ВЫДАЮЩИХСЯ БОТАНИКО-ГЕОГРАФОВ БИН РАН

Н. В. Алексеева-Попова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: nap5151@gmail.com

Ключевые слова: *флора, горные породы, экология минерального питания.*

В ботанической литературе неоднократно отмечалось изменение характера растительности при смене условий произрастания, на специфических субстратах, особенно в горных районах (Ellenberg, 1996; Kinzel, 1983; и др.). Классическим примером является своеобразие флоры и растительности на известняках, а также на горных породах, обогащенных металлами. В разных природно-климатических зонах отмечены значительные различия в видовом составе флоры на почвах, сформированных на разных типах горных по-

род, которые нельзя объяснить только особенностями ландшафтов, микроклимата, физических свойств субстратов. Главная причина — различия химизма почв, обусловленные геохимическими особенностями материнских горных пород. Классики отечественной флористики и ботанической географии, и особенно сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) А. А. Корчагин, Б. Н. Городков, К. Н. Игошина, Б. А. Юрцев внесли весомый вклад в раскрытие взаимосвязи растительности гумидных районов, прежде всего тундровых, с типом подстилающих горных пород.

Б. Н. Городков (1926) отмечал богатство флоры лишайников на габбро по сравнению со сланцами и кварцитами и крайнюю бедность ее на оливиновых (ультраосновных) породах; для Приполярного Урала он приводит (Городков, 1935) многочисленные примеры разницы типов лесов и тундр на габбро и перидотитах. Неутомимый исследователь флоры Урала К. Н. Игошина (1960, 1964) в своих работах неоднократно отмечала изменение характера растительности при смене геологических условий. Она отмечала значение основных горных пород на Северном Урале для резервации и обогащения приуроченной к ним растительности. На Полярном Урале ее внимание привлекли ярко выраженные особенности растительного покрова на ультраосновных горных породах, и она провела тщательное сравнительное исследование флоры и растительности ультраосновного массива Рай-Из и сланцевого массива Яр-Кеу (Игошина, 1966). Убедительно было показано снижение видового разнообразия флоры на ультраосновных горных породах — серпентинитах, приведен список видов, облигатно приуроченных в этом районе к определенному типу пород, и индифферентных видов.

Для раскрытия причин наблюдающихся различий по инициативе К. Н. Игошиной и при поддержке Б. А. Тихомирова, известного тундроведа, многолетнего заведующего лабораторией растительности Крайнего Севера БИН АН СССР, было проведено исследование особенностей химизма растений и почв этих массивов (Парибок, Алексеева-Попова, 1966; Алексеева-Попова, 1970). Был выявлен недостаток Ca и избыток Mg и Ni в почвах и растениях ультраосновного массива Рай-Из по сравнению со сланцевым массивом. Было сделано заключение, что эти неблагоприятные эдафические факторы являются одной из основных причин изменения видового состава и снижения богатства флоры на серпентинитах.

С этой работы начались совместные многолетние исследования лабораторий растительности Крайнего Севера и экологии минерального обмена БИН. Выдающийся флорист, ботанико-географ, эволюционист Б. А. Юрцев также неоднократно обращался в своих работах к проблеме взаимосвязи растительности с геологией и геохимией района, наиболее ярко проявляющейся в горных тундрах (Юрцев, Петровский, 1971; Юрцев, 1974). Он был инициатором совместного изучения карбонатной и серпентинитовой флор на Чукотском п-ове, а затем сотрудничество было продолжено при решении проблемы геохимической специализации флор на Полярном Урале. Особо хочется отметить широту интересов и взглядов Б. А. Юрцева, который глубоко интересовался возможными причинами разной адаптивной способности видов к экстремальным геохимическим условиям, физиологическими особенностями минерального обмена растений разных таксонов и их связью с филогенией.

Хотя проблема кальцефитной растительности издавна привлекала внимание ученых и изучалась на разных географических широтах, количество исследований в гумидной зоне сравнительно невелико, и наши работы дополнили проведенные ранее сотрудниками лаборатории Крайнего Севера. Была дана характеристика минерального состава (K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni) растений и почв на известняковых и силикатных породах горных массивов Восточной Чукотки и выявлены существенные различия, обусловленные типом горных пород (Алексеева-Попова и др., 1994; Игошина и др., 1996; Дроздова, Алексеева-Попова, 1998). Была показана первостепенная роль уровня Ca в субстрате, а не реакции почвенной среды в геохимической приуроченности видов карбонатных флор.

В среднем течении р. Анадырь (на Чукотском п-ове) совместно с Б. А. Юрцевым были проведены исследования серпентинитовой растительности на ультраосновном массиве. Анализ растений и почв показал неблагоприятное соотношение ионов Ca и Mg (<1), а также повышенное содержание Ni и Cr по сравнению с зональными тундрами на кислых субстратах. Значительный интерес представляет уникальная работа, по изучению взаимосвязи сукцессионных процессов растительности на серпентинитовом массиве с изменением минерального состава почв и растений (Дроздова, Юрцев, 1995). Ни в какой другой зоне подобные исследования серпентинитовой растительности не проводились.

Проблема взаимосвязи растительности и химизма субстратов получила дальнейшее развитие в исследованиях на Полярном Урале, где Б. А. Юрцев впервые в тундровой зоне, в одном географическом районе сопоставил локальные флоры на карбонатных, кислых и ультраосновных породах, *на основании изучения активности видов выделил экологические группы видов, которые в разной степени приурочены к определенным субстратам* (Юрцев и др., 2001). Серпентинитовая флора была исследована в нескольких районах на горных массивах, различающихся по высоте и минеральному составу материнских горных пород. Выявлена обедненность флоры на ультраосновных породах по сравнению с флорами на других типах пород, особенно карбонатных, в том числе выпадение многих филумов ранга семейства или рода. Отмечено, что в серпентинитовой флоре Полярного Урала, как и в других тундровых районах, редко наблюдается возникновение новых таксонов на уровне вида или подвида, а более характерно расширение экологической амплитуды видов и возникновение необычных сочетаний видов.

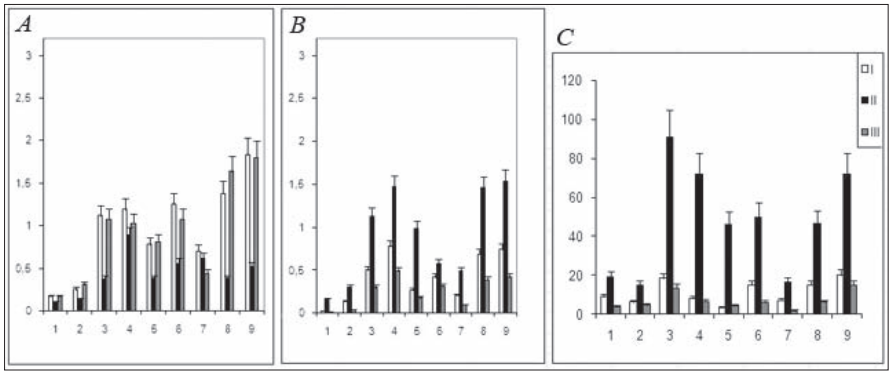


Рис. Среднее содержание химических элементов у видов некоторых семейств на разных типах горных пород.

Породы: I — основные, II — ультраосновные, III — кислые. Химические элементы: A — Ca, B — Mg, C — Ni. По осям ординат: A, B — %; C — мг/кг; по осям абсцисс: виды семейств (1 — *Poaceae*, 2 — *Cyperaceae*, 3 — *Salicaceae*, 4 — *Polygonaceae*, 5 — *Caryophyllaceae*, 6 — *Rosaceae*, 7 — *Ericaceae*, 8 — *Scrophulariaceae*, 9 — *Asteraceae*).

Накоплен обширный экспериментальный материал (более 200 видов растений из 25 семейств), характеризующий типологическое разнообразие минерального питания растений Полярного Урала в контрастных геохимических условиях (Юрцев и др., 2004; Дроздова и др., 2005; Алексеева-Попова, Дроздова, 2010). Выявлены биогеохимические особенности видов локальных флор, а также существенные различия минерального обмена на уровне вида и семейства (рис.). Наиболее резкие различия проявляются в уровне Ca и Mg (рис.). На ультраосновных породах содержание Ca в растениях в среднем вдвое ниже, чем на кислых породах, при этом наблюдается усиленная аккумуляция Mg, превышающая таковую на других типах горных пород. Эти изменения коррелируют с уровнем в почве обменных форм этих катионов и отражают неблагоприятное для растений соотношение Ca/Mg. Еще одной биогеохимической особенностью является усиленное накопление тяжелого металла Ni, составляющее в среднем 46 мг/кг в растениях на ультраосновных породах при среднем содержании менее 5 мг/кг в растениях на других породах (рис.).

На рисунке отчетливо прослеживаются основные различия в уровне накопления Ca, Mg, Ni растениями в контрастных геохимических условиях на ультраосновных, основных и кислых горных породах. В то же время на каждой из пород можно видеть особенности минерального состава представителей основных семейств флоры. Даже в пределах одного сообщества виды — представители разных семейств обладают разной аккумулирующей способностью. Так, представители сем. *Poaceae* и *Cyperaceae*, а среди двудольных — сем. *Ericaceae* выделяются минимальным уровнем накопления большинства элементов. Для видов сем. *Asteraceae,* наоборот, характерна высокая степень аккумуляции ряда химических элементов. Особую группу составляют виды гипераккумуляторы Ni сем. *Brassicaceae*, найденные нами на серпентинитовых почвах Чукотки и Полярного Урала.

Наши исследования выявили таксоны разного уровня, характеризующиеся повышенной аккумулирующей способностью при разном содержании металлов в субстрате. Например, виды рода *Salix*, аккумулирующие Zn, виды родов *Carex, Vaccinium*, аккумулирующие Mn, виды рода *Betula* — Mn и Cu (Алексеева-Попова и др., 2005). Таксономически обусловленные особенности поглощения химических элементов играют существенную роль, хотя в зависимости от экологических условий абсолютные содержания элемента могут варьировать.

Проведено сравнение минерального питания растений разных экологических групп, облигатно связанных с определенным типом горных пород (серпентинофитов, кальцефитов, ацидофитов), а также амфитолерантных видов, встречающихся в разных геохимических условиях. У видов, облигатно приуроченных в своем распространении к определенному типу горных пород, наиболее ярко выражены характерные для данных геохимических условий черты минерального обмена.

Для раскрытия механизмов адаптации растений к неблагоприятным эдафическим условиям перспективно изучить в эксперименте типы минерального обмена растений разных таксономических групп.

Список литературы

Алексеева-Попова Н. В. 1970. Элементарный химический состава растений Полярного Урала, произрастающих на разных типах горных пород // Бот. журн. Т. 55. № 8. С. 1304–1315. — *Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В.* 2010. Особенности минерального состава растений Полярного Урала на основных горных породах // Бот. журн. Т. 95. № 11. С. 1606–1622. — *Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В., Катаева М. Н., Беляева А. И.* 2005. Биогеохимические особенности растительности на карбонатных и силикатных горных породах Полярного Урала и Чукотки // Проблемы экологии растительных сообществ / СПб. С. 415–430. — *Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И., Юрцев Б. А.* 1994. Растительность и минеральный состав почв на карбонатных и кислых породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. Т. 79. № 2. С. 117–127. — *Городков Б. Н.* 1926. Полярный Урал в верхнем течении реки Соби // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 1. С. 1–74. — *Городков Б. Н.* 1935. Материалы для познания горных тундр Полярного Урала // Тр. Ледниковой эксп. № 4. С. 177–244. — *Дроздова И. В., Юрцев Б. А.* 1995. Сравнительная характеристика минерального состава растений разных экологических групп на серпентинитах Южной Чукотки // Бот. журн. Т. 80. № 3. С. 51–59. — *Дроздова И. В., Катаева М. Н., Беляева А. И.* 2005. Биогеохимические особенности растительности ультраосновных горных массивов Полярного Урала и Южной Чукотки // Проблемы экологии растительных сообществ. С. 392–414. — *Игошина К. Н.* 1960. Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород // Бот. журн. Т. 45. № 4. С. 538–

546. — *Игошина К. Н.* 1964. Растительность Урала // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. № 16. С. 82–230. — *Игошина К. Н.* 1966. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из) // Бот. журн. Т. 51. № 3. С. 322–337. — *Игошина Т. И., Алексеева-Попова Н. В., Секретарева Н. А.* 1996. О накоплении минеральных элементов представителями семейств *Salicaceae* и *Ericaceae* на известковых и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. Т. 81. № 1. С. 38–48. — *Парибок Т. А., Алексеева-Попова Н. В.* 1966. Содержание химических элементов в растениях Полярного Урала в связи с проблемой серпентинитовой растительности // Бот. журн. Т. 51. № 3. С. 339–352. — *Юрцев Б. А.* 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. 159 с. — *Юрцев Б. А., Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В., Катаева М. Н.* 2004. Характеристика растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. 1. Кальцефитные и ацидофитные сообщества // Бот. журн. Т. 89. № 1. С. 28–40. — *Юрцев Б. А., Алексеева-Попова Н. В., Катаева М. Н.* 2001. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Междунар. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера»: Тез. докл. Петрозаводск. С. 204–205. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В.* 1971. Об индикационном значении флористических комплексов на северо-востоке СССР // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л. С. 15–31. — *Ellenberg H.* 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in okologischer, dynamisher und historischen Sicht. Ed. 5. Stuttgart. — *Kinzel H.* 1983. Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation // Encyclopedia of plant physiology. New series. Berlin; New York. Vol. 12. P. 201–244.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЗЛАКОВ ЯКУТИИ НА ВОЗРАСТНУЮ (ОНТОГЕНЕТИЧЕСКУЮ) СТРУКТУРУ

С. Н. Андреева, М. М. Черосов, Е. А. Болдырева, О. В. Нездойминога, А. А. Скобелева, Е. И. Троева, А. И. Федорова, М. А. Константинова, М. А. Борисова, А. Д. Митина

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677000, Якутск, пр. Ленина, 41. E-mail: cherosov@mail.ru

Ключевые слова: *ценопопуляция, экологические шкалы, экология популяций.*

В лаборатории биологии луговых растений Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск) проводятся работы по изучению ценопопуляций (ЦП) злаков различной экологии — от ксерофитов до мезогигрофитов. Флористическое разнообразие фитоценозов определяется во многом популяционными характеристиками видов. Нами выбраны в качестве объектов исследования наиболее активные виды травянистых фитоценозов Якутии — *Festuca lenensis, Koeleria cristata, Agropyron cristatum, Stipa krylovii, Hordeum brevisubulatum, Cleistogenes squarrosa, Bromopsis inermis, Puccinellia tenuiflora.* В обработке также ряд других видов, с которыми проводится сравнение параметров вышеуказанных базовых исследуемых видов. Районы исследования охватывают Центральную, Юго-Западную, Западную, Северо-Восточную Якутию, хотя наиболее изученным регионом является Центральная Якутия, особенно долина Средней Лены. Кроме изучения ЦП в естественных условиях, исследуется и поведение видов в создаваемых культурфитоценозах, в ходе сукцессии травосмесей.

Одним из важных аспектов является изучение влияния экологических условий на популяционно-биологические параметры ценопопуляций ксерофильных и мезофильных злаков Якутии, в первую очередь, на морфометрические, онтогенетические и демографические параметры. Поведение видов во многом определяется не только типом по увлажнению, но и такими биологическими характеристиками, как тип жизненной стратегии, онтогенетическая тактика, тип виталитета и многими другими.

Синтаксономическое положение сообществ определялось по методу Браун-Бланке (Mirkin et al., 1985, 1992; Гоголева и др., 1987; Гаврильева, 2004; и др.), а экологическая оценка — по шкалам А. Ю. Королюка и др. (2005). Авторство синтаксонов растительности приведено в соответствии с различными продромусами (Гоголева и др., 1987; Миркин, Наумова, 1998, Ermakov et al., 2002; Черосов и др., 2005). Названия высших растений даны по С. К. Черепанову (1995).

В данном сообщении приводятся отдельные примеры влияния на популяционно-биологические показатели злаков степных и луговых фитоценозов Центральной Якутии таких важных факторов, как увлажнение, пастбищная нагрузка. По такому же плану работы проводятся по всем вышеуказанным видам.

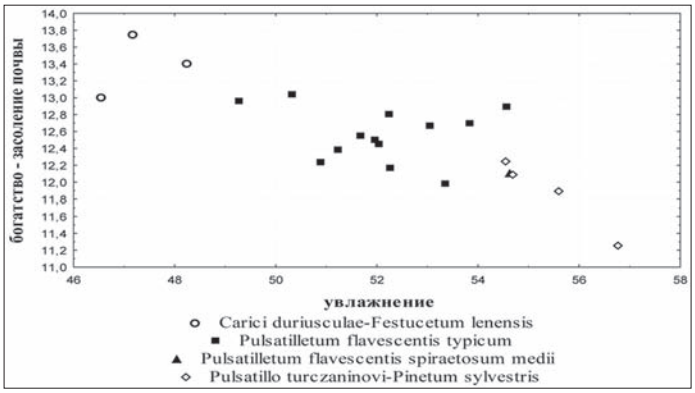


Рис. 1. Ординация сообществ с *Festuca lenensis* долин среднего течения р. Лена.

По оси абсцисс — баллы шкалы увлажнения; по оси ординат — баллы шкалы богатства почв–засоления по экошкалам (Королюк и др., 2005).

Эколого-ценотический анализ местообитаний ценопопуляций *Festuca lenensis.*

Сообщества луговых степей по П. А. Гоголевой и др. (1987) относятся к ассоциациям ***Carici duriusculae–Festucetum lenensis*** Mirk. in Kaschapov et al. 1987 союза ***Festucion lenensis***

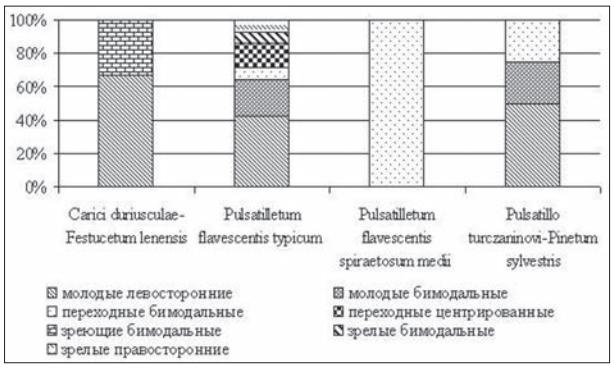


Рис. 2. Распределение ЦП ***Festuca lenensis*** с разными типами возрастного спектра по ассоциациям.

Mirkin in Gogoleva et al. 1987 и ***Pulsatilletum flavescentis*** Mirk. et al. 1985 союза ***Pulsatillion flavescentis*** Mirk. et al. 1985 класса ***Cleistogenetea squarrosa*** Mirk. et al. 1986 ex Koroluk 2002. Сообщества гемибореальных лесов по эколого-флористической классификации относятся к ассоциации ***Pulsatillo turczaninovi–Pinetum sylvestris*** Ermakov 2000 союза ***Pulsatillo turczaninovi–Pinion sylvestris*** Ermakov in Ermakov et al. 2000 класса ***Rhytidio–Laricitea sibiricae*** Korotkov et Ermakov 1999.

Исследованные 14 сообществ с *Festuca lenensis* по экологическим факторам увлажнения и богатства-засоленности почв занимают амплитуду от лугостепного до сухолугового увлажнения (47–63 ступени), а по фактору богатства-засоленности почв занимают ступени довольно богатых почв (10–13 ступени) (рис. 1).

Наиболее сухие местообитания занимают фитоценозы асс. ***Carici duriusculae–Festucetum lenensis***, характеризующие пастбищный вариант степей. Богаторазнотравные луговые степи субасс. ***Pulsatilletum flavescentis typicum*** Mirk. et al. 1985 связаны с лугостепным увлажнением. Сухолуговое увлажнение свойственно закустаренным луговым степям субасс. ***Pulsatilletum flavescentis spiraetosum medii*** Burtseva 1996 и остепненным лесным участкам асс. ***Pulsatillo turczaninovi–Pinetum sylvestris***.

По отношению к фактору активного богатства и засоленности почв минимальное значение характерно для сообществ остепненных лиственничников, а максимальное значение — для луговых степей, подвергающихся умеренному выпасу и рекреации.

Влияние фитоценотических условий мест произрастания на возрастную структуру ценопопуляций *Festuca lenensis*. Для ЦП *Festuca lenensis* нами выявлены 4 типа по классификации «дельта — омега» (Животовский, 2001): молодые, зреющие, зрелые и переходные. Большинство ЦП (63.64 %) являются молодыми. На долю переходных ЦП приходится 22.73 %. Зрелые и зреющие ЦП встречаются реже, на их долю приходится соответственно 9.51 % и 4.55 %. По приуроченности к сообществам, зрелые ЦП наблюдались нами в субасс. ***Pulsatilletum flavescentis typicum***, зреющая — в ассоциации ***Carici duriusculae–Festucetum lenensis***, переходные — в ***Pulsatilletum flavescentis typicum***, ***Pulsatilletum flavescentis spiraetosum medii*** и ***Pulsatillo turczaninovi–Pinetum sylvestris***. Молодые ЦП наблюдались во всех типах исследованных сообществ.

Для многих плотнодерновинных злаков, в том числе и для *Festuca lenensis*, типичен бимодальный возрастной спектр (Жукова, 1983). Бимодальный возрастной спектр наблюдается у 40.91 % исследованных ЦП и характерен для большинства переходных, зреющих и зрелых ЦП. Часть переходных ЦП имеет мономодальный центрированный спектр, где максимум приходится на долю генеративных особей.

Распределение ЦП *Festuca lenensis* с разным типом возрастного спектра по ассоциациям представлено на рис. 2. Более полно типы возрастных спектров представлены в фитоценозах субасс. ***Pulsatilletum flavescentis typicum***; там присутствуют все типы, кроме зреющего бимодального. Зреющая ценопопуляция с бимодальным возрастным спектром наблюдалась нами в асс. ***Carici duriusculae–Festucetum lenensis***. Остальные ЦП в данной ассоциации являются молодыми с левосторонним онтогенетическим спектром. В остепненных лесах ассоциации ***Pulsatillo turczaninovi–Pinetum sylvestris*** наблюдаются молодые бимодальные, молодые левосторонние и переходные бимодальные ЦП. Нами выявлена только одна зрелая ЦП с мономодальным правосторонним возрастным спектром в субасс. ***Pulsatilletum flavescentis typicum*** в условиях умеренной пастбищной и рекреационной нагрузки.

Данные факты позволяют предположить, что условия сообществ тех ассоциаций, в которых представлены ЦП с бимодальными спектрами, являются оптимальными, так как бимодальный характер возрастного спектра характеризует устойчивое положение ЦП в сообществе.

Одним из показателей экологического оптимума вида нами предлагается рассматривать наличие ЦП с разнообразными типами возрастного спектра в фитоценозах одной ассоциации. Так, по фитоценотическим условиям сообществ среднего течения р. Лена для ЦП *Festuca lenensis* наиболее оптимальной являются асс. ***Pulsatilletum flavescentis*** (субассоциация ***P. f. typicum***).

В отличие от показателей оптимума по работе А. Ю. Королюка и др. (2005) вид предпочитает более сухие (49–55 баллов) и менее засоленные (12–13 баллов) местообитания, что связано с тем, что популяционно-биологические методы позволяют более точно определить реакцию растений на абиотические факторы.

Нами также было изучено влияние на онтогенетическую структуру ценопопуляций *Festuca lenensis* степени задернения почвы, степени пастбищной дигрессии. Сравнительный анализ структуры позволяет проследить особенности их развития, успешность семенного и вегетативного размножения в разных местообитаниях.

Все исследованные нами ЦП *Festuca lenensis* являются длительно существующими, устойчивыми в своем развитии. Один из начальных этапов развития онтогенетической структуры отражает структура ЦП 1. Она расположена на типчаково-осочковой луговой степи на вершине сопки, характеризуется на-

личием оголенных участков, возникших в результате умеренной рекреационной нагрузки. Данное сообщество (по В. П. Ивановой), находится на IV стадии пастбищной дигрессии. ЦП 1 имеет неполночленную онтогенетическую структуру, в ней отсутствуют старые сенильные особи. Самоподдержание обеспечивается преимущественно семенным способом, в онтогенетическом спектре доминируют ювенильные особи семенного происхождения (47.32 %). Плотность особей довольно высокая — 22.4 шт. на 0.25 м^2.

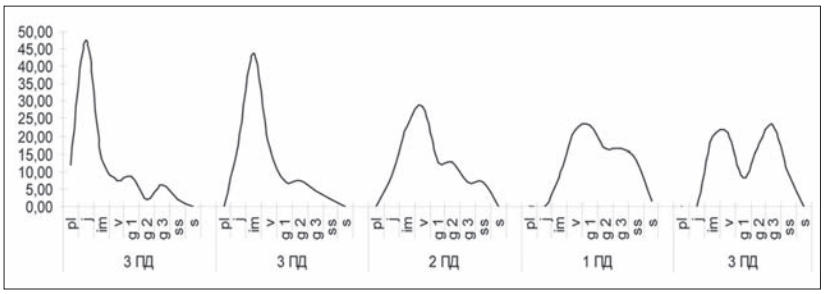


Рис. 3. Типы онтогенетической структуры ценопопуляций *Festuca lenensis* в зависимости от степени пастбищной дигрессии (ПД).

По оси абсцисс — стадии пастбищной дегрессии по В. П. Ивановой (1981); по оси ординат — доля в % отдельных онтогенетических состояний в возрастной структуре.

ЦП 2 и 3 также приурочены к типчаковым луговым степям на пологих вершинах сопок (III стадия пастбищной дигрессии). Онтогенетический спектр ЦП 2 и 3 имеет левосторонний характер (как и ЦП 1), т. е. в них преобладают молодые особи имматурного и виргинильного возраста.

Особи ЦП 4 произрастают на склоне южной экспозиции, в типчако-якутскопырейном сообществе, отличающимся более богатым видовым составом и наличием мощного войлочного покрова (I стадия пастбищной дигрессии). Особенностью онтогенетического спектра данной ЦП является высокая доля генеративных (16–22 %) и виргинильных (21 %) особей, а также отсутствие ювенильных особей. По принципу абсолютного максимума данный спектр можно охарактеризовать как центрированный. Самоподдержание осуществляется за счет семенного и вегетативного размножения. Вегетативное размножение осуществляется за счет партикуляции старогенеративных и субсенильных особей с незначительным омоложением.

Онтогенетическая структура большинства ЦП овсяницы ленской отражена на примере структуры ЦП 5 и 6, произрастающих в разнотравно-типчаковых степях надпойменной террасы (II стадия пастбищной дигрессии).

Для нормального существования плотнодерновинных видов, в том числе и для *Festuca lenensis*, необходимо активное семенное возобновление, это отражается в возрастном спектре в виде подъема на одной из прегенеративных групп растений (чаще всего на имматурных или виргинильных особях) (рис. 3). Поэтому для многих плотнодерновинных злаков типичен бимодальный возрастной спектр (Жукова, 1995).

Анализ взаимосвязи типов ЦП по классификации «дельта — омега» и сообществ позволяет увидеть, что зрелые ЦП приурочены к сообществам субасс. ***Pulsatilletum flavescentis typicum*,** зреющая — ассоциации ***Carici duriusculae–Festucetum lenensis***, переходные — ***Pulsatilletum flavescentis typicum, Pulsatilletum flavescentis spiraetosum medi*i** и ***Pulsatillo turczaninovi–Pinetum sylvestris***. Молодые ЦП наблюдались во всех типах исследованных сообществ.

Преобладание молодых ценопопуляций свидетельствует об успешном семенном возобновлении (для вида это основной способ самоподдержания).

Таким образом, нами прослежены этапы развития онтогенетической структуры ценопопуляций *Festuca lenensis*, которые связаны с задернением почвы, что зависит и от степени пастбищной дигрессии. По мере задернения почвы онтогенетическая структура ценопопуляции изменяется от неполночленного левостороннего до полночленного бимодального. Плотность ценопопуляции при этом снижается от 25–30 до 5–10 особей на 0.25 м^2.

Как видно, влияние экологических, фитоценотических условий обитания на ЦП злаков Якутии для разных видов различно, а реакция видов определяется как абиотическими, так и биотическими факторами. Полный обзор поведения видов в зависимости от фитоценозов, их состояния будет представлен в подготавливаемой монографии по популяционной биологии злаков Центральной Якутии.

Список литературы

Гаврильева Л. Д. 2004. Новая ассоциация ***Elytrigio repentis–Caricetum duriusculae*** на аласах Лено-Амгинского междуречья // Проблемы изучения растительного покрова Якутии: Сб. науч. ст. Якутск. С. 43–47. — *Гоголева П. А., Кононов К. Е., Миркин Б. М., Миронова С. И.* 1987. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. Иркутск.176 с. — *Животовский Л. А.* 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. № 1. С. 3–7. — *Жукова Л. А.* 1983. Онтогенезы и цикл воспроизводства растений // Журн. общ. биол. Т. 44. № 3. С. 361–374. — *Жукова Л. А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 225 с. — *Королюк А. Ю., Троева Е. И., Черосов М. М.* и др. 2005. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск. 108 с. — *Миркин Б. Н., Наумова Л. Г.* 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа. 413 с. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с. — *Черосов М. М., Слепцова Н. П., Миронова С. И. и др.* 2005. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск. 575 с. —

Ermakov N., Cherosov M., Gogoleva P. 2002. Classification of ultracontinental boreal forests in Central Yakutia // Folia Geobotanica. Vol. 37. P. 419–440. — *Mirkin B. M., Gogoleva P. A., Kononov K. E.* 1985. The Vegetation of Central Yacutian Alases // Folia Geobot. Phytotax. P. 345–396. — *Mirkin B. M., Kononov K. E., Gogoleva P. A., Burtseva E. I., Naumova L. G.* 1992. The Floodplain Grasslands of the Midlle Lena-River. 2. Classification //Folia Geobot. Phytotax. № 27, P. 247–300.

СОСТОЯНИЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ

Е. В. Бажина

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28. E-mail: genetics@ksc.krasn.ru

Ключевые слова: *нарушенные лесные экосистемы, горы Южной Сибири, пихта сибирская, сибирский кедр.*

Возрастающие темпы изменения среды обитания приводят к нарушению гомеостаза лесных экосистем, составляющих существенную часть биосферы, снижению их адаптационных возможностей. Деградация экосистем при повышении давления неблагоприятных факторов среды происходит неравномерно, вследствие различий в условиях произрастания и чувствительности растений. Большое значение в условиях изменяющейся среды имеет исследование устойчивости лесных экосистем и выделение индикаторных видов. Среди древесных видов, чувствительных к изменению экологических факторов, выделяются представители рода *Abies*. Усыхание пихтовых лесов при воздействии комплекса естественных (вековые смены растительности, засухи, сильные морозы, избыток осадков, динамика древостоев, почвенные условия) и антропогенных (загрязнение атмосферы и почв) факторов происходит во многих регионах планеты (Манько, Гладкова, 1995, 1999; Бажина, Третьякова, 2001; Forest…, 1989, 1993). В темнохвойном поясе гор Южной Сибири с середины 1960-х гг. наблюдается усыхание пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.).

Таблица 1

Индекс жизненного состояния лесных биоценозов

Высота над ур. м., и экспозиция склонов	Состав древостоя	Группа типов леса	Индекс жизненного состояния	Класс лесных биоценозов	Возраст, лет	Диаметр, см
хр. Западный Саян						
300–450 северо-западный	6П4К	вейниково-зеленомошные	81.1–82	Начальное повреждение	60–120	9.8–17.0
800 северо-западный	6П4К	чернично-зеленомошные	36.4	Сильно поврежденный	115–200	20.7–24.0
1450 северо-западный	8П2К	чернично-зеленомошные	55.4–66.6	Поврежденные	115–200	21.4–30.0
1130 южный	6П4К	чернично-зеленомошные	80–81.5	Начальное повреждение	60–200	12.5–24.0
хр. Восточный Саян						
450–550 северо-восточный	5П2К1Л1Е+С 8П1С1Е+Б	крупнотравные разнотравные	80.6–80.9	Начальное повреждение	80–180	15.0–33.0
640–720 юго и северо-западные	8П2К+Е	разнотравно-вейниковые	82.2–85.3	Начальное повреждение	80–210	15.0–32.0
хр. Хамар-Дабан						
450–550 юго-западный	5П3К2Ос, 6П3К1Ос, 7П3К	зеленомошный	90.5–92.3	Ненарушенные	90–180	15.0–30.0
450 юго-западный	5П2К3Ос	разнотравный	85.5	Начальное повреждение	95–180	12.0–25.0
1100–1190 северо-западный	7П3К	баданово-чернично-зеленомошный	54.8–64.1	Поврежденные	100–250	11.5–30.0
хр. Кузнецкий Алатау						
850 северо-западный	9П1К	разнотравный	46.35	Сильно поврежденные	100–200	15.0–32.0
567–1000 северо-восточный	6П4К	разнотравные подгольцовые	50.2–57.5	Поврежденные	100–210	15.0–32.0
713 северо-восточный	9П1К	разнотравный	92.3	Ненарушенные	90–200	12.0–30.0
765–1248 западные	8П2К, 9П1К	разнотравные подгольцовые	59.0–79.1	Поврежденные		

Темнохвойные горные леса Южной Сибири приурочены в основном к среднегорному рельефу, и покрывают склоны гор, а также поверхности выравнивания на высотах от 500 до 1800–2200 м (Растител-

ный…, 1956; Сочава, 1980). Горы Южной Сибири, находясь в зоне контакта двух природных зон Северного полушария — гумидной бореальной и аридной степной и являясь частью водораздела между Северным Ледовитым океаном и бессточной областью Центральной Азии, представляют собой определенную целостность. Изучение темнохвойных лесов имеет большое значение для понимания экологических закономерностей формирования и состояния растительности и, в целом, устойчивости горных экосистем.

Цель настоящего исследования заключалась в оценке состояния темнохвойных формаций в горах Южной Сибири.

Рис. 1. Усыхающие высокогорные древостои.

Исследования выполнялись в избыточно влажных районах темнохвойных кедрово-пихтовых лесов различных частей гор Южной Сибири: хр. Хамар-Дабан, Западный и Восточный Саян, Кузнецкий Алатау. Общим для этих территорий является доминирование в растительном покрове горно-таежного высотно-поясного комплекса кедрово-пихтовых лесов. Суммы активных температур в этой группе лесорастительных районов значительно колеблются от 300–700° в субальпийском, холодном до 700–1200° в таежном, умеренно холодном и 1100–1800° в черневом, теплом поясе (Поликарпов и др., 1986). Оценка жизненного состояния биоценозов проводилась по методике В. А. Алексеева (1989). Общее число обследованных деревьев на пробной площади (п/п) составляло 150–300 шт. Кроме того, на всех п/п отбирались модельные деревья в возрасте от 90 до 250 лет для анализа морфоструктуры кроны. Анализ модельных деревьев проводили по следующим показателям: высота, диаметр на высоте груди, проекция, форма и протяженность кроны, расстояние между мутовками, число и длина веток в мутовке, число и длина межмутовочных ветвей, угол прикрепления веток к стволу, локализация и протяженность генеративных ярусов и поврежденной части по кроне дерева. Элементы морфоструктуры кроны изучались в базипетальном направлении.

Исследования показали, что жизненное состояние лесных биоценозов различается в зависимости от условий местопроизрастания (табл. 1). Ненарушенные пихтово-кедровые биоценозы отмечены лишь в низкогорных районах хр. Хамар-Дабан и Кузнецкого Алатау (п/п № 5). Индекс жизненного состояния здесь составил 90.5–92.3. При этом состояние лесных биоценозов в значительной степени зависит от экспозиции склона. Древостои, растущие на подветренных склонах восточных и южных экспозиций, имеют более высокий индекс, чем древостои, растущие на наветренных склонах западных и северных экспозиций. К классам с начальной стадией повреждения относятся низкогорные биоценозы хр. Хамар-Дабан, среднегорные биоценозы хр. Восточный Саян, низкогорные, а также высокогорные биоценозы южного макросклона хр. Западный Саян. Как правило, с увеличением высоты произрастания древостоев (высокогорье хр. Хамар-Дабан, хр. Западный Саян, хр. Кузнецкий Алатау) древостои переходят в классы поврежденных и сильно поврежденных.

Исследования показали, что усыхание деревьев сибирского кедра идет по классическому для хвойных типу (Алексеев, 1989). Пожелтение и усыхание хвои наблюдается равномерно по кроне дерева и приводит к ее разреживанию. Морфоструктура кроны при этом не изменяется, за исключением биометрических показателей побегов: в слабо нарушенных сообществах количество хвои на единицу длины побега, и длина хвои в 3 раза выше, а количество некрозов ниже, чем в сильно поврежденных биоценозах. Анализ модельных деревьев пихты сибирской показали, что симптомы повреждения локализуются у разных деревьев на расстоянии 0.3–2.5 м от вершины, в зоне устойчивого перехода женского генеративного яруса в мужской (рис. 1). Здесь наблюдается усыхание побегов, хвои, почек и микростробилов, возникает зона подверхушечного усыхания, которая со временем распространяется вниз по стволу в мужском генеративном ярусе. Узкопирамидальная формы кроны, характерная для пихты сибирской (Минина, Третьякова, 1983), у усы-

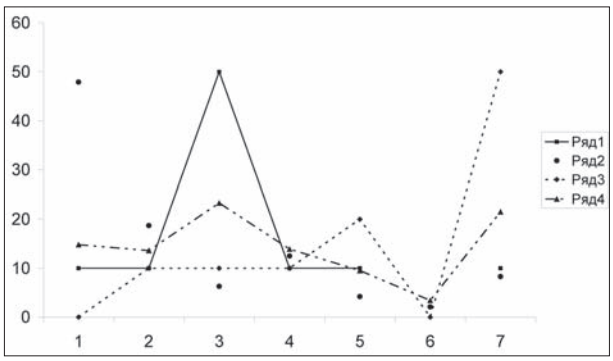


Рис. 2. Распределение усыхающих деревьев по ступеням толщины, %.

Ряды: 1 — 450 м у.м., 2 — 550 м у.м. 3 — 640 м у.м. 4 — 640–720 м у.м.

хающих деревьев изменяется на плакучую, что обусловлено увеличением угла отхождения веток от ствола: в верхней живой части кроны, до зоны усыхания он составляет 43–90°, ниже усохшей части — увеличивается до 144° (табл. 2).

Характер повреждения деревьев во всех условиях произрастания одинаков, однако в различных частях гор Южной Сибири имеются специфические особенности. На склонах западных и северных экспозиций интенсивно усыхают деревья с диаметром 18–20 см, тогда как на склонах южных и восточных экспозиций — с диаметром более 24 см (рис. 2).

Наименьшим средним расстоянием от вершины дерева до верхней границы усохшей части характеризуются деревья, растущие в пихтово-кедровых древостоях хр. Хамар-Дабан. Деревья, растущие в горах Кузнецкого Алатау, характеризуются максимальной протяженностью усохшей части по оси ствола и максимальной протяженностью верхней живой зоны. Интересно отметить, что в экосистемах Восточного Саяна встречаются деревья с усохшей вершиной, у которых еще осталось несколько живых ветвей женской сексуализации (протяженность этой части — до 0.6 м), после которых идет усохшая часть кроны, нижняя часть живых ветвей кроны представлена вегетативными побегами. Динамика усыхания деревьев в различных частях гор Южной Сибири также различается. Наиболее интенсивно (до 66 мм/год) усыхают деревья пихты в горах Хамар-Дабана.

Таблица 2

Характеристика модельных деревьев пихты сибирской

Место произрастания	Расстояние от вершины до усохшей части, м	Протяженность усохшей части, м	Скорость усыхания, мм/год	Угол отхождения ветвей, град.	
				до усохшей части	после усохшей части
Хр. Западный Саян	0.5–1.2 0.6±0.19	1.2–7.4 3.4±0.76	8–15 11±0.8	53–67 62±1.7	91–122 108±4.7
Хр. Восточный Саян	0.5–2.5 1.1±0.9	0.7–3.0 1.7±0.33	4–9.6 7±0.06	67–86 77±3.0	107–116 112±9.4
Хр. Хамар-Дабан	0.3–2.0 1.0±0.07	0.3–7.3 1.7±0.17	1–66 13±1.6	43–90 70±1.4	84–144 108±1.2
Хр. Кузнецкий Алатау	0.3–3.19 3.1±1.7	0.4–12.4 3.3±1.31	10–20 14±3.6	45–90 66±5.6	100–127 107±6.6

Примечание. В числителе — крайние значения признаков, в знаменателе — средние.

Среди основных лесообразующих видов гор Южной Сибири пихта сибирская характеризуется наибольшей толерантностью к термическим условиям вегетационного периода, однако чувствительна к относительному увлажнению, выраженному через индекс сухости (Поликарпов и др., 1986). Она занимает наиболее влагообеспеченные местообитания (индекс сухости 0.2–0.4), в которых градиент осадков достигает 150–180 мм на 100 м высоты. Анализ распределения усыхающих древостоев показал, что усыханию подвержены пихтово-кедровые леса, занимающие верхнюю наиболее холодную часть ареала темнохвойных лесов (подгольцовый и верхняя часть избыточно-влажного таежного пояса), растущие на склонах северных и западных экспозиций. По мнению Н. П. Поликарпова с соавт. (1986), условия здесь способствуют выпадению токсикантов из атмосферы, что подтверждается изменениями химического состава хвои (Третьякова и др., 2008). Повреждение деревьев может происходить как за счет прямых воздействий токсикантов, так и за счет повышения восприимчивости к вредному воздействию биотических и абиотических факторов, характерных для данных условий.

Таким образом, экологическое состояние темнохвойных лесов гор Южной Сибири зависит от условий произрастания: в более жестких условиях высокогорий и на склонах северных и западных экспозиций, где нарушается гомеостаз экосистем, происходит их интенсивное усыхание.

Список литературы

Алексеев В. А. 1989. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. № 4. С. 51–57. — *Бажина Е. В. Третьякова И. Н.* 2001. К проблеме усыхания пихтовых лесов // Успехи современной биологии. Т. 121. № 6. С. 626–631. — *Манько Ю. И., Гладкова Г. А.* 1995. О факторах усыхания пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке // Лесоведение. № 2. С. 3–12. — *Манько Ю. И., Гладкова Г. А.* 1999. Об усыхании темнохвойных лесов в Северной Америке // Лесоведение. № 5. С. 56–62. — *Минина Е. Г., Третьякова И. Н.* 1983. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск. 198 с. — *Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И.* 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск. 226 с. — *Растительный* покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» 1956 / Под ред. Е. М. Лавренко, В. Б. Сочавы. Т. 1. М.; Л. 460 с. — *Сочава И. Б.* 1980. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск. 225 с. — *Третьякова И. Н., Бажина Е. В., Пахарькова Н. В., Сторожев В. Н.* 2008. Состояние пихтово-кедровых лесов природного парка «Ергаки» и их флуоресцентная диагностика// Хвойные бореальной зоны. Т. 25. № 3–4. С. 237–244. — *Forest* decline and air pollution: a study of *Spruce (Picea, Abies)* on acid soils. 1989 / Ed. Schulze D. E. B. Berlin. ets. 475 p. — *Forest* decline in the Atlantic and Pacific Region 1993 / R. F. Huettl, D. Mueller-Dombois (eds.). Berlin; Heidelberg. 366 p.

ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ РЕДКОГО ОХРАНЯЕМОГО ВИДА *DACTYLORHIZA INCARNATA* (L.) SOÓ S. L. НА ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ РЕКИ ПСЁЛ (ЛЕВЫЙ ПРИТОК Р. ДНЕПР, УКРАИНА)

С. С. Белан

Сумский национальный аграрный университет, агрономический факультет
40021, Украина, Сумы, ул. Кирова, 160/5. E-mail: belan_svitlana@yahoo.com

Ключевые слова: *популяция, Dactylorhiza incarnata, антропогенная нагрузка, онтогенез.*

Орхидные распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, но большинство видов приурочено к тропической и субтропической зонам. Флоры стран умеренного климата насчитывают обычно около 50–100 представителей данного семейства. Значительная часть представителей орхидных являются редкими и вымирающими растениями (Ефимов, 2010). Так, в Красную книгу Украины включены все представители семейства Orchidaceae (67 видов), выявленные на территории страны (Червона..., 2009).

В список растений поймы р. Псел в пределах Сумской области включают 367 видов травянистых сосудистых растений, которые охватывают основное ядро флоры региона (Кирильчук, 2007). На территории поймы р. Псел в пределах области зарегистрировано 13 видов, которые занесены в Красную книгу Украины (Червона..., 2009) и Красный список Сумской области (Про заходи…, 2001). Из них 3 вида — представители семейства *Orchidaceae*. Значительный интерес представляет уязвимый вид *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó s. l. (Вахрамеева, Денисова, 1991; Блинова, 1998, 2009; Железная, 2007, 2009; и др.).

В течение последних двух–трех столетий пойменные луга р. Псел находились в интенсивном хозяйственном использовании (Бондарєва, 2005; и др.). Изучение популяций редких растений позволит вовремя отследить негативное влияние антропогенных факторов, а также предотвратить их исчезновение.

Целью наших исследований было установление состояния популяций *D. incarnata* в условиях антропогенной нагрузки на пойменные луга.

Район исследований расположен в восточной части Левобережной Украины в лесостепной зоне Приднепровской равнины. Исследования проводились в вегетационный период 2010 г. Объектами для детального изучения были выбраны 4 популяции *D. incarnata*, находящиеся в условиях с разным гидрологическим режимом (прирусловая и центральная части поймы) и разным уровнем антропогенной нагрузки (от вытаптывания до систематического выпаса животных).

Ценопопуляция 1 (ЦП 1) размещена в прирусловой части поймы р. Псел, на участках с незначительной антропогенной нагрузкой (начальная стадия пастбищной дигрессии); ЦП 2 — в центральной части поймы р. Псел, на участках с незначительной антропогенной нагрузкой (вытаптывание); ЦП 3 — в центральной части поймы, на участках с сильной антропогенной нагрузкой (систематический выпас крупного рогатого скота); ЦП 4 — вблизи места прежней торфодобычи, в центральной части поймы, на участках со средним уровнем антропогенной нагрузки (выпас мелких домашних животных). Все эти участки относятся к злаковым и злаково-разнотравным свежим и влажным лугам (Типология…, 1988).

На пробных площадках размером 1 м^2 регистрировали особи *D. incarnata*, учитывая их онтогенетические состояния, определение которых проводили согласно общепринятым методикам (Работнов, 1947, 1950; Ценопопуляции…., 1988; Железная, 2007) с изменениями, вытекающими из необходимости сохранения особей *D. incarnata*. Анализ оногенетических спектров популяций проведен с использованием классификации Т. А. Работнова. Для интегральной оценки онтогенетической структуры популяций были вычислены индексы возобновляемости и генеративности (Коваленко, 2003).

Для оценки состояния особей дополнительно использовалась количественная морфометрия, позволяющая выявить смещения разных морфопараметров под воздействием пастбищной нагрузки (Злобин и др., 2009). Морфометрический анализ генеративных особей популяций проводили неразрушающими методами. Для обработки количественных данных использовали пакет Statistica for Windows, версия 8.0. Для установления статистически достоверной разницы данные морфометрических показателей обрабатывали однофакторным дисперсионным анализом.

На основании анализа литературы (Вахрамеева, Денисова, 1991; Татаренко, 1996, 1999; Блинова, 1998; и др.), а также собственных исследований была разработана периодизация онтогенеза *D. incarnata* на пойменных лугах р. Псел.

В современной литературе существует несколько противоречивых определений терминов, используемых при описании начальных стадий онтогенеза представителей семейства *Orchidaceae*, — «протокорм», «проросток», «ювенильное растение». Некоторые авторы (Виноградова, 1998; и др.) отождествляют понятия «протокорма» и «проростка». Т. Н. Виноградова (1999) считает, что после стадии «протокорма-проростка» наступает ювенильная — подземная или надземная. И. В. Блинова (1998) предлагает различать «протокорм» и «проросток», который может быть и подземным, и надземным. В течение вегетационного сезона у протокорма образуется придаточный корень, а у первого надземного побега — первый корнеклубень. На этой стадии проросток превращается в ювенильное растение, отличающееся, однако, от ювенильных растений последущих лет наличием остатка протокорма. По А. Баталову (1998, цит. по: Блинова,

2010) под проростком понимается сумма двух стадий — протокорма и микоризома (стадии первичного подземного побега, существующего за счет микосимбиотрофии). Критерием ювенильного состояния считается переход растения к автотрофности.

Поскольку при полевых популяционных исследованиях редких видов растений используются методы неразрушающей морфометрии и определение особенностей строения подземной сферы растений является невозможным, все надземные «проростки» мы относили к ювенильным растениям.

Ювенильные растения (j) имеют ортотропный побег, который сложен 4–5 метамерами. Имеется 1–2 ассимилирующих узколанцетных листа срединной формации с 1–3 жилками.

Имматурные растения (im) имеют ортотропный побег, который сложен 5–6 метамерами. Имеется 2–3 ассимилирующих ланцетных листа срединной формации с 4–6 жилками.

В связи с тем, что виргинильные и временно не цветущие генеративные особи (Вахрамеева, 2001) не различаются по признакам надземной вегетативной сферы, в своих исследованиях мы выделяли группу взрослых вегетативных особей (v). Ключевыми признаками данного онтогенетического состояния является наличие 2–5(6) ассимилирующих линейно-ланцетных листьев взрослого типа срединной формации с 7–10(14) жилками.

Генеративные растения (g) несут соцветие и имеют 4–5 ассимилирующих линейно-ланцетных листьев взрослого типа срединной формации с 4–16 жилками, и 1–2 листовидные брактеи. В данном онтогенетическом состоянии разделение на группы молодых, средневозрастных и старых генеративных растений возможно только при длительных наблюдениях на постоянных площадках.

Достаточно часто растения исследуемого вида отмирают после последнего цветения, не переходя в сенильное состояние (Вахрамеева, 2000; и др.), поэтому в наших исследованиях этот период не выделялся.

Было установлено, что популяции *D. incarnata* в различных условиях имеют специфический онтогенетический состав (табл.; рис. 1).

Таблица

Онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) *Dactylorhiza incarnata*

Популяции	Действие антропогенного фактора	Онтогенетическое состояние								Всего, шт.
		ювенильные растения (j)		имматурные растения (im)		взрослые вегетативные растения (v)		генеративные растения (g)		
		шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	
ЦП 1	Прирусловая часть поймы; начальная стадия пастбищной дигрессии	4	9.1	15	34.1	11	25.0	14	31.8	44
ЦП 2	Центральная части поймы; вытаптывание	0	0.0	5	35.7	0	0.0	9	64.3	14
ЦП 3	Центральная часть поймы; систематический выпас крупного рогатого скота	7	15.9	10	22.7	14	31.8	13	29.6	44
ЦП 4	Центральная часть поймы; выпас мелких домашних животных	0	0.0	1	6.7	1	6, 7	13	86, 7	15

По многолетним исследованиям корнеклубневых видов орхидных известно, что для *D. incarnata* характерна относительно высокая доля ювенильных растений (12 %), которые доживают до генеративного состояния. Для онтогенетической структуры популяций характерно преобладание взрослых особей, что представляет собой следствие большей длительности взрослого (генеративного) состояния и не свидетельствует о неблагополучии популяции (Вахрамеева, 2001).

Для устойчивого существования популяции в фитоценозе поток онтогенетических состояний должен быть сбалансированным и непрерывным. Онтогенетические спектры ЦП1 и ЦП3 полночленные левосторонние, ЦП2 и ЦП4 — неполночленные центрированные. По Т. А. Работнову, ЦП1и ЦП3 — инвазионные, ЦП2 и ЦП4 — нормальные. Отсутствие ювенильных и взрослых вегетативных особей, а также небольшая доля имматурных растений является признаком слабого семенного размножения (ЦП2 и ЦП4). Многочисленность ювенильных и имматурных особей (ЦП3) свидетельствует о том, что при отсутствии конкуренции других травянистых растений создаются условия для образования симбиоза семян *D. incarnata* с микоризными грибами и выживания молодых растений (Железная, 2008).

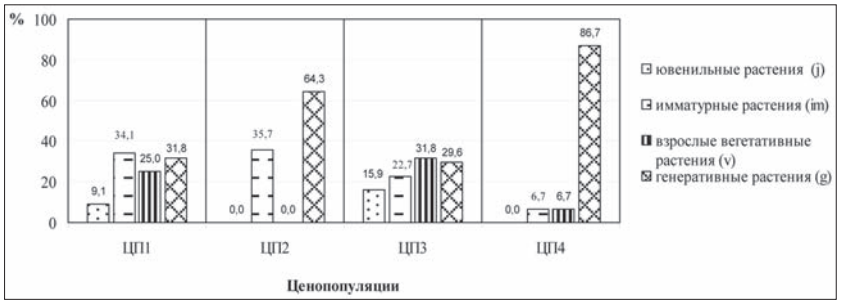


Рис. 1. Онтогенетическая структура популяций *Dactylorhiza incarnata* в условиях антропогенной нагрузки на пойменных лугах р. Псел (Сумская обл.).

По оси абсцисс — ценопопуляции *D. incarnata*; по оси ординат — доля особей различных онтогенетических состояний, %.

Индексы возобновляемости в ЦП 1 и ЦП 3 наивысшие и близкие по значениям — 68.2 и 70.5 % соответственно, в ЦП 2 — 35.7 %, самый низкий индекс возобновляемости в ЦП 4 — 13.3 %. Наивысший индекс генеративности у представителей ЦП4 — 86.7%, самый низкий — ЦП3 22.7% и ЦП1 33.3%.

Устойчивое существование популяций и их самоподдержание зависят от репродуктивного процесса. Полученные данные по трем популяциям *D. incarnata* свидетельствуют, что самый высокий уровень завязывания плодов наблюдался у особей ЦП 3 — 42.6 %, более низкий — у ЦП 1 и ЦП 4 — 39.8 и 29.3 % соответственно (рис. 2).

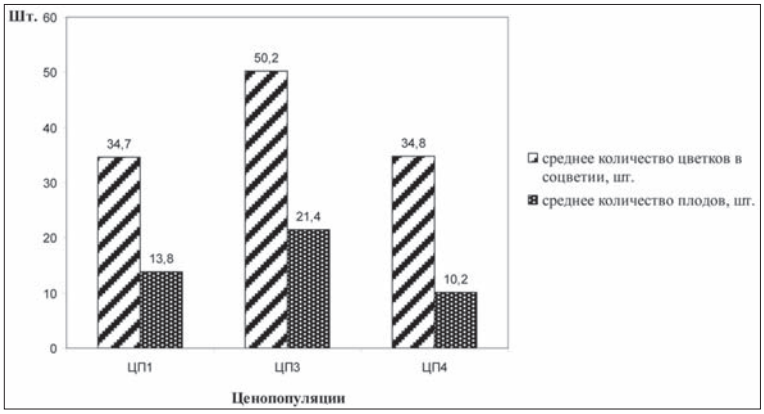


Рис. 2. Соотношения среднего количества цветков в соцветии и завязанных плодов в исследованных ценопопуляциях *Dactylorhiza incarnata* на пойменных лугах р. Псел (Сумская обл.).

По оси абсцисс — ценопопуляции *D. incarnata*; по оси ординат — количество цветков и плодов, шт.

Выводы. Предложена оригинальная система подразделения онтогенеза на основные этапы с опорой на структуру надземных органов. Онтогенетические спектры ценопопуляций *D. incarnata* существенно различались в связи с уровнем антропогенной нагрузки и были инвазионными и нормальными. Дополнительный морфометрический анализ показал, что между ценопопуляциями существует существенная разница по интенсивности цветения и плодозавязываемости. Устойчивость популяций *D. incarnata* под воздействием различных биотических и абиотических факторов требует дальнейшего исследования для прогнозирования и моделирования динамики популяций этого охраняемого на территории Украины вида.

Список литературы

Типология лугов Украины и их рациональное использование. 1998 / Балашов Л. С., Сипайлова Л. М., Соломаха В. А., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Киев. 238 с. — *Блинова И. В.* 1998. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Бот. журн. Т. 83. № 1. С. 85–94. — *Блинова И. В.* 2009. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Бот. журн. Т. 94. № 2. С. 212–240. — *Блинова И. В.* 2010. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. … докт. биол. наук. М. 46 с. — *Бондарєва Л. М.* 2005. Популяції ценозоутворюючих видів злакових рослин на заплавних луках р. Сули в її верхній та середній течії (Сумська область): Автореф. дис. … канд. біол. наук. Київ. 19 с. — *Вахрамеева М. Г.* 2000. Род Пальчатокоренник // Биол. флора Московской обл. Вып. 14. С. 54–85. — *Вахрамеева М. Г.* 2001. Некоторые результаты многолетних наблюдений за редкими видами растений на ЗБС. [Электронный ресурс] // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Материалы конф., посвящ. 250-летию МГУ им. М. В. Ломоносова и 90-летию Звенигородской биостанции им. С. Н. Скадовского биол. ф-та МГУ им. М. В. Ломоносова. М. http://herba.msu.ru/russian/biostantion/tezis/13.html). — *Вахрамеева М. Г.*, *Денисова Л. В*. 1991. Орхидеи нашей страны. М. 224 с. — *Виноградова Т. Н.* 1998. Проблема выделения возрастных состояний у орхидных на примере калипсо луковичной (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 1. С. 47–55. — *Виноградова Т. Н.* 1999. Два варианта развития ювенильных растений в естественной популяции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Т. 104. Вып. 4. С. 40–45. — *Ефимов П. Г.* 2010. Сохранение орхидных (*Orchidaceae* Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». Т. 2. № 1. С. 50–58. — *Железная Е. Л.* 2007. Онтогенез пальчатокоренника мясо-красного (*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo.) // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Том 5. С. 286–292. — *Железная Е. Л.* 2008. Структура ценопопуляционных локусов *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo на лугах в зависимости от фитоценотической приуроченности. [Электронный ресурс] // «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения»: Материалы междунар. конф., посвященной 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. (http://biologtext.ru/80.html). — *Железная Е. Л.* 2009. Изменение структуры популяции *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo в процессе зарастания лугово-болотного комплекса сообществ в Московской области // Экология. № 1. С. 1–5. — *Злобин Ю. А.* 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы. 263 с. — *Злобін Ю. А., Скляр В. Г., Бондарєва Л. М., Кирильчук К. С.* 2009. Концепція морфометрії у сучасній ботаніці // Чорноморськ. бот. журн. Т. 5. № 1. С. 5–22. — *Кирильчук К. С.* 2007. Популяційний аналіз бобових на заплавних луках річки Псел в умовах господарського користування: Автореф. дис. … канд. біол. наук. Київ. 22 с. — *Коваленко І. М.* 2003. Структура популяцій основних домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових масивах Деснянсько-Старогутського національного природного парку: Автореф. дис. … канд. біол. наук. Київ. 19 с. — *Про заходи* щодо посилення охорони рідкісних та зникаючих видів рослин і тварин, що підлягають особливій охороні на території Сумської області (Додаток 2) / Рішення обласної ради двадцять третього скликання від 18.09.2001 р. — *Работнов Т. А.* 1947. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений // Успехи современной биологии. Вып. 24. № 1(4). — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Вып. 6. С. 7–204. — *Татаренко И. В.* 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. 206 с. — *Татаренко И. В.* 1999. Возрастная структура и динамика

популяций орхидных Приморского края // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 1. С. 54–58. — *Ценопопуляции растений* (очерки популяционной биологии). 1988. / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М. 184 с. — *Червона книга* України. Рослинний світ. 2009 / Ред. Я. П. Дідух. Київ. 900 с.

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ПОЧВЕННЫХ АЛЬГОГРУППИРОВОК АССОЦИАЦИЙ ЕСТЕСТВЕННЫХ И РЕКРЕАЦИОННЫХ БЕРЕЗОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Н. Ю. Белич

Новосибирский государственный педагогический университет
Институт естественных и социально-экономических наук, кафедра ботаники и экологии
630126, Новосибирск, ул. Вилюйская, 28. E-mail: n_belka@ngs.ru

Ключевые слова: *почва, водоросли, березовые фитоценозы, рекреация.*

В настоящее время почва — этот незаменимый компонент биосферы — претерпевает различные антропогенные нагрузки, в том числе и рекреационное воздействие (Дубовик, 1995). Это воздействие постепенно приводит к изменению физических (нарушение водного, воздушного и температурного режимов, увеличение плотности, уменьшение водопроницаемости и количества крупных пор в почве) и химических (снижение содержания гумуса, некоторые изменения pH и др.) свойств почвы (Таран, 1985). Впоследствии нарушается естественная неоднородность и структура почвенного покрова, что, естественно, не может не оказывать влияние на формирование альгоценозов, которые активно учавствуют в почвенных процессах, являясь единственным фотосинтезирующим компонентом эдафона и началом трофических цепей.

Целью настоящей работы является изучение особенностей таксономической и фитоценотической структуры почвенных водорослей березовых фитоценозов под воздействием рекреационной нагрузки.

В сравнительном плане были изучены почвенные водоросли двух березовых фитоценозов, находящихся на территории Новосибирского сельского района Новосибирской области (табл. 1).

Таблица 1

Общая характеристика исследованных березовых фитоценозов

Ассоциация	Березово-орляково-разнотравная (естественная)	Березово-разнотравная (рекреационная)
Степень рекреационной нагрузки	–	Средняя
Тропиночная сеть, %	–	32–43
Тип почвы	Серая лесная	Серая лесная
Плотность почвы (г/см^3)	0.5	1.3
Высота подстилки, см	4–5	1–2
Влажность почвы, %	58.6	30.4
pH водн.	6.5	8.2
Общее проективное покрытие, %	70–75	48–54
Доминантные виды высших растений	*Betula pendula* Rotrh., *Populus tremula* L., *Padus racemosa* Lam.)., *Carex macroura* Meinsh., *Pteridium aquilinum* L., *Aegopodium podagraria* L.	*Betula pendula* Rotrh., *Urtica dioica* L., *Artemisia vulgare* L., *Arcticum tomentosum* Mill., *Cirsium vulgare* (Savi), *Equisetum sylvaticum* L., *Lathyrus vernus* L., *Plantago major* L.

Исследуемые ассоциации отличаются как по составу высших растений, так и по показателям, характеризующим почву (плотность, влажность, pH водн.). В связи с этим для рекреационного участка была установлена третья стадия дигрессии (Тихонов, 2005). Материалом для почвенно-альгологических исследований послужили 20 усредненных почвенных образцов, состоящих из 10 индивидуальных проб объемом 5 см^3 каждый. Пробы отбирались в 2008 г. в мае, июле и октябре, под эдификатором *Betula pendula* Rotrh. и лесными доминантами, а также с открытых участков почвы. Культивирование вели классическим почвенно-альгологическим методом чашечных культур со «стеклами обрастания». Просмотр в культурах проводился в течение 4–5 месяцев, учитывая возможные сукцессионные перестройки в альгогруппировках.

В целом было обнаружено 227 видов водорослей. Все они относятся к 4 отделам, 11 порядкам, 26 семействам и 70 родам почвенных водорослей. Лидером по числу видов является отдел *Chlorophyta* (около 48 % от альгофлоры). Число видов в отделах *Cyanophyta* и *Xanthophyta* почти одинаково (17 и 16 соответственно). Отдел диатомовых водорослей представлен 8 видами, что составляет всего 3 % от альгофлоры. Такое соотношение отделов характерно для лесных фитоценозов (Алексахина, Штина 1984). Сравнивая таксономическую структуру почвенных водорослей исследуемых ассоциаций, можно отметить, что большее число видов было обнаружено в ассоциации, не подверженной рекреационной нагрузке — 187 видов и внутривидовых таксонов; в ассоциации под влиянием рекреации — всего 124 вида и внутривидовых таксона. Рассматриваемые альгофлоры по числу порядков и семейств не отличаются (табл. 2). Однако на

родовом уровне заметно уменьшение числа родов в ассоциации под рекреационным воздействием: для отдела зеленых водорослей с 33 до 21, а для отдела желтозеленых — с 15 до 9 родов.

Отмечено явное преобладание видов почвенных водорослей отдела *Chlorophyta* (104 вида) в ассоциации березово-орляково-разнотравной, а для ассоциации находящейся под влиянием рекреации лидирующим по числу видов становится отдел *Cyanophyta.* Виды отдела *Xanthophyta* уменьшают свое видовое разнообразие в 3 раза в альгофлоре почв, подверженных рекреации (табл. 2).

Таблица 2

Таксономическая структура почвенных водорослей ассоциаций естественных и рекреационных березовых фитоценозов

Таксон	Число единиц				
	Cyanophyta	*Chlorophyta*	*Xanthophyta*	*Bacillariophyta*	Всего
Порядок	3/3	4/4	3/3	1/1	11/11
Семейство	8/8	9/7	6/6	2/2	25/23
Род	15/17	33/21	15/9	3/3	66/50
Семейство с 1 родом	3/3	2/1	5/5	1/1	11/10
Семейство с 1 видом	–	–	0/4	–	0/4
Семейств с 5 и более видами	1/6	8/6	2/1	1/1	12/14
Род с 1 видом	9/3	14/11	2/6	2/2	27/22
Род с 5 и более видами	0/4	5/1	3/0	1/1	9/6
Всего видов	26/56	104/45	50/15	7/8	187/124

Примечание. В числителе показатель для березово-орляково-разнотравной ассоциации (естественный участок), в знаменателе для березово-разнотравной (рекреационный участок).

Это связано с комплексным изменением условий обитания по ряду экологических факторов: иссушения (влажность почвы всего 30 %) и подщелачивания почвы (pH 8.2), уменьшения высоты подстилки, степени освещенности. Оказавшись вне конкуренции, представители отдела синезеленных усиливают развитие, резко увеличивая видовое разнообразие по сравнению с исходной почвой. Этому способствует более высокая интенсивность роста по сравнению с зелеными и желтозелеными водорослями, возможность передвигаться и закрепляться в субстрате с помощью слизистых чехлов, устойчивость к перепаду температур (Илюшенко, 2003; Трухницкая, Бережнова, 2003). Отдел *Bacillariophyta* в обеих ассоциациях представлен одинаковым числом видов. Что касается распределения видов по семействам и родам, то для березово-орляково-разнотравной ассоциации в лидирующих отделах (*Chlorophyta* и *Xanthophyta*) семейства и рода представлены наибольшим числом видов (от 5 и более), для ассоциации под воздействием рекреации наиболее насыщенными по числу видов являются семейства и рода отдела *Cyanophyta*, что касается отдела *Chlorophyta*, то здесь встречаются 6 семейств с 5 и более видами, а вот род *Chlamydomonas* с 5 и более видами всего один. Родов с одним видом достаточно как в одной, так и в другой исследуемой ассоциации, но одновидовые семейства встречаются только в антропогенно нарушенной ассоциации, и все эти 4 семейства относятся к отделу желтозеленых водорослей (табл. 2).

Семейственный спектр более детально раскрывает качественный состав почвенной альгофлоры. Для березово-орляково-разнотравной ассоциации ведущими семействами почвенной альгофлоры являются сем. *Pleurochloridaceae*, *Chlamydomonadaceae*, *Chlorellaceae*. Виды этих семейств являются типичными представителями почв лесных фитоценозов (Штина, Голлербах, 1976). Для березово-разнотравной ассоциации лидирующим по числу видов является сем. *Oscillatoriaceae* тогда как для альгофлоры естественной ассоциации оно не входит даже в десятку ведущих. Представители этого семейства предпочитают сильно уплотненную почву. Данную группу по типу стратегии выживания можно отнести к патиентам, способным переносить пресс антропогенных факторов (Кузяхметов, 2006). Второе место принадлежит сем. *Ulotrichaceae*, а вот с 3 по 5 место занимают семейства различных отделов с одинаковым числом видов (8): *Anabaenaceae*, *Neochloridaceae*, *Chlorellaceae*.

В исследуемых альгофлорах отмечены специфичные семейства. Так, для ассоциации, неподверженной рекреации, характерны семейства *Tetracistidaceae*, *Radiococcaceae*, представители которых не присутствовали в рекреационно нарушенных почвах. Семейства *Microcystidaceae*, *Schizothrichaceae*, *Gloeocapsaceae*, *Coccobactereaceae* встречаются только в подверженной рекреации березовом фитоценозе. Что касается родового спектра, то для березово-орляково-разнотравной ассоциации лидирующими по числу видов среди почвенных водорослей являются *Chlamydomonas*, *Characiopsis*, *Chlorococcum*. Лидирующими родами для ассоциации рекреационного участка являются представители отдела синезеленых водорослей *Oscillatoria* и *Nostoc*. Следует отметить присутствие в исследуемой альгофлоре синезеленых азотфиксаторов: *Nostoc microscopicum, N. paludosum*. Почвенные водоросли обладают особой чувствительностью и в то же время проявляют достаточную толерантность по отношению к фактором среды. Определенный набор видов почвенных водорослей может служить показателем почвенных условий и индицировать степень нарушения среды (Штина, 1990). Выявлен комплекс видов, чувствительных к рекреационным воздействиям (*Tetracystis dissociate, Ellipsoidion perminimum, Myrmecia bisecta* и др.) и видов-толерантов, адаптированных к жизни в условиях антропогенного стресса (*Phormidium autumnale, Stichococcus atomus* и др.).

Фитоценотическая структура почвенных альгогруппировок отражает экологические условия, создавшиеся в исследуемых ассоциациях. Общая формула жизненных форм следующая: $X_{73}Ch_{53}C_{33}P_{20}H_{15}Cf_8B_8amph_7M_5hydr_4Nf_1$. Превалируют водоросли X- и Ch жизненной формы, которые являются характерными представителями лесных сообществ, так как это теневыносливые виды, живущие под пологом травостоя, неустойчивы к засухам и экстремальным температурам. Третье место занимают виды С-формы — это колониальные и нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь, обитают как в толще почвы, так и на ее поверхности, образуя тонкие слизистые пленки и хлопья. Все эти 3 жизненные формы водорослей являются основой для формирования биологических спектров обеих ассоциаций, однако существуют и различия (табл. 3). Они касаются Н-формы, которая с большим числом видов (14) встречается в спектре жизненных форм березово-орляково-разнотравной ассоциации. Сюда относятся нитевидные зеленые водоросли родов *Chlorchormidium*, *Ulothrix*, которые не устойчивы против засухи и сильного света. В рекреационном участке превалируют виды Р-формы, к которой относятся синезеленые, не образующие значительной слизи виды рода *Phormidium* и *Plectonema*.

Таблица 3

Биологические спектры альгогруппировок березовых фитоценозов

Березовые фитоценозы	Спектр жизненных форм почвенных водорослей
Березово-орляково-разнотравная	$X_{68}Ch_{51}C_{25}H_{14}B_7P_7amph_5Cf_5hydr_3M_2$
Березово-разнотравная	$X_{29}C_{22}Ch_{21}P_{20}Cf_8B_8H_6M_5amph_3hydr_1Nf_1$

Анализ альгофлоры по жизненным формам показал, что во всех изученных ассоциациях преобладают широко распространенные виды-убиквисты. Для естественной ассоциации характерны водоросли, тяготеющие к затененным местообитаниям с устойчивой влажностью. Что касается водорослей обитающих в антропогенно нарушенной ассоциации, то они приспособлены тем или иным образом к перепадам влажности, температуры и высоким показателям плотности почвы.

Полученные материалы по исследованию почвенных водорослей в не нарушенных и нарушенных березовых фитоценозах позволяют сделать следующие обобщения:

1. В целом для ассоциаций исследуемых березовых фитоценозов было определено 227 видов, все они относятся к 4 отделам, 11 порядкам, 26 семействам и 70 родам почвенных водорослей. Между собой рассматриваемые ассоциации отличаются как по числу семейств и родов, так и по числу видов и их соотношению между ведущими отделами почвенных водорослей. Исследования показали, что при средней степени рекреационной нагрузки общее число видов почвенных водорослей снижается, при этом доля синезелёных водорослей увеличивается в 2 раза, а желтозеленых уменьшается в 3 раза.

2. Семейственный спектр свидетельствует о сложении специфических альгогруппировок в каждой из ассоциаций в зависимости от того, подвержена ассоциация рекреационному воздействию или нет. Для альгофлоры не нарушенного ценоза характерны семейства *Pleurochloridaceae*, *Chlamydomonadaceae*, *Chlorellaceae,* а для нарушенного ценоза — *Oscillatoriaceae*, *Ulotrichaceae, Anabaenaceae*, *Neochloridaceae*.

3. Фитоценотический анализ отражает экологические условия, сложившиеся в ассоциациях. При рекреационной нагрузке выживают адаптированные к перепадам температуры и влаги водоросли, обладающие слизистой защитой и резервным внутриклеточным материалом (*Microcoleus vaginatus*, *Nostoc commune*, виды *Phormidium*).

При сравнении альгофлор ненарушенных и нарушенных березовых фитоценозов, проявляется влияние рекреационного фактора на таксономическую и фитоценотическую структуру почвенных водорослей. Организация почвенных водорослей является важным критерием в оценке рекреационных нагрузок и мониторинге лесных экосистем. Материалы данных исследований могут быть полезны для регламентирования степени рекреации.

Список литературы

Алексахина Т. И., Штина Э. А. 1984. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М. 149 с. — *Дубовик И. Е.* 1995. Водоросли эродированных почв и альгологическаяоценка почвозащитных мероприятий. Уфа. 156 с. — *Илюшенко А. Е.* 2003. Группировки почвенных водорослей сосновых фитоценозов в режиме рекреационной нагрузки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 27 с. — *Кузяхметов Г. Г.* 2006. Водоросли зональных почв степи и лесостепи. Уфа. 286 с. — *Таран И. В.* 1985. Рекреационные леса Западной Сибири. Новосибирск. 244 с. — *Тихонов А. С.* 2005. Лесоводство. Калуга. 351 с. — *Трухницкая С. М., Бережнова Н. В.* 2003. Изменение состава и распределения водорослей под влиянием антропогенной нагрузки // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Вып. 4. Красноярск. С. 266–268. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* 1976. Экология почвенных водорослей. М. 144 с. — *Штина Э. А.* 1990. Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Бот. журн. Т. 75. № 1. С. 441–452.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А. Г. Благодатнова, Ж. Ф. Пивоварова

ФГОБУ ВПО Новосибирский государственный педагогический университет
630126, Новосибирск, ул. Вилюйская, 28. E-mail: ablagodatnova@yandex.ru

Ключевые слова: *болотные экосистемы, почвенные водоросли.*

В настоящее время важность исследования болотных экосистем приобретает все большее значение, что подтверждает Рамсарская Конвенция о водно-болотных угодьях (1971), имеющая международное значение, конференция в Рио-де-Жанейро (1992) и Йоханнесбурге (2002), посвященные сохранению биоразнообразия. Изучение компонентов, которые участвуют в биологических процессах в почвах, приобретает особое значение с точки зрения рационального использования и охраны почвенного покрова.

Исследования проведены в Плесецком р-не Архангельской обл. на протяжении 2006–2009 гг. Изучены 4 болота: эвтрофное, мезотрофное, 2 олиготрофных, одно из которых осушено. Собрано 441 смешанных почвенных образцов, каждый из которых состоял из 33 индивидуальных проб. При сборе проб учитывался верхний слой 0–5 см деятельного горизонта торфа (Штина и др., 1981).

Каждое из исследованных болот относится к определенному типу трофности: эвтрофное, мезотрофное, олиготрофное (табл. 1). Оценка степени трофности проведена на основе шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956). В исследованных болотах определены ассоциации в пределах типичной растительности, которые отражают особенности почвенно-экологических характеристик конкретной болотной системы.

Таблица 1

Характеристика исследованных болот Плесецкого района Архангельской области

Тип болота	Почва		Ассоциация	Доминантные виды растений	П/п, %
	тип	$pH_{солевая}$			
Эвтрофное	торфяная болотная низинная	4.5–4.9	сфагновая	*Sphagnum warnstorfii* Russ., *S. teres* (Schimp.) Aongstr.	100
			камышовая	*Scirpus lacustris* L.	80
Мезотрофное	то же	4.4–4.6	сосново-березово-осоковая	*Pinus sylvestris* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Carex acuta* L.	60
			хвощево-осоковая	*Equisetum palustre* L., *Carex acuta*	70
Олиготрофное неосушенное	торфяная болотная верховая	3.4–3.5	сфагновая	*Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid.	100
			багульниково-клюквенно-сфагновая	*Ledum palustre* L., *Oxycoccus quadripetalus* Gilib., *Sph. fuscum*	100
Олиготрофное осушенное	то же	3.9–4.0	моховая	*Polytrichum juniperinum* Hedw.	100
			осоковая	*Carex pauciflora* Lightf.	70
			открытое торфяное пространство		

Всего в почвах исследованных болотных экосистем обнаружено 160 видов (169 видов и внутривидовых таксона) водорослей, которые относятся к 5 отделам, 17 порядкам, 37 семействам, 67 родам (табл. 2). Ведущим отделом для болот является *Chlorophyta* (Благодатнова, 2010). Представители отдела *Cyanophyta* находятся на втором месте, что объясняется высокими широтами исследуемого района (Патова, Сивков, 2010). Рядом авторов отмечено снижение доли диатомовых в кислых почвах (Гайсина и др., 2008).

Таблица 2

Распределение основных таксонов водорослей в почвах исследованных болот

Таксон	Порядок	Семейство	Род	Вид	% видов от всей флоры
Cyanophyta	3	8	11	28	17.5
Bacillariophyta	1	3	7	20	12.5
Xanthophyta	3	6	10	20	12.5
Euglenophyta	1	1	1	1	0.6
Chlorophyta	9	19	38	91	56.9
Всего	17	37	67	160	–

Особенности фитоценотической организации альгогруппировок определяются конкретными почвенно-экологическими условиями и самой интразональной природой болотных экосистем. В пределах болотных систем показательными являются 2 экологических фактора: повышенная влажность (85 %), в то время как оптимальной для почвенных водорослей является влажность около 60 % (Phycology, 2008), и реакция почвенной среды ($pH_{солевая}$ в интервале 3.2–4.6).

В экологии традиционно используется классификация экологических групп относительно влажности с выделением ксерофитов, гигрофитов, гидрофитов и т. д. Для почвенных водорослей выделены мезофиль-

ные (*M*), ксерофильные (*K*), гидрофильные (*hydr*) и амфибиальные (*amph*) экологические группы водорослей. Окончание «фильные» («предпочитающие, любящие») употреблено в связи с широкой экологической валентностью большинства представителей почвенной флоры, наиболее верно отражает лабильность видов почвенных водорослей к экологическим условиям, в частности, к режиму увлажнения. Необходимо учитывать, что один и тот же вид, попадая в разные по водоснабжению условия, обнаруживает известную пластичность, приобретая во влажных условиях более гидроморфные, а в сухих — более ксероморфные черты.

Основываясь на собственных исследованиях, касающихся приуроченности к местообитанию отдельных видов, и литературных данных об экологических особенностях видов (Algal…, 2008; Phycology, 2008) соотношение групп в исследованных болотах представлено следующим образом: $M_{108}hydr_{42}amph_{11}K_8$. Относительно фактора влажности выявлены полночленные спектры с доминированием видов мезоморфной природы. Специфику болот отражают гидрофильные и амфибиальные группы (Штина и др., 1981), долевое участие которых составляет около 32 %. Для сравнения, аналогичный показатель в 4 исследованных лесах в непосредственной близости к болотам, находится в пределах 5–9 %.

Среди экологических групп почвенных водорослей в разных типах болот относительно фактора влажности среды выявлено превалирование мезофильной группы (табл. 3).

Таблица 3

Спектры экологических групп водорослей относительно влажности исследованных болот

Тип болота	Спектр экологических групп
Эвтрофное	$M_{74}hydr_{35}amph_9K_5$
Мезотрофное	$M_{62}hydr_{30}amph_8$
Олиготрофное неосушенное	$M_{26}hydr_{10}amph_4K_5$
Олиготрофное осушенное	$M_{78}hydr_{18}K_8amph_7$

Примечание. Экологические группы: *K* — ксерофильная, *M* — мезофильная, *amph* — амфибиальная, *hydr* — гидрофильная.

Лидирующие позиции в гидрофильной группе занимают представители *Cosmarium* и *Closterium*, как наиболее характерных родов для болот северных широт (Благодатнова, 2010) и некоторые представители сем. *Naviculaceae*, например, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.) D. T. часто встречается в почвах болотного ряда (Пивоварова, 2009). Присутствие видов таких разных групп как гидрофильная и ксерофильная в болотных системах, где переувлажнение является одним из определяющих признаков, отражает гетерогенность условий, вследствие чего формируется разнообразие экологических ниш. В то же время присутствие ксерофильной группы связано с физиологическим недостатком влаги, существующим в болотах, обусловленным особенностью химизма (большое количество гуминовых кислот), низкими температурами почвы. Разнообразие, поливариантность адаптаций есть один из механизмов устойчивости системы.

Четких тенденций зависимости изменений соотношений экологических групп от типа болота не прослеживается (рис. 1).

Тем не менее, в ряду уменьшения трофности (от эвтрофного к олиготрофному неосушенному болоту) происходит некоторое возрастание доли амфибиальных и ксерофильных видов. Для альгофлоры олиготрофного осушенного болота характерен значительный всплеск мезофильных и снижение долевого участия как гидрофильных, так и амфибиальных групп. Аналогичная ситуация характерна для почвенных альгогруппировок леса, окружающего болото. Так, в соседствующих лесных фитоценозах, окружающих болото (подзолистая почва), долевое участие гидрофильных и амфибиальных видов составило 8.4 %. Восстановление осушенной болотной экосистемы протекает по зональному типу, о чем свидетельствует высокое значение коэффициента сходства альгофлор осушенного болота и окружающего его леса (более 45 %). В то же время альгофлора болота включает в себя типичных представителей болотной альгофлоры — гидрофильные и амфибиальные *Cosmarium crenatum* Ralfs, *Closterium gracile* Bréb., *Mesotaenium endlicherianum* Näg. и другие.

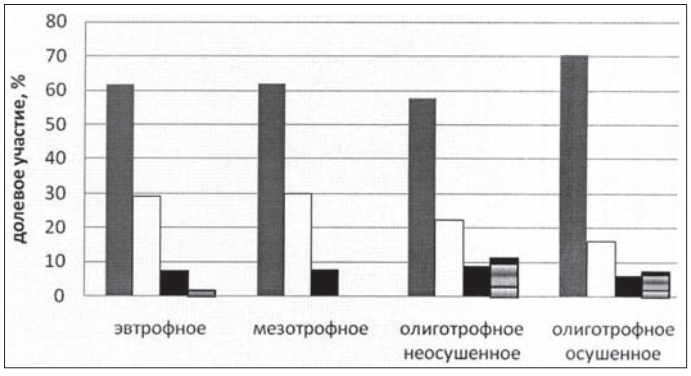


Рис. 1. Изменение долевого участия экологических групп водорослей относительно влажности среды в зависимости от типа болота.

По осям абсцисс — исследованные болотные экосистемы; по осям ординат — долевое участие экологических групп относительно влажности среды.

Одной из характерных черт болотных экосистем является кислая реакция почвы. При низких значениях pH уменьшается растворимость углекислого газа и увеличивается растворимость некоторых ионов, наблюдается подавление клеточного деления, повреждается ряд ферментов (Algal…, 2008). В основе адаптации отдельных видов водорослей к повышенной кислотности среды лежит механизм внутрикле-

точной осморегуляции. Во флоре превалируют виды-индифференты (табл. 4), что является типичным для альгофлоры Северо-Западного региона (Штина и др., 1981).

Таблица 4

Спектры экологических групп водорослей относительно реакции среды исследованных болот

Тип болота	Спектр экологических групп
Эвтрофное	$И_{54}А_{15}Н_{51}$
Мезотрофное	$И_{50}А_{20}Н_{30}$
Олиготрофное неосушенное	$И_{20}А_{9}Н_{16}$
Олиготрофное осушенное	$И_{44}А_{16}Н_{51}$

Примечание. И — индифференты, А — ацидофилы, Н — нет данных.

Возможно, превалирование во флоре болот видов-индифферентов отдела *Chlorophyta* в некоторой степени может объяснить тот факт, что у представителей *Chlorella, Chlamydomonas, Scenedesmus*, в большей степени не чувствительных к реакции среды, выработан особый тип фотосинтетических восстанавливающих ферментных систем, что связано с избытком ионов H^+ в кислой среде (Phycology, 2008). Наряду с доминацией, виды-индифференты, как правило, наиболее активны во флорах исследованных болот. Активность — мера преуспевания вида в данных условиях, отражает его вес в формировании сообществ, рассчитанная на основе показателей встречаемости и активности (Кузяхметов, 2002). При максимальном значении активности, равном 7.7, *Chlamydomonas globosa* Snow., *Chlorococcum ellipsoideum* Deason et Bold имеют высокие показатели (около 4–5), в то время как активность видов-ацидофилов, например, *Eunotia gracilis* (Ehr.) Rabenh., *Cosmarium quadratum* Ralfs варьирует в пределах от 2 до 3 (табл. 5). Необходимо отметить, что группу ацидофилов составляют, как правило, типичные или характерные болотные виды водорослей, в то время как индифферентные виды достаточно широко распространены в почвах различных экосистем.

Таблица 5

Активность видов-индифферентов и ацидофилов в почвах исследованных болотных экосистем

Название вида	Экологическая группа	Активность
Chlamydomonas globosa	*И*	4.4
Chlorococcum ellipsoideum	*И*	5.2
Eunotia gracilis	*А*	2.1
Cosmarium quadratum	*А*	3.0
Chlamydomonas atactogama	*И*	7.7
Frustulia rhomboides var. saxonica	*А*	4.3
Bumilleria klebsiana	*И*	5.6

Примечание. И — индифференты, А — ацидофилы.

Анализ долевого участия экологических групп в спектре подтверждает значительное превалирование индифферентов (рис. 2).

Прослеживается тенденция увеличения доли ацидофилов от эвтрофного к олиготрофному неосушенному болоту и резкий спад (до 7 %) в олиготрофном осушенном болоте.

В ряду уменьшения трофности болот (от эвтрофного к олиготрофному) в организации альгогруппировок выявлена тенденция увеличения долевого участия видов амфибиальной экологической группы (от 7.5 до 8.9 %) и ацидофилов (от 12 до 20 %). Олиготрофное осушенное болото выделяется из представленного ряда снижением долевого участия гидрофильных (в 2 раза) и амфибиальных (в 1.5 раза) видов, а так же ацидофилов (в 1.5 раза). Тип болотной системы, гетерогенность экологических условий определяют формирование тех или иных группировок почвенных водорослей. Проекцией условий является уникальность таксономического состава, различная степень фитоценотической нагрузки, соотношение экологических групп почвенных водорослей. В основе качественных различий лежит экологическая индивидуальность отдельных видов почвенных водорослей.

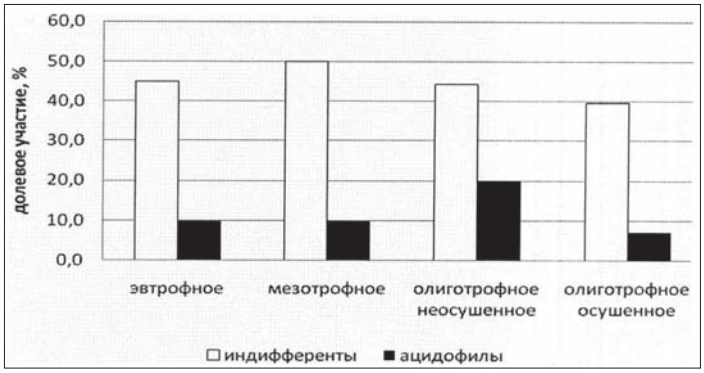


Рис. 2. Изменение долевого участия экологических групп относительно реакции среды в зависимости от типа болота.

По осям абсцисс — исследованные болотные экосистемы; по осям ординат — долевое участие экологических групп относительно реакции среды.

Список литературы

Благодатнова А. Г. 2010. Почвенные водоросли болотных экосистем (Плесецкий район Архангельской области): Автореф. дис. ... к. б. н. Новосибирск. 16 с. — *Гайсина Л. А., Фазлутдинова А. И., Кабиров Р. Р.* 2008. Популяционная альгология. Уфа. 152 с. — *Кузяхметов Г. Г.* 2002. Влияние почвенно-климатических и фитоценотических факторов на

пространственное распределение водорослей в почвах Предуралья (Россия) // Альгология. № 12. С. 111–124. — *Патова Е. Н., Сивков М. Д.* 2010. Цианобактерии криогенных пятен горно-тундровых почв // Автотрофные микроорганизмы: Матер. Всерос. симпозиума с междунар. участием (Москва, 23–26 декабря 2010 г.). С. 80. — *Пивоварова Ж. Ф.* 2009. Особенности альгофлоры горных степей Северо-Востока Азии // Биологическая наука и образование в педагогических вузах: Матер. VI Всерос. науч.-практич. конф. 15–16 апреля 2009. Вып. 6. Новосибирск. С. 198–200. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н. и др.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с. — *Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С.* 1981. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л. 269 с. — *Algal* Chemical Ecology. 2008 / Ed. C. D. Amsler Heidelberg. 322 p. — *Phycology.* 2008 / Ed. Lee R. E. New York. 561 p.

ЛУГОВЫЕ СТЕПИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ (ИХ СТАТУС И КЛИМАТИЧЕСКИЕ РУБЕЖИ)

Н. И. Бобровская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: bobr@NB13535. spb.edu

Ключевые слова: *луговые степи, лесостепь, радиационный индекс сухости, динамика растительности.*

Луговые степи представляют собой северную подзону степной зоны и приурочены, как правило, к лесостепи, которая находится на стыке двух крупных ботанико-географических областей. На протяжении длительного периода ее изучения существовало немало гипотез о степени автохтонности лесостепи. Например, С. И. Коржинский (1891) считал, что она представляет собой сукцессионную стадию формирующегося здесь леса; Г. И. Танфильев (1894) рассматривал ее как «предстепье»; И. К. Пачоский (1910) полагал, что в доледниковом ландшафте Средней Европы существовала практически только лесостепь, часть которой сохранилась до сих пор. Впрочем, эта дискуссия в литературе хорошо освещена. Ряд исследователей предлагали рассматривать лесостепь как самостоятельную ботанико-географическую зону или стали относить к лесной зоне. Хотелось бы отметить, что и сейчас возникают споры о ботанико-географическом статусе лесостепи, однако достаточно убедительных доказательств какой-либо одной точки зрения до сих пор нет. Вслед за Е. М. Лавренко (Лавренко и др., 1991) мы рассматриваем лесостепь как буферную территорию, которая разделяет 2 типа растительности — лесную и степную. Таким же образом ее рассматривают и современные европейские геоботаники, выпустившие сравнительно недавно карту растительности Европы м. 1 : 2 500 000 и пояснительный текст к ней (Karte…, 2003). В работе над этой картой принимали участие и отечественные ученые.

Сложность такого ботанико-географического явления, как лесостепь, издавна привлекала внимание ботаников. Уже давно делаются попытки определить причины, вызывающие смену лесного типа растительности степным. Дискуссия о причинах безлесья степей и взаимоотношении леса и степи проходила в основном в конце Х1Х и первой половине ХХ в. В дальнейшем, хотя изучение растительного покрова лесостепных ландшафтов, и луговых степей в том числе, продолжалось, основные усилия сместились к изучению разнообразия типов степей, к ботанико-географическим исследованиям. Однако в последние годы интерес к территории лесостепи заметно вырос. Этот интерес связан не только с тем, что сравнительно бесспорных ответов на многие чрезвычайно важные вопросы до сих пор не получено. Отчасти, как нам представляется, он связан и с необходимостью получить в наше время более достоверные прогнозы возможных изменений характера растительного покрова в случае глобальных или региональных изменений климатической обстановки. Хорошо известно, что существует ряд прогностических моделей изменения растительного покрова под влиянием глобального потепления климата. Несмотря на имеющиеся различия в оценках масштабов этих изменений, в отношении основных тенденций существенных противоречий между различными составителями моделей не было. А тенденция с их точки зрения такова, что в случае потепления климата произойдет сокращение площадей, занятых тундрой и лесотундрой, бореальными лесами; напротив, территории, занятые степными экосистемами, увеличатся, причем степная зона в целом должна продвинуться на север, полоса же лесостепи — на север и восток. В отношении того, на сколько же увеличится или сократится площадь упомянутых природных зон, имеются достаточно заметные расхождения.

Вообще же лесостепь, где в центральной и особенно южной полосах весьма заметные позиции на водораздельных пространствах занимают луговые степи, сосуществуя с лесными группировками, по целому ряду параметров является важным рубежом. Например, принято считать, что она является северной границей распространения лессов и лессовидных почв и южной границей распространения ели и водораздельных сфагновых болот (Мильков, 1950). Хорошо известно, что для лесостепи характерно макромозаичное распределение степной и лесной растительности. Будучи приурочены к водораздельным территориям, первые больше тяготеют к хорошо дренированным серым лесным почвам, деградированным черноземам возвышенностей, склонам сильно расчлененных балок, вторые — к типичным черноземам (мощным,

обыкновенным или к южным). Что касается луговых степей, то достаточно широко представлены и их петрофитные варианты, расположенные на карбонатных почвах, выходах мелов или известняков. Одна из чрезвычайно важных особенностей климата лесостепи — сравнительно малая разница между количеством выпадающих осадков и испаряемостью занятой ею территории. Уже давно изменения в характере растительного покрова связывают с широтными изменениями количества тепла, приходящего к поверхности земли (Докучаев, 1948; Григорьев, 1954; и др). Существенное значение имеет также количество приходящей к ней влаги. Оказалось, что радиационный индекс сухости (РИС), определяющий относительное значение составляющих теплового и водного балансов, хорошо согласуется с расположением границ основных природных зон. В большой степени он может считаться показателем степени засушливости климата.

Радиационный индекс сухости = R / $L_{r,}$ где R — среднегодовой радиационный баланс, Lr — затраты тепла на испарение средней годовой суммы осадков

Было рассчитано (Будыко, 1984 и др.), что бореальные леса, например, расположены на территориях, для которых характерна величина радиационного индекса сухости, лежащая в диапазоне 0.5 до 1, степи — от 1 до 2, «полупустыни» — от 2 до 3, пустыни — выше 3.

Климатические границы, выделенные по соотношению тепла и влаги с помощью РИС, используются довольно широко, в том числе и ботаниками. Нам представлялось, однако, необходимым уточнить эти границы для восточноевропейских степей, в том числе и потому, что по расчетам климатологов (Береснева, 1981) в пустынных степях Северной Гоби (Монголия) его размеры достигали необычайно высоких значений — 7.8 ед., т. е., по-видимому, существует возможность существования степей в совершенно иных климатических условиях. Нами была сделана оценка величины радиационного индекса сухости для основных подзональных вариантов степей европейской части России.

При описании современного состояния их растительного покрова сотрудники Лаборатории степной зоны использовали чаще всего ключевые участки. Работы проводились в различных подзонах степей европейской части страны. Естественно, наличие собственных описаний позволяло определять и тип степей, к которому относилась растительность того или иного ключевого участка.

Таблица 1

Радиационный индекс сухости в луговых степях европейской части России

Местонахождение ключевого участка	Радиационный индекс сухости
Таловая (Каменная степь, Воронежская область)	1.17
Стрелецкая степь (Курская область)	1.00
Заповедник «Дивногорье» (Воронежская область, Лиски)	1.08
Западная часть Самарской области, севернее р. Кинель	1.23
Хвалынский национальный парк (Саратовская область, Приволжская возвышенность)	1.41
Северная часть заповедника «Нижнехоперский», Волгоградская область	1.43

Для расчетов РИС были использованы данные региональных метеостанций, наиболее близко расположенных к каждому из участков. Такой подход, как нам представляется, сокращает необходимость использования больших экстраполяций. Были использованы метеоданные за период с конца 1950-х по середину 1970-х гг. (средняя за 27 лет), как для сравнительной оценки различных территорий было рекомендовано Всемирной Метеорологической Организацией (ВМО). Расчеты сделаны для 17 пунктов, расположенных в луговых, настоящих и опустыненных степях.

Лишь в одном случае описания растительности мы не проводили — это Стрелецкая степь. Но ее растительный покров хорошо известен из литературы, впрочем, там в свое время работала и наша коллега — А. М. Семенова-Тян-Шанская. Полученные величины, как нам представляется, могут характеризовать климатические границы, в которых в настоящее время существуют луговые, настоящие и опустыненные степи на европейской части России. Расчеты показали, что луговые степи приурочены к территориям, где радиационный индекс сухости варьирует от 1 (Стрелецкая степь) до 1.43 ед. (Хвалынск, Приволжская возвышенность). В целом же степная растительность в этой части страны распространена в условиях, где РИС варьирует от 1 до 2.67. Климатические границы существования настоящих степей на европейской части России, определенные по величине радиационного индекса сухости, составляют 1.67–2.17, а опустыненных — 1.77–2.67 ед.

Описания растительности ключевых участков позволило оценить видовую насыщенность сообществ в расчете на 100 м^2, а для большинства из них и на 1 м^2. Оказалось, что в среднем в сообществах луговых степей на 1 м^2 приходилось 30 видов. Максимальное же их количество на 1 м^2 отмечено в Стрелецкой степи — в среднем 77 видов (Алехин, 1934; Афанасьева, Голубев, 1964). Расчеты показали, что в луговых степях на 100 м^2 приходится в среднем 51 вид, самой же высокой видовой насыщенностью отличаются сообщества Стрелецкой степи — до 112 видов. Таким образом, наибольшая видовая насыщенность сообществ была отмечена на территории, где радиационный индекс сухости составлял 1, т. е. испаряемость была равна количеству выпадающих осадков. С увеличением радиационного индекса сухости число видов в степных сообществах естественно сокращалось. Хотелось бы отметить, что видовое богатство сообществ при продвижении от луговых до опустыненных степей сокращалось в среднем в 2.8 раза, а величина радиационного индекса сухости, напротив, возрастала в 2.7.

Более 10 лет нами проводятся работы по изучению лугово-степной растительности Каменной степи (Воронежская область), которая находится на землях НИИ с/х ЦЧП им. В. В. Докучаева. Получена характеристика современного состояния старозалежной и целинной растительности. Последняя, как известно, в связи массовой распашкой территории в европейской России сохранились преимущественно в балках и на приводораздельных пространствах. На основании собственных данных, а также архивных и литературных источников удалось показать динамику естественной растительности почти за 100 лет (Паршутина, 2010). Почти столетний возраст имеет и один из старозалежных участков, который в 1908 г. был изъят из землепользования, а в 1912 г. на нем был введен режим абсолютного заповедания, который сохранился до сих пор. В результате этого эксперимента здесь сначала практически восстановилась лугово-степная растительность, в которую постепенно внедрялись отдельные древесные и кустарниковые виды. Например, когда древесно-кустарниковые заросли в 1972 г. стали занимать более 60 % территории залежи, в сохранившемся лугово-степном травостое можно было выделить 3 сообщества: *Bunias orientalis* + *Bromopsis inermis, Stipa pennata* + *Vicia tenuifolia* + *Campanula glomerata* и *Origanum vulgare* + *Galium verum* (названия растений даны по С. К. Черепанову, 1995). К концу XX в. на этой залежи сформировался почти мертвопокровный кленовый лес сомкнутостью 1 (Бобровская и др., 2008; Казанцева и др., 2008). На этом участке в разные годы работали К. Н. Владимиров, Н. А. Аврорин, Н. С Камышев, Б. А. Келлер; есть описания участка, сделанные сотрудницей НИИ с/х ЦЧП А. И. Пащенко. Т. И. Казанцевой с перерывами в 11 лет сделаны описания дважды. Поскольку динамика и целинной, и залежной растительности рассматривалась за длительный срок, представлялось немаловажным выяснить особенности климатической обстановки за столетний период.

Количество выпадающих осадков в Каменной степи составляло в среднем 458 мм в год, а среднегодовая температура + 6 °С. Расчеты температурных трендов показали, что с начала XX в. до конца 1990-х гг. температуры воздуха выросли на 1.4 °С. Оказалось, однако, что начиная с 1950-х гг. статистически достоверного повышения температур не происходило. А вот количество осадков за этот период по сравнению со среднемноголетним возросло более чем на 80 мм. Приблизительно до 2007 г. продолжалось его последовательное увеличение: в конце 1990-х и в первые годы этого столетия среднегодовое количество осадков достигало уже 580–600 мм. Это, вероятно, могло ускорить процесс трансформации луговой степи, находящейся в условиях абсолютной заповедности, в лесную группировку. Сравнительный анализ позволяет предположить, что в растительном покрове луговостепных залежей и целинных степей наметилась некоторая слабо выраженная тенденция к ее мезофитизации. В последние 3 года после почти 50-летнего периода, когда в целом постепенно шло увеличение влагообеспеченности территории, количество выпадающих осадков стало заметно снижаться. Радиационный индекс сухости для Каменной степи, расчеты для которой, как и для остальных территорий, были сделаны согласно рекомендациям ВМО, составил 1.17 ед.

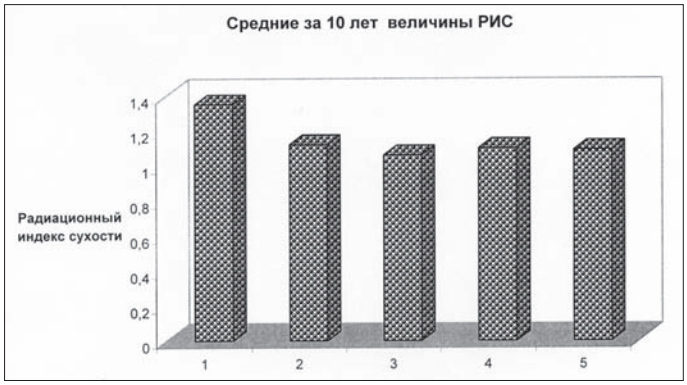


Рис. Средние за 10 лет величины радиационного индекса сухости.

По оси ординат — годы: 1 — 1950–1960, 2 — 1961–1970, 3 — 1971–1980, 4 — 1981–1990, 5 — 1991–1999 гг.

Как нам представляется, для дальнейшего анализа, наряду с выявлением степени влияния на динамику степной растительности отдельно температур и количества осадков, следует проследить изменения радиационного индекса сухости, поскольку он характеризует водно-тепловой режим в целом. Для Каменной степи были рассчитаны его величины за каждый год второй половины XX в., когда начались фиксироваться определенные изменения климатической обстановки. В расчетах большую помощь оказали сотрудники Лаборатории палеоклимата ГГИ. Учитывая определенную инерционность растительного покрова на действие внешних факторов, для первоначальной характеристики были использованы средние за десятилетие величины (рис.), которые показали изменения водно-теплового баланса территории Каменной степи. Достаточно интересные факты, как нам представляется, выявились при сопоставлении его величин за отдельные годы. Оказалось, что, несмотря на общую тенденцию к снижению в Каменной степи индекса сухости, практически в каждом десятилетии встречались периоды, когда наряду с низкими величинами (иногда меньше 1, т. е. как в лесной зоне) соседствовали годы с высоким индексом. Временами он приближался к 2 и более, т. е. как в сухих или даже опустыненных степях. Все это позволяет предположить наличие достаточно высокой устойчивости луговых степей к колебаниям климата.

Работа выполнена в рамках плана НИР Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и при поддержке РФФИ (грант 09-04-00535а). Мы выражаем искреннюю благодарность сотрудникам ГГИ К. И. Кобак и Н. А. Лемешко за оказанную помощь в определении радиационного индекса сухости.

Список литературы

Алехин В. В. 1934. Центрально-черноземные степи. Воронеж. 90 с. — *Афанасьева Е. А., Голубев В. Н.* 1962. Почвенно-ботанический очерк Стрелецкой степи. Курск. 65 с. — Береснева И. А. 1981. Тепловой баланс подстилающей поверхности территории МНР // Тр. ГГО. Вып. 441. — *Бобровская Н. И., Казанцева Т. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В.* 2008. Особенности демутации растительного покрова старозалежного участка // Материалы Междунар. конф. «Современное состояние, проблемы и перспективы региональных ботанических исследований». Воронеж. С. 47–51. — *Будыко М. И.* 1984. Эволюция биосферы. Л. 487 с. — *Григорьев А. А*. 1954. Географическая зональность и некоторые ее закономерности // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 5. С. 17–39. № 6. С. 41–50. — *Докучаев В. В.* 1948. Учение о зонах природы. М. 63 с. — *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. 620–633. — *Коржинский С. И.* 1891. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Ч. 2. //Тр. Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те. Т. 22. Вып. 6. 201 с. — *Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И.* 1991. Степи Евразии. Л. 144 с. — *Мильков Ф. Н.* 1950. Лесостепь Русской равнины. М. 296 с. — *Паршутина Л. П.* 2010. Современное состояние и тенденции естественного восстановления степной растительности «Каменной степи» (Воронежская область) // Междунар. науч. конф. «Теоретические и прикладные проблемы использования, сохранения и восстановления биологического разнообразия травяных экосистем». Михайловск. — *Пачоский И. К.* 1910. Основные черты развития флоры Юго-западной России. Херсон. 430 с. — *Танфильев Г. И.* 1894. Пределы лесов на юге России. СПб. 175 с. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с. — *Karte der natürlichen Vegetation Europas*. M. 1 : 2 500 000. 2003. Erläuterungstext. Zusammengestellt und bearbeitet von U. Bohn, G. Golub, Ch. Hettwer, Z. Neuhäuslova, H. Schlüter, H. Weber (comp.) Bonn. 655 S.

ИНДИКАЦИЯ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ И ЕГО ДИНАМИКИ ПО АККУМУЛЯЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ДРЕВЕСИНЕ *PINUS SYLVESTRIS* L.

А. П. Борисов

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: borisov.artemy@gmail.com

В настоящее время техногенное загрязнение стало одним из наиболее значимых экологических факторов. Для раскрытия характера и динамики промышленного загрязнения в последнее время используют уровень накопления тяжелых металлов (ТМ) в кольцах древесины. Хотя изучение распределения тяжелых металлов по годичным кольцам древесины представляет как теоретический, так и практический интерес, лишь незначительное количество работ посвящено исследованию этой проблемы, а имеющиеся в литературе сведения противоречивы. Большая часть исследований проводились на различных видах дуба, сосны и ели. В некоторых работах показана корреляция между атмосферным загрязнением и концентрацией ТМ в годичных кольцах (Ward et al., 1974; Rolfe, 1974; Kardell et al., 1978). Результаты других исследований не подтверждают этой корреляции (Szopa et al., 1973; Barnes et al., 1976). Следует отметить, что большинство этих работ связано с изучением влияния загрязнения среды выбросами автомобильного транспорта и отражает распределение только Pb.

Для раскрытия динамики накопления химических элементов оптимальным объектом является древесный вид с минимальным радиальным перемещением элементов, связанных в ксилеме. Более перспективными объектами для построения истории загрязнения ТМ с помощью древесины являются хвойные породы, у которых скорость радиального транспорта ниже, чем у широколиственных видов. Поэтому данная работа была выполнена на древесине *Pinus sylvesrtris* L.

Целью исследования явилось изучение накопления и распределения Ni, Cu и других ТМ в годичных кольцах древесины *Pinus sylvesrtris* L. в зависимости от уровня аэротехногенного загрязнения, а также динамика процесса.

Работа проводилась на пробных площадях, заложенных на разном расстоянии от источника загрязнения, комбината “Североникель” (10–15 км — импактная зона, 30–35 км — буферная, 65 км — фоновая) (Ярмишко, 1997). Образцы древесины брали в виде кернов и спилов. После камеральной обработки образцов древесины определяли возраст деревьев и проводили химический анализ древесины. Пробы были взяты со 170 модельных деревьев.

Учитывая низкую зольность и низкий уровень содержания химических элементов в древесине, пробы древесины составлялись по 10-летним интервалам. В среднюю пробу объединяли образцы деревьев одинакового жизненного состояния и близких возрастных категорий. В пробах определяли содержание Ni, Cu, Fe, Mn, Zn, Co, Cd методом атомно- абсорбционной спектрометрии.

Изучение особенностей накопления приоритетных загрязнителей (Ni, Cu) в древесине сосны на пробных площадях на разном удалении от источника загрязнения показало уменьшение содержания никеля в древесине с увеличением расстояния от источника загрязнения. Содержание никеля в древесине достоверно различалось между импактной зоной и фоновой зоной, импактной зоной и буферной (рис. 1). В им-

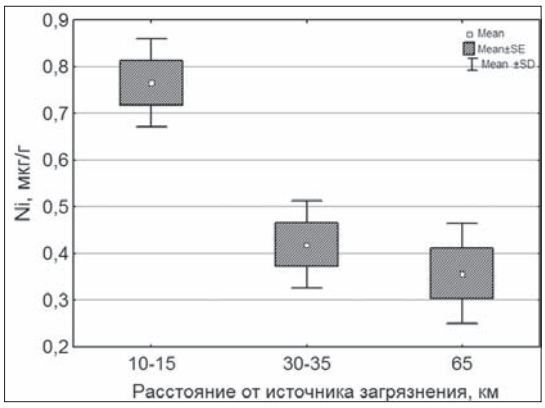


Рис. 1. Среднее содержание Ni в древесине *P.* **s***ylvestris* на разном удалении от источника загрязнения.

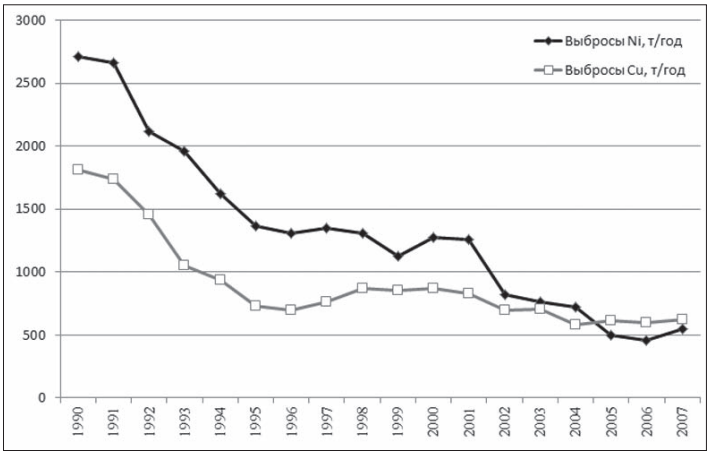


Рис. 2. Динамика выбросов Ni и Cu в атмосферу комбинатом «Североникель».

пактной зоне наблюдались максимальные уровни накопления меди. При этом накопление меди в годичных кольцах разного возраста в каждой зоне загрязнения широко варьировало и поэтому различия между зонами были недостоверны.

Показано, что под воздействием атмосферного загрязнения происходит снижение содержания Mn и Fe в годичных кольцах при приближении к источнику загрязнения. Антагонизм в накоплении ТМ и Mn хорошо известен в литературе (Лянгузова, 1990).

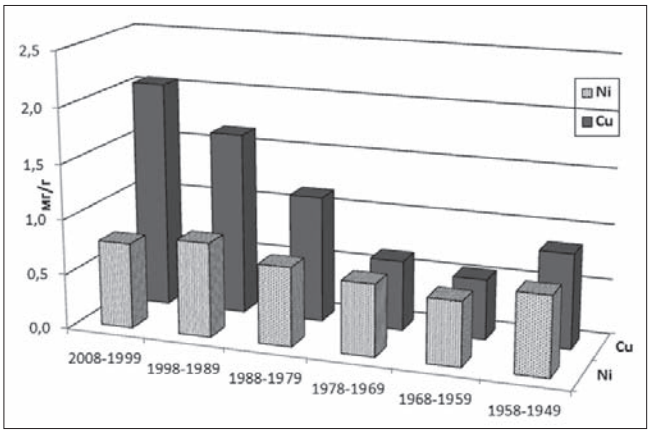


Рис. 3. Содержание Cu и Ni в годичных кольцах древесины сосны.

Содержание Zn колебалось в пределах 0.28–11.24 мкг/г, среднее содержание в годичных кольцах растений импактной зоны составляло 3.18±2.1 мкг/г и достоверно не отличалось от содержания в фоновой зоне 6.07±3.56 мкг/г. Cd и Co были обнаружены в древесине в следовых количествах, в среднем: Cd 0.07±0.02 мкг/г; Co 0.07±0.04 мкг/г. Не было обнаружено зависимости между содержанием их в древесине и степенью загрязнения.

Не найдена корреляция между динамикой общего уровня выбросов комбината «Североникель» (рис. 2) и аккумуляцией приоритетных загрязнителей Ni и Cu в годичных кольцах, сформированых в соответствующие сроки (рис. 3).

Наибольшие концентрации были обнаружены во внешних кольцах, образованных за последние 10 лет. Максимальное содержание во внешних кольцах как тяжелых, так и других металлов было обнаружено также другими исследователями (Ferretti et al., 1993; Queirolo F. et al., 1990; Lukaszewski et al., 1988). Повышенные концентрации металлов во внешних древесных кольцах могут быть обусловлены тем, что ТМ попадают в древесину через почву, содержание ТМ в которой, несмотря на снижение выбросов не уменьшается, а также преимущественным транспортом воды и минеральных элементов по внешним годичным кольцам. Радиальный транспорт также может быть одной из возможных причин отсутствия корреляции между уровнем загрязнения окружающей среды и концентрацией тяжелых металлов в соответствующих годичных кольцах. Не является очевидным, остаются ли на месте металлы, абсорбированные в ксилеме вновь образуемого годичного кольца, и указывают ли они тем самым на загрязнение данного года или они двигаются радиально по ксилеме. Недостаточно сведений о радиальном транспорте ТМ в древесине хвойных, хотя известен более примитивный характер их древесины, с трахеидами и немногими короткими клетками луча, которые уменьшают поперечное движение от заболони к внутренней части.

Таким образом, наше исследование показало возможность оценки уровня загрязнения среды некоторыми ТМ по их накоплению в годичных слоях древесины, более отчетливые данные получены по аккумуляции Ni. Уровень накопления Ni и Cu в годичных слоях древесины *P. sylvestris* не отражает динамику аэротехногенного загрязнения среды, что связано, вероятно, со стабильно высоким уровнем почвенного загрязнения.

Список литературы

Лянгузова И. В., Меньшикова Г. П., Ярмишко М. А. 1990. Загрязнение почв // Влияние промышленного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л.: БИН АН СССР. С. 38–48. — *Ярмишко В. Т.* 1997. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбГУ, С. 41–42. — *Barnes D, Hata-*

dah M. A., Ottaway J. M. 1976. The lead, copper and zinc content of tree rings and bark // Science of the Total Environment. V. 5. P. 63–67. — *Feretti M., Udisti R., Barbolani E.* 1993. Mineral nutrients and trace metals in tree rings of *Pinus* sp. // Fresenius Journal of Analytical Chemistry. № 347. P. 467–470. — *Kardell L, Larsson J.* 1978. Lead and cadmium in oak tree rings (*Quercus robur* L.) // Ambio. V. 7. P. 117–121. — *Lukaszewski Z., Siwecki R., Opydo J., Zembrzusk W.* 1988. The effect of industrial pollution on Zinc, Cadmium and Copper concentration in the xylem rings of Scot's pine (*Pinus sylvestris* L.) and in the soil // Trees. V. 2. P. 1–6. — *Queirolo F., Valenta P., Stegen s., Breckle S.-W.* 1990. Heavy metal concentration in oak wood growth rings from the Taunus (Federal Republic of Germany) and the Valdivia (Chile) regions // Trees. № 4: P. 81–87. — *Rolfe G. L.* 1974. Lead distribution in tree-rings // Forest Science. V. 20. P. 283–286. — *Szopa P. S., McGuinness E. A., Pierce J. O.* 1973. Distribution of lead within the xylem elements of trees exposed to airborne lead compounds // Wood Science and Technology. V. 6. P. 72–77. — *Ward N. I., Brooks R. R., Reeves R. D.* 1974. Effect of lead from motor-vehicle exhausts on trees along a major thoroughfare in Palmerston North, New Zealand // Environmental Pollution. V. 6. P. 148–158.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОЗИЦИИ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ВИДОВ В ПОЙМЕННОЙ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (ЮГО-ЗАПАД ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ)

Т. Ю. Браславская

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84. E-mail: t.braslavskaya@gmail.com

Ключевые слова: *пойменная растительность, экологические факторы, градиентный анализ.*

В геоботанических исследованиях пойменной растительности ключевое значение имеет сопоставление видов растений по их экологическому диапазону, по толерантности к экологическому режиму различных пойменных местообитаний. Традиционно принято считать, что наиболее сильный фактор, воздействующий на растительность пойм, — это поемность (т. е. заливание паводковыми водами) разной продолжительности. Вместе с тем, как отмечал еще Ю. П. Бяллович (1957), воздействие заливания и реакция растений на него сильно зависят от других экологических факторов, например, от проточности и температуры воды. С другой стороны, продолжительность заливания сильно зависит от расположения местообитаний в пойменном мезорельефе, с которым тесно связаны также и параметры почв — гранулометрический состав, морфологическое строение профиля (Шанцер, 1951). Позже в исследованиях пойменной растительности стали обращать внимание на связь между реакцией растений на заливание и режимом освещенности, при котором они росли до и во время заливания (Menges, Waller, 1983; и др.). Кроме того, отмечалось (Белькевич, 1960), что при изучении отношения видов растений к поемности следует оценивать их реакцию не только на уровне индивидуального физиологического состояния особей, но и на уровне популяций, хотя многие исследователи не уделяют этому внимание. В исследованиях пойменной древесной растительности популяционный аспект недостаточно разработан и в настоящее время.

Хотя наиболее надежный и информативный метод изучения популяций растений — это поштучные учеты на пробных площадках (особенно на постоянных, когда ведется многолетний мониторинг), но для правильного подбора мест заложения таких площадок исследователю нужно предварительно выявить общую картину распространения и экологической приуроченности вида или нескольких видов в пределах обследуемой территории. В поймах, где велико разнообразие местообитаний, имеется много экотонов и, в соответствии с этими условиями, континуально варьирует состав растительности, этот начальный этап исследования особенно важен; удачный подбор модельных ценопопуляций превращается здесь в достаточно сложную задачу. Предварительную и вместе с тем репрезентативную информацию о распространении, приуроченности и взаимной сопряженности видов на обширной территории можно получить в результате традиционного маршрутного обследования с выполнением геоботанических описаний. Цель публикуемой работы — на основе массива геоботанических описаний облесенной пойменной территории охарактеризовать состояние популяций древесных видов в связи с воздействием на них экологического режима поймы.

Геоботаническое обследование проводилось в пойме р. Неруссы, облесенной на 80 % (Брянская обл., зона широколиственных лесов, территория гос. заповедника «Брянский лес» и заказников «Неруссо-Севный» и «Колодезь»). Всего было выполнено 392 описания в мезофитных и гигрофитных древесных сообществах в условиях свободного стока паводковых вод, т. е. не подвергающихся постоянному обводнению застойными водами; подробную характеристику экологического режима и лесной растительности поймы Неруссы см.: Браславская, 2005. Собранный материал включает описания старовозрастных (80–120 лет) широколиственных лесов ассоциаций ***Aceri campestris-Quercetum roboris*** (незаливаемых, краткопоемных) и ***Fraxino excelsioris-Quercetum roboris*** (среднепоемных); средневозрастных (40–70 лет) широколиственных и мелколиственных лесов тех же ассоциаций и различных нелесных сообществ: прирусловых длительнопоемных и среднепоемных кустарниковых ивняков (асс. ***Salicetum triandrae***), молодняков и вырубок с подростом лесообразующих видов (возраст 5–15 лет), опушек, лесных полян с подростом и единичными взрослыми деревьями. В сообществе, в зависимости от его площади, выполнялось 1–10 геобо-

танических описаний на площадках 100 м^2. В описаниях регистрировалось присутствие и обилие видов в ярусах A (древостой), B (подрост и подлесок), C (травяной ярус). Глазомерно определялась сомкнутость ярусов A и B; на основе комбинации этих двух значений описаниям были присвоены ранжированные балловые оценки режима освещенности. Отмечалось расположение площадок в мезорельефе поймы, делались промеры относительных превышений при помощи гидроуровня; на основе комбинации этих характеристик описаниям были присвоены ранжированные балловые оценки высотных уровней поймы (т. е. фактически — условий поемности; эти оценки проиллюстрированы на вклейке III, рис. 1, A).

С целью выявить закономерности в варьировании флористического состава растительности и на следующем этапе проследить связь этого варьирования с распределением древесных видов, была проведена ординация всех геоботанических описаний по флористическому сходству (предварительно из них были исключены древесные виды во всех ярусах). Ординация проводилась в пакете PC-Ord v.4 методом Nonmetric Multivariate Scaling (NMS) с использованием евклидова расстояния в качестве меры сходства.

При выполнении ординации было автоматически подобрано оптимальное число осей варьирования для обрабатываемого массива описаний — всего лишь 2 (вклейка III, рис. 1). С осью 1 положительно коррелируют (τ = 0.62) ранжированные оценки высотных уровней, на которых расположены площадки, т. е. показатели режима поемности (вклейка III, рис. 1, A). Использованные в анализе показатели освещенности в сообществах — ранжированные градации сомкнутости древесного полога — довольно слабо коррелируют с этой же осью (τ = 0.35). С ординационной осью 2 эти показатели экологического режима не коррелируют.

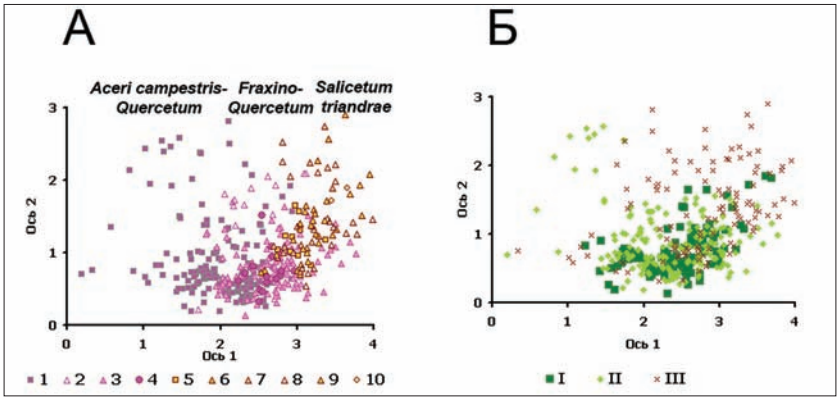
Таким образом, можно считать, что по характеру варьирования флористического состава (в напочвенном покрове) исследованные пойменные древесные сообщества распределяются вдоль практически одномерного экологического градиента (ось 1). Их распределение на этом градиенте имеет континуальный характер (вклейка III, рис. 1) и поэтому не позволяет подразделить пойменную древесную растительность на четко дифференцированные (флористически или экологически) и вместе с тем значительные по объему классификационные группы сообществ.

В ходе оценки состояния популяций древесных видов в исследуемой пойме и влияния на них экологических факторов требовалось выбрать подходящие для анализа популяционные параметры. Поскольку для особей лесообразующих видов в составе яруса A (древостой), количественная оценка обилия на площадке величиной 100 м^2 малоинформативна в качестве популяционного показателя, то анализировать эту часть древесной популяции можно лишь по изменению встречаемости в разных экологических условиях. В связи с этим (для обеспечения сопоставимости оценочных показателей) остальную часть той же популяции, т. е. совокупность особей в составе ярусов B и C, тоже необходимо оценивать через анализ изменений встречаемости.

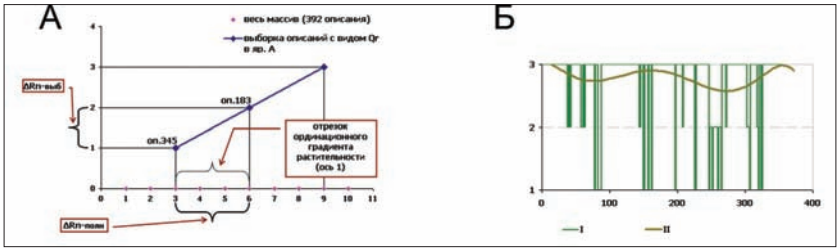
Чтобы рассчитать встречаемость древесного вида на различных отрезках оси 1, например, в ярусе A, значения координат описаний на этой оси были ранжированы двумя способами: 1) по всему массиву 392 описаний (Rn-полн), 2) по выборке описаний, включающих данный вид в ярусе A (Rn-выб). Затем встречаемость вида в ярусе A вдоль оси 1 рассчитывалась как отношение разности рангов каждых 2 соседних в рассматриваемой выборке описаний (см. вклейку III, рис. 2) к разности рангов тех же описаний во всем массиве (ΔRn-выб / ΔRn-полн). В случаях, когда разность рангов ΔRn-полн >1 (т. е. когда на оси 1 между двумя описаниями, содержащими вид в ярусе A, располагалось еще несколько описаний, не содержащих его в этом ярусе), рассчитанное значение встречаемости (оно при этом было меньше 100 %) приписывалось всем промежуточным отрезкам оси 1. Таким способом определялось значение встречаемости древесного вида в ярусе A на любом отрезке оси 1 (между двумя соседними описаниями), без подразделения массива описаний на классификационные группы. Аналогичным способом для всех отрезков оси 1 рассчитывалась встречаемость того же вида в ярусах B и C.

Сила влияния экологического режима на распределение вида вдоль градиента оси 1 оценивалась через сопоставление его встречаемости на каждом отрезке оси с 3 критическими уровнями. Эти уровни были выбраны, исходя из того соображения, что если вид не подвергается воздействию неблагоприятных факторов, обусловливающих его отсутствие в составе растительности, то он может отсутствовать в геоботаническом описании из-за случайных причин — например, из-за того, что не был захвачен границами учетной площадки, хотя присутствовал в сообществе. Поэтому встречаемость вида, не испытывающего негативного воздействия, может варьировать в диапазоне от 100 % до 50 %. Если значение встречаемости выше, чем 50 % плюс выборочная ошибка встречаемости, то можно заключить, что вид не испытывает негативного воздействия на данном отрезке градиента растительности; это обозначается как уровень 3 (вклейка III, рис. 2, Б; рис. 3). Если рассчитанная встречаемость находится в интервале 50 % плюс-минус выборочная ошибка, то следует считать, что для данного отрезка градиента растительности влияние неблагоприятных факторов на присутствие/отсутствие вида не доказано, хотя и возможно; это обозначается как уровень 2. Если же в каких-то сообществах вид отсутствует именно в результате влияния неблагоприятных факторов, то его встречаемость на соответствующих участках градиента должна стать меньше чем 50 % минус выборочная ошибка встречаемости; это обозначается как уровень 1.

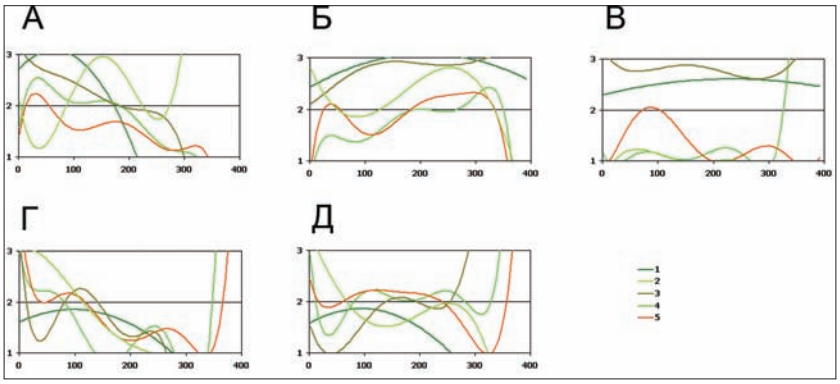
На рисунке 3 (вклейка III) для пяти типичных в пойме р. Неруссы широколиственных лесообразующих видов представлены (в виде рассчитанных линий тренда) графики изменения их встречаемости в ярусах A



1. Результаты ординации по флористическому сходству описаний древесных сообществ поймы р. Нерусса.
На ординационную диаграмму наложены характеристики сообществ: А — позиции в пойменном мезорельефе; Б — категории, выделенные по ярусной структуре и возрасту древостоя. На обеих осях 1 деление шкалы соответствует величине стандартного отклонения (σ) меры флористического сходства.
На рис. А: 1–4 — описания в старой пойме (1 — на верхушках грив, 2 — на переходах от верхушек грив к склонам, 3 — на склонах грив, 4 – на переходах от склонов грив к дренированным понижениям); 5–10 — описания в молодой пойме (5 — на верхушках грив, 6 — на переходах от верхушек грив к склонам, 7 — на средних частях склонов грив, 8 — по всей протяженности склонов от верхушек до понижений, 9 – на переходах от склонов грив к дренированным понижениям, 10 — в дренированных понижениях). На рис. Б: I — старовозрастные леса, II — средневозрастные леса, III — нелесные сообщества (кустарниковые, молодняки, опушки, поляны).



2. Иллюстрация алгоритма расчета (А) и способа графического отображения (Б) изменений встречаемости древесного вида в ярусе А вдоль ординационной оси 1 (на примере *Quercus robur* — Qr).
На рис. А: по горизонтальной оси — ранги координат на оси 1 для всех описаний (Rn-полн); по вертикальной оси — ранги координат для выборки описаний, включающих *Quercus robur* в ярусе А (Rn-выб). На рис. Б: по горизонтальной оси — ранги координат на оси 1 для всех описаний (Rn-полн); по вертикальной оси — уровни встречаемости вида (1 — заведомо ниже случайной, 2 — на нижнем пределе случайной, 3 — случайная). I — варьирование уровня встречаемости *Quercus robur* в ярусе А вдоль ординационной оси 1; II — линия тренда для графика встречаемости *Quercus robur*.



3. Варьирование встречаемости широколиственных лесообразующих видов в составе древесной растительности в пойме р. Неруссы.
А — *Acer platanoides*, Б — *Fraxinus excelsior*, В — *Quercus robur*, Г — *Tilia cordata*, Д — *Ulmus laevis*. На графиках отображены линии тренда, рассчитанные на основе фактических рядов варьирования встречаемости.
На рис. А–Д: по горизонтальной оси — ранги координат на оси 1 для всех описаний (Rnполн); по вертикальной оси — уровни встречаемости вида (1 — заведомо ниже случайной, 2 — на нижнем пределе случайной, 3 — случайная). Условные обозначения вариантов, для которых рассчитана встречаемость видов: 1 — в составе яр. А старовозрастных лесов, 2 — в составе яр. В старовозрастных лесов, 3 — в составе яр. А средневозрастных лесов, 4 — в составе яр. В средневозрастных лесов, 5 — в составе яр. В нелесных сообществ.

Экологические и ценотические позиции широколиственных видов в пойменной древесной растительности (юго-запад европейской России). К ст. Т. Ю. Браславской (с. 301–303).

и В вдоль ординационной оси 1. Встречаемость рассчитана и представлена на графиках раздельно для нелесных сообществ, старовозрастных и средневозрастных лесов, чтобы на фоне ее изменений под влиянием градиента поемности можно было также проследить влияние антропогенного пресса и освещенности.

Встречаемость в ярусах А и В имеет наибольшее значение для характеристики состояния древесных популяций и их отношения к экологическому режиму. Вообще, присутствие особей древесного вида в составе яруса А указывает на то, что в данных условиях (на данном отрезке экологического градиента растительности) особи вида способны беспрепятственно достичь генеративного состояния, т. е. полностью осуществлять свои биологические функции. Это соответствует определению биологического оптимума вида (Риклефс, 1979), если трактовать его с организменных позиций. При такой трактовке на рассматриваемом экологическом градиенте зоной биологического оптимума для древесного вида является совокупность всех отрезков, к которым приурочены его особи, участвующие в составе яруса А. Если обратиться к 5 широколиственным видам, изображенным на рис. 3, то можно видеть, что по сходству диапазона биологического оптимума они делятся на 2 группы. К одной группе относятся дуб (*Quercus robur* L.; вклейка III, рис. 3, В) и ясень (*Fraxinus excelsior* L.; вклейка III, рис. 3, Б), у которых диапазон биологического оптимума охватывает практически весь рассматриваемый в пойме р. Неруссы экологический градиент мезофитной и гигрофитной растительности. К другой группе относятся клен остролистный (*Acer platanoides* L.; вклейка III, рис. 3, А), липа (*Tilia cordata* Mill.; вклейка III, рис. 3, Г) и вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.; вклейка III, рис. 3, Д), у которых диапазон биологического оптимума не распространяется на самые гигрофитные (длительнопоемные) сообщества в правой части градиента растительности. Можно отметить, что выявленный здесь диапазон условий, в которых особи клена и липы способны произрастать и достигать генеративного состояния, заметно шире, чем это было описано ранее (Бяллович, 1957).

Если же трактовать биологический оптимум на основе популяционных представлений, то в нашем анализе необходимо ввести, прежде всего, условие, чтобы встречаемость вида в ярусе А была не ниже уровня 2 (когда вид не испытывает явного негативного влияния). Кроме того, необходимо оценить успешность воспроизводства популяции. Ее частично отражает встречаемость вида в составе яруса В (к которому относятся в том числе особи новых поколений вида, успевшие достаточно далеко зайти в своем онтогенетическом развитии). Таким образом, те отрезки экологического градиента растительности, на которых у древесного вида в составе ярусов А и В встречаемость достигает уровня 2 или уровня 3, можно рассматривать как оптимальные для обитания популяции этого вида в настоящий момент (к сожалению, присутствие вида в ярусах А и В не дает оснований утверждать, что популяция может в ближайшей перспективе или вообще всегда беспрепятственно осуществлять в этих условиях смену поколений).

С этой точки зрения, среди 5 лесообразующих широколиственных видов, представленных на рис. 3 (вклейка III), состояние оптимума выявляется у ясеня (вклейка III, рис. 3, Б — в правой части градиента, т. е. в среднепоемных сообществах) и клена (вклейка III, рис. 3, А — в левой части градиента, в незаливаемых и краткопоемных сообществах). У вяза (вклейка III, рис. 3, Д) диапазон оптимума популяции, видимо, приурочен к средней части рассматриваемого экологического градиента (кратко- и среднепоемным сообществам), но в современной растительности поймы р. Неруссы большая часть популяции вяза не может стабилизироваться настолько, чтобы его участие в составе древостоя стало широко распространенным. Аналогично состояние популяции липы (вклейка III, рис. 3, Г) в пойме Неруссы, но с той разницей, что оптимум популяции, видимо, должен быть приурочен к незаливаемым и краткопоемным сообществам. Популяция дуба (вклейка III, рис. 3, В) далека от оптимума (хотя дуб в составе древостоя представлен с высокой встречаемостью практически по всему экологическому градиенту пойменных древесных сообществ), потому что подрост в составе яруса В встречается довольно редко. Распределение вдоль экологического градиента встречаемости подроста дуба в лесных сообществах не демонстрирует связи с условиями поемности. Сравнивая распределение подроста дуба в лесах и нелесных сообществах, можно заключить, что в кратокопоемных условиях приживание подроста дуба затруднено сильным затенением в лесных сообществах, тогда как в молодняках, формирующихся на вырубках, дуб приживается часто и развивается беспрепятственно. Однако в среднепоемных и длительнопоемных условиях даже в нелесных сообществах встречаемость подроста дуба остается низкой. Возможно, что это связано уже с ограничением разноса желудей в такие сообщества (прирусловые ивняки), а не с возможностями приживания и развития всходов.

Список литературы

Белькевич П. М. 1960. О влиянии затопления на состав, рост и возобновление пойменных лесов // Сб. науч. работ Донской НИЛОС ВНИИЛМ. Вып. 1. С. 23–46. — *Браславская Т. Ю.* 2005. Влияние режима речного стока на формирование и динамику пойменных лесных сообществ на реках с незарегулированным стоком // Оценка влияния изменения режима вод суши на наземные экосистемы. М. С. 109–134. — *Бяллович Ю. П.* 1957. Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению // Бот. журн. Т. 42. № 5. С. 734–740. — *Риклефс Р.* 1979. Основы общей экологии. М. 424 с. — *Шанцер Е. В.* 1951. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. Гос. ин-та геологич. наук. Вып. 135. 276 с. — *Menges E. S., Waller D. M.* 1983. Plant strategies in relation to elevation and light in floodplain herbs // Amer. Nat. Vol. 122. № 4. P. 454–473.

ЭДАФО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЕСТЕСТВЕННЫХ ЛУГОВ БЕЛАРУСИ С ВЫСОКИМ УРОВНЕМ САМОПОДДЕРЖАНИЯ И ВОЗОБНОВЛЕНИЯ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ В СТРУКТУРЕ ТРАВОСТОЯ

Т. А. Будкевич, И. М. Степанович

ГНУ «Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси»
220072, Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27. E-mail: recology@biobel.bas-net.by

Ключевые слова: *луговые фитоценозы, бобовые виды, факторы самоподдержания.*

Наряду с естественными флуктуациями и сукцессионными процесами в растительном покрове луговых экосистем под влиянием деятельности человека происходит антропогенез растительности, приводящий к изменению, часто необратимому, флористического состава естественных луговых сообществ. По данным отечественных исследователей (Парфенов, Ким, 1976; Юркевич, Щербач, 1978; Юркевич др., 1981; Санько, 1983; Сапегин, 1985; Парфенов и др., 1985; Елиашевич, 1986; Степанович, 2000), факторами трансформации видового состава лугов выступают такие, как изменение почвенно-гидрологических условий в результате мелиоративных мероприятий, интенсивные режимы пользования травостоями, длительная пастбищная эксплуатация лугов, нарушение воздушного режима в ризосфере вследствие вытаптывания и подтопления, рекреационные нагрузки, техногенное загрязнение среды. Аналогичные результаты констатируются российскими геоботаниками (Абрамчук, Горчаковский, 1993; Березуцкий, 1999; Горчаковский, 1999; и др.). В структуре луговых фитоценозов прогрессивно уменьшается долевое участие ценных в хозяйственном отношении растений, среди которых первостепенное внимание привлекает агроэкологическая группа бобовых растений, благодаря симбиотической азотфиксации являющихся наиболее дешевым источником биологически высококачественного корма, обогащающих ризосферу азотом и способствующих активизации в ней жизнедеятельности полезной микрофлоры. В то же время бобовые растения весьма чувствительны к водно-воздушному режиму почвы, техногенным нагрузкам и режимам пользования. Сохранение генофонда дикорастущих бобовых растений, разработка научных основ создания условий их устойчивого возобновления в составе природной флоры представляется важной задачей для геоботаников, экологов и физиологов растений.

Оценку динамики и состояния популяций хозяйственно ценных видов бобовых растений родов *Medicago* L., *Trifolium* L., *Melilotus* L., *Lathyrus* L. в составе травостоев луговых экосистем осуществляли на ключевых участках (КУ) сети мониторинга луговой растительности, репрезентативно представляющих пойменные, низинные и суходольные комплексы природных лугов на территории Беларуси. Фитоценотические, агроботанические и почвенные исследования проводили путем полевых маршрутных и стационарных наблюдений, в основу которых положен метод эколого-фитоценотических профилей (трансект) и апробированные методические разработки (Программа и методика…, 1974; Агрохимические методы…, 1975; Якушев, 1988; Степанович, 2003; Будкевич и др., 2003). Онтогенетическое состояние и воспроизводительную способность бобовых растений, доминирующих в травостоях природных луговых сообществ, оценивали по морфометрическим показателям и продукционным характеристикам подземных и надземных органов (Серебряков, 1962; Михайловская, 1981; Жукова, 1986, 2001).

Наблюдения за состоянием луговой растительности, проводимые с периодичностью не менее одного раза в 3 года за 25-летний период формирования сети ключевых участков лугового мониторинга, выявили существенную видоспецифичность бобовых растений в адаптации к воздействию таких экзогенных факторов, как гидрологический режим почв, рекреация, техногенез, интенсивные режимы или смена режима пользования (рис. 1–4). Так, в условиях типичного пойменного луга на аллювильно-дерново-глеевой супесчаной почве (УГВ 0.50–0.63) проективное покрытие бобовых видов в составе лугоовсяницевой ассоциации при регулярном сенокошении не претерпевало изменений до смены в 1992 г. у сенокосного режима пользования на непрерывный пастбищный, что повлекло в последующие годы резкое сокращение наземной продуктивности травостоя и существенные изменения в структуре и флористическом составе сообщества, включая агроботаническую группу бобовых, в ряду которых наибольшая чувствительность к интенсивному пастбищному использованию наблюдалась у *Trifolium repens* (рис. 1). В дернистощучковой ассоциации гигромезофитного луга в пойме р. Неман усиление оводненности почвы в результате повышения

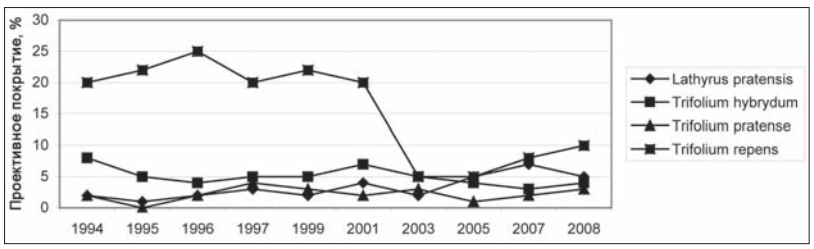


Рис. 1. Динамика проективного покрытия бобовых растений в травостое пойменного луга (асс. *Festucetum pratensis*) при смене сенокосно-пастбищного режима пользования на неконтролируемый пастбищный в 2003 г. КУ 16 «Красное», ПП 2 — Молодечненский р-н, Минская обл.
По оси абсцисс — годы наблюдений;
по оси ординат — проективное покрытие, %.

количества осадков в последние годы наблюдений (2005–2009 гг.) на фоне антропогенной нагрузки и выпаса скота также сопровождалось снижением участия в травостое *Trifolium repens*, однако в этих условиях возросла ценотическая активность гигромезофита *T. hybridum,* проективное покрытие которого увеличилось за 5-летний период с 7 до 20–25 % (рис. 2).

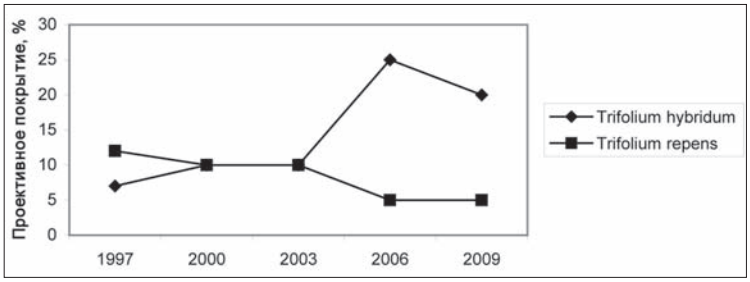


Рис. 2. Динамика проективного покрытия бобовых растений в травостое пойменного луга (асс. ***Deschampsietum caespitosae***) в условиях рекреации и пастбищного режима пользования. КУ 45 «Николаевщина-1.0», ПП 7 — Столбцовский р-н, Минская обл.

По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — проективное покрытие, %.

Характерным для реакции бобовых видов на воздействие климатических и антропогенных факторов в условиях низинно-суходольных и суходольных луговых комплексов является устойчивость и возрастающая ценотическая активность растений с интенсивным семенным и вегетативным возобновлением. К первым можно отнести *Lupinus polyphyllus*, обладающий обильным плодоношением и образующий самосев на довольно большой площади, за счет чего территория, занимаемая популяцией этого вида, за короткий срок возрастает в несколько раз. Примером может служить увеличение проективного покрытия *L. polyphyllus* за 10-летний период с 5 до 15 % в условиях суходольного комплекса, находящегося в зоне промышленного предприятия и использующегося в пастбищном режиме (рис. 3).

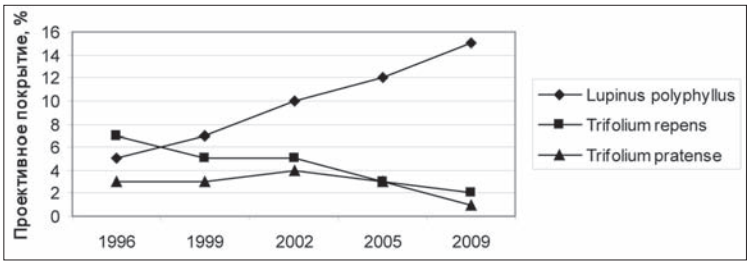


Рис. 3. Динамика проективного покрытия бобовых растений в травостое суходольного луга (асс. ***Festucetum pratensis***) при усилении техногенной нагрузки и пастбищном режиме пользования. КУ 39 «Новополоцк-6.0», ПП 1 — промышленная зона в 6 км от г. Новополоцка, Витебская обл.

По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — проективное покрытие, %.

По данным многолетних наблюдений, оптимальной эдафо-фитоценотической средой для бобовых видов с интенсивным вегетативным возобновлением являются приуроченные к разным уровням моренного ландшафта плакорные луговые сообщества и низинно-суходольные экосистемы с дерново-подзолистыми или дерновыми супесчаными и легкосуглинистыми почвами, развивающимися на моренной супеси и рыхло-гравийно-хрящеватом песке (УГВ 1.5–2.0 м). К видам с высоким уровнем самоподдержания (от 30 до 70 % проективного покрытия) в таких условиях в первую очередь относятся *Trifolium medium*, *Medicago falcata*, *M. lupulina, Lathyrus pratensis.* Так, в травостое лесного луга, расположенного в верхней части северо-западного склона конечно-моренного пригорка с дерновой почвой, подстилаемой завалуненным и опесчаненным средним суглинком (УГВ > 2 м), проективное покрытие основного ценозообразователя *Trifolium medium* в течение более, чем 20-летнего периода поддерживается на стабильно высоком уровне, снизившись лишь под воздействием ряда чередующихся антропогенных факторов с 70 до 40 % (рис. 4).

Исследования онтогенетического состояния и особенностей развития системы подземных органов растений *Medicago falcata* и *Trifolium medium* — типичных представителей бобовых популяций, доминирующих в плакорных сообществах, проводили на 2 стационарных пробных площадях из сети радиоэкологического мониторинга, осуществлявшегося с 1986 г. в природно-растительных комплексах Беларуси (Радиоактивное…, 1995). ПП приурочены к различным уровням моренного ландшафта и репрезентативно представляют низинно-суходольные луговые экосистемы в бассейнах озер Нарочь и Мядель на территории Национального парка «Нарочанский» — пологий склон прибрежной полосы оз. Нарочь с дерново-подзолистой почвой, развивающейся на моренной супеси и рыхло-гравийном песке (ПП 46) и вторичную равнину

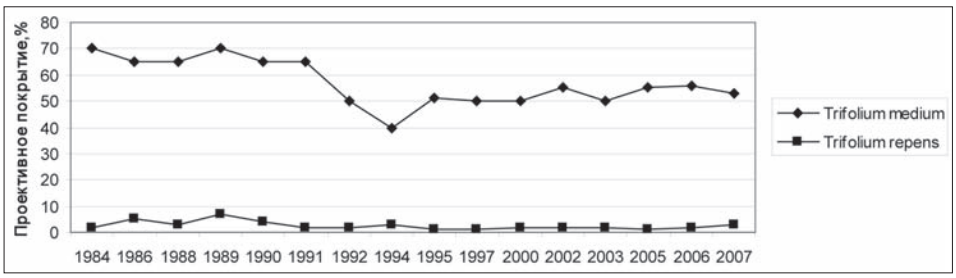


Рис. 4. Динамика проективного покрытия бобовых растений в травостое низинно-суходольного лесного луга (асс. ***Trifolietum medii***). Перезалужение после сжигания травостоя в 1992 г. КУ 9 «Островляны», ПП 4 — Мядельский р-н, Минская обл.

По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — проективное покрытие, %.

Свентянской моренной гряды между озерами Мядель и Нарочь с дерново-подзолистой легкосуглинистой почвой, подстилаемой с глубины 35 см суглинком. Увлажнение на обеих ПП атмосферно-грунтовое, УГВ варьирует от 1.8–2.0 м (ПП 46) до < 1.5 м (ПП 47). На ПП 46 агроботаническая группа бобовых включает популяции *Trifolium medium*, *T. strepens, Medicago lupulina, Melilotus officinalis, Lathyrus pratensis* при доминировании в травостое *Medicago falcata*, проективное покрытие которой варьирует по годам наблюдений в интервале 33–45 %; ее содоминантами являются *Achillea millefolium* (15–20 %), *Dactylis glomerata* (8–10 %). В условиях более кислой суглинистой почвы на ПП 47 проективное покрытие *M. falcata* достигает в отдельные вегетационные периоды 50–60 %; также выше, в сравнении с ПП 46, участие в травостое злаков-мезофитов *Phleum pratense*, *Festuca rubra, F. pratensis.* Суммарно 8–10 % проективного покрытия приходится на долю популяций *Trifolium medium*, *Trifolium strepens, T. repens, Vicia cracca.* Для *Medicago falcata* характерно относительно равномерное пространственное распределение в пределах ПП; *Trifolium medium* локализуется в наименее влажных участках территории.

Анализ репродуктивной сферы надземных побегов *Medicago falcata* и *Trifolium medium*, проведенный в периоды массового цветения и созревания семян, выявили достаточно высокие показатели семенной продуктивности растений и тесную корреляцию их с почвенными факторами (табл.).

Таблица

Репродукционные характеристики растений *Medicago falcata* и *Trifolium medium* в травостое лугов низинно-суходольного типа (Национальный парк «Нарочанский»)

Пробная площадь (ПП) в системе радиоэкологического мониторинга луговой растительности (Радиационное…, 1995) Почвенный фактор (градиент значений на ПП)	**Коэффициенты парной корреляции (± r)**			
	M. falcata		***T. medium***	
	Количество бобов на побеге	**Масса бобов на побеге**	**Количество головок на побеге**	**Масса головок на побеге**
ПП 46 (режим пользования сенокосно-пастбищный)				
Влажность почвы				
в аккумулятивном горизонте (8.4–11.2)	–0.906	0.693	–0.574	–0.561
pH KCl (7.0–7.45)	–0.162	0.986	–0.838	–0.872
ПП 47 (ненарушенный травостой)				
Влажность почвы				
в аккумулятивном горизонте (15.4–22.3)	0.527	–0.034	–0.998	–0.901
pH KCl (4.25–4.60)	0.922	0.551	–0.980	–0.780

В условиях более кислой почвы репродукционная способность *Trifolium medium* зависит от почвенного увлажнения в большей степени (r = –0.901…–0.998), чем в условиях почвы со слабощелочной реакцией (r = –0.561…–0.574). У *Medicago falcata*, наоборот, зависимость репродукционных характеристик на кислой почве проявляется слабее, чем на нейтральной — на участках с большими показателями увлажнения и pH KCl бобы на побегах люцерны характеризовались наиболее крупными размерами и большей массой. Лабораторная всхожесть зрелых семян люцерны составляла 8–10 %, при скарификации — в 2–3 раза выше. Однако исследование системы подземных органов бобовых доминантов на ПП выявило лишь единичные экземпляры (<1/м^2) однопобеговых ювенильных растений семенного происхождения. Возобновление *Medicago falcata* и *Trrifolium medium* происходит преимущественно вегетативным путем за счет симподиально ветвящихся гипогеогенных корневищ, сухая масса которых в аккумулятивном горизонте почвы составляет у *Medicago falcata* 0.24–1.97 кг/м^2, у *Trifolium medium* — 0.35–2.25 кг/м^2. Ассимилирующая часть растений формируется за счет побегов «обогащения», продуцируемых интенсивно разрастающимися корневищами. В зависимости от климатических условий сезона число продуктивных побегов варьирует у *Medicago falcata* в пределах 17–152 шт./м^2, а их укосная сухая масса — 25–100 г/м^2, у *Trifolium medium* 20–160 шт./м^2 и 45–115 г/м^2 соответственно. Известные как корневищно-стержнекорневые виды с высокой степенью морфологической поливариантности онтогенеза (Жукова, 1986; Михайловская, 1981; Григорьева, 1983), *Medicago falcata* и *Trifolium medium* в данных экологических условиях реализуют длиннокорневищно-стержнекорневую жизненную форму, что определяет их многолетнее устойчивое самоподдержание в сообществе и позволяет определить в качестве перспективных объектов для семенного размножения в культуре с целью использования при формировании долголетних бобово-злаковых травостоев пастбищного назначения на легких почвах южных регионов республики.

Список литературы

Абрамчук А. В., Горчаковский П. Л. 1993. Формирование и деградация суходольных лугов под влиянием выпаса и сенокошения // Экология. № 4. С. 3–13. — *Агрохимические* методы исследования почв. 1975. М. 656 с. — *Березуцкий, М. А.* Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8–19. — *Будкевич Т. А., Якушев Б. И., Степанович И. М.* 2003. Исследование экологической устойчивости хозяйственно-ценных травостоев естественных пойменных лугов на территории Беларуси // Сахаровские чтения 2003 года. Экологические проблемы XXI века. Материалы междунар. науч. конф. Минск. С. 175–176. — *Горчаковский П. Л.* 1999. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург. 156 с. — *Григорьева Н. М.* 1983. Люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. 2. М. С. 55–61. — *Елиашевич Н. В.* 1986. Мелиорация и продуктивность пойменных лугов. Минск. 214 с. — *Жукова Л. А.*

1986. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. С. 104–112. — *Жукова Л. А.* 2001. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. № 3. С. 169–176. — *Михайловская И. С.* 1981. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М. С. 141–160. — *Парфенов В. И., Ким Г. А.* 1976. Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения. Минск. 192 с. — *Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф.* 1985. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск. 294 с. — *Программа* и методика биогеоценологических исследований. 1974. М. 403 с. — *Радиоактивное* загрязнение растительности Беларуси (в связи с аварией на Чернобыльской АЭС) / Под ред. В. И. Парфенова и Б. И. Якушева. 1995. Минск. 582 с. — *Сапегин Л. М.* 1985. Пойменные луга юго-востока БССР, их рациональное использование, улучшение и охрана. Минск. 100 с. — *Серебряков И. Г.* 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с. — *Степанович И. М.* 2000. Научные основы оценки и охраны биоразнообразия природной травянистой растительности Беларуси // Природные ресурсы. № 3. С. 16–27. — *Степанович И. М.* 2003. Научные подходы и организация лугового фитомониторинга // Мониторинг и оценка состояния растительного покрова: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. (Минск, 28–31 октября 2003 г.). Минск. С. 15–17. — *Юркевич И. Д., Буртыс Н. А., Бусько С. Р.* 1981. Геоботаническая структура и биологическая продуктивность пойменных лугов (по исследованиям поймы р. Березины). Минск. 230 с. — *Юркевич И. Д., Щербач С. Р.* 1978. Особенности биологической продуктивности луговых фитоценозов в различных экологических условиях // Доклады АН БССР. Т. 22. № 10. С. 940–943. — *Якушев Б. И.* 1988. Исследование растений и почв. Минск. 70 с.

БИОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CHARTOLEPIS GLASTIFOLIA* (L.) CASS. (*ASTERACEAE*) В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Ю. И. Буланый, О. В. Чеботарева

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83. E-mail: bul-yurij@yandex.ru, batanic86@mail.ru

Ключевые слова: *засоленный луг, монокарпический побег, ценопопуляция, онтогенез.*

Хартолепис вайдолистный — стержнекорневой-корнеотпрысковый многолетник с деревянистым ветвистым корнем. Система главного корня сохраняется в течение всей жизни. От симподиально нарастающего корневища отходят придаточные корни. На корневище закладываются почки, из которых ежегодно развиваются ортотропные побеги.

Весной развивается розеточная вегетативная часть побега, с 3–5 листьями, а затем удлиненная генеративная часть. Из верхушечной почки формируется корзинка. В пазухах прикорневых листьев закладываются почки. В конце лета — в начале осени побег отмирает до основания, которое входит в состав корневища. Весной следующего года новые побеги образуются из пазушных почек. Таким образом, монокарпический побег у *Chartolepis glastifolia*, моноциклический, полурозеточного типа (рис. 1).

В Саратовской обл. хартолепис вайдолистный изредка встречается в Правобережье и нередко в Левобережье (Еленевский и др., 2008.). Вид приурочен к солонцеватым влажным лугам и луговым солончакам, обычно расположенных в поймах лиманов.

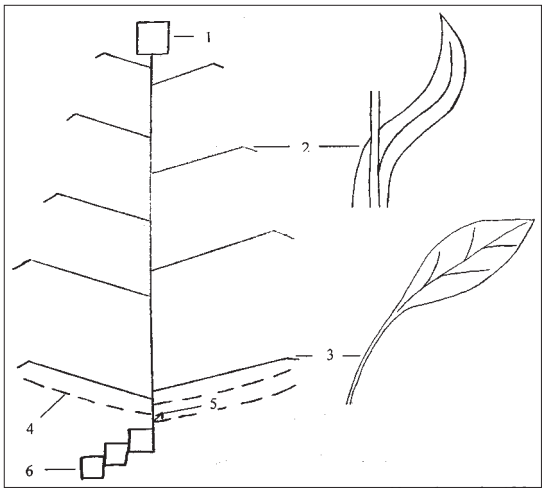


Рис. 1. Схема монокарпического побега *Chartolepis glastifolia.*

1 — соцветие; 2 — стеблевые листья; 3 — прикорневые листья; 4 — отмершие листья; 5 — почка; 6 — корневище.

Исследование онтогенеза и структуры ценопопуляции *C. glastifolia* проводилось в правобережных и левобережных районах Саратовской обл. в вегетационный период 2009 г. во время массового цветения. Нами были изучены 4 его ценопопуляции в разных точках области (рис. 2).

Первая ценопопуляция находится на самом западе области в Балашовском р-не в Медведице-Еланском ботанико-флористическом районе[1] и входит в состав сырого злаково-разнотравного засолённого луга. Вторая ценопопуляция, входящая в состав сырого разнотравного засоленного луга, находится в центральной части области в Татищевском р-не, в Приволжском ботанико-флористическом районе. Третья — в восточной части области в Озинском р-не, в Синегорском ботанико-флористическом районе, находится в составе засоленного злаково-разнотравного луга. Четвертая — в юго-восточной части области в Новоузенском р-не, в Межузенском ботанико-флористическом районе, входит в состав разнотравного засолённого луга.

При определении возрастных состояний учитывались следующие признаки: высота растений, количество и размеры листьев на побеге, наличие генеративных органов, количество корзинок в соцветии.

[1] Ботанико-флористические районы приводятся по Ю. И. Буланому (2010).

Рис. 2. Карта Саратовской области.
1–4 — изученные ценопопуляции *Chartolepis glastifolia.*

В онтогенезе *C. glastifolia* нами выделены периоды: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный. Латентный период включает одно возрастное состояние — покоящиеся семена. Прегенеративный период включает проростки, ювенильное имматурное и виргинильное возрастные состояния. В генеративном периоде отмечены — молодое, средневозрастное и старое генеративные возрастные состояния; постгенеративный — представлен только субсенильным возрастным состоянием.

В лабораторных условиях семена хартолеписа подверглись стратификации при 0 ºС в течение 8 дней. Первые проростки появились на третьи сутки. Прорастание семян надземное. Всхожесть семян на 80 день составила 64 %. Вес 1000 семян 100 г.

Проростки (p) — небольшие растения высотой около 3−6 см, семядоли в начале обратнояйцевидные, затем становятся продолговатыми; гладкие, цельнокрайние, с хорошо выраженной центральной жилкой. Корневая система состоит из главного корня и 1–2 боковых корней. Длина главного корня 3–3.5 см.

Ювенильные особи (j) — высотой 1–1.5 см, с одним листом. Лист простой, овальный, длина пластинки 4−6.5 см. Первое время наряду с ассимилирующим листом сохраняются и семядоли. В мае ювенильные особи переходят в имматурное возрастное состояние

Имматурные особи (im) отличаются от ювенильных бóльшими размерами. Особь представлена розеточным побегом высотой 1.5–2 см с 2–3 листьями. Длина листовой пластинки 10–15 см.

У виргинильных особей (v) сохраняется розеточный побег с 5–7 ассимилирующими листьями, длина листовой пластинки увеличивается до 21 см, ширина до 5 см, ланцетовидные, основание клиновидное, верхушка заостренная.

В июле наряду с большим количеством виргинильных растений появляются и молодые генеративные особи. У молодых генеративных (g_1) особей имеют один полурозеточный побег, на котором развиваются розеточные и стеблевые листья, соцветие из 1−3 корзинок. Длина генеративного побега 40–72 см. Главный корень начинает одревеснеть.

У средневозрастных генеративных особей (g_2) формируется до 3-х генеративных побегов, высотой от 90−100 см. Сохраняются прикорневые листья. В соцветии насчитывается до 12 корзинок. Имеется 1–2 отмерших прикорневых листа.

Для старых генеративных растений (g_3) характерно уменьшение числа соцветий на генеративном побеге до 4–5. Наблюдается отмирание некоторых генеративных побегов, чаще в этом возрастном состоянии можно увидеть 1 генеративный побег, реже 2. Процессы отмирания охватывают и корневую систему.

Таблица

Плотность ценопопуляций *Chartolepis glastifolia*

Возрастные состояния в процентах на 1 м²								**Всего особей на 1 м²**
p	j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	
7.6	11.4	15.1	20.5	20.5	12.1	8.3	4.5	132

У субсенильных (ss) особей остаётся только розеточный побег. Количество листьев на побеге сокращается до 3−5, длина листовой пластинки варьирует от 16−18 см, ширина от 3−4 см. Старая часть корневища отмирает.

Таким образом, онтогенез *C. glastifolia* в исследованных условиях незавершенный, так как отсутствует сенильное (s) возрастное состояние.

Обобщенные данные по изученным ценопопуляциям представлены в таблице и на диаграмме (рис. 3).

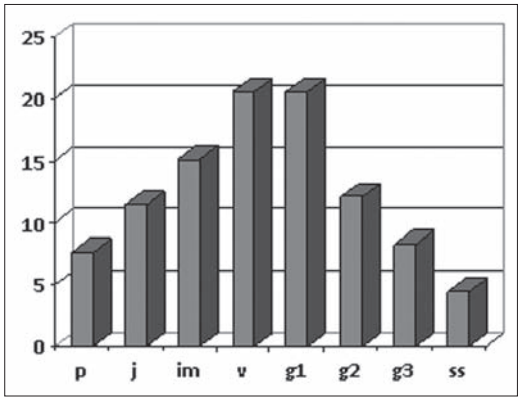


Рис. 3. Возрастной спектр *Chartolepis glastifolia.*

В возрастном спектре преобладают прегенеративные особи (54.6 %). Среди прегенеративных доминируют виргинильные (20 %). Доля имматурных — 15.1 %, ювинильных — 11.4 %. Меньше всего проростков — 7.6 %. Среди генеративных особей преобладают молодые генеративные особи (20.5 %). На долю средневозрастных генеративных растений приходится 12.1 %, старых генеративных — 8.3 %. Также в ценопопуляциях отмечены субсенильные особи (4.5 %).

Возрастной спектр исследованных ценопопуляций — левосторонний, максимум приходится на виргинильное и молодое генеративное возрастные состояния, что свидетельствует об устойчивом положении вида. Согласно классификации (Ценопопуляции…, 1988) ценопопуляции *Ch. glastifolia* — нормальные, полночленные. Вид хорошо возобновляется семенным и вегетативным путем.

Список литературы

Буланый Ю. И. 2010. Флора Саратовской области: Дис. ... д-ра биол. наук. М. 498 с. — *Еленевский А. Г., Буланый Ю. И , Радыгина В. И.* 2008. Конспект флоры Саратовской области. Саратов. — 232 с. — *Ценопопуляции* растений (очерк популяционной биологии). 1988. М. 184 с.

ТРЕНД СМЕНЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ НА ПОСЕЛЕНИЯХ ОБЩЕСТВЕННОЙ ПОЛЕВКИ НА МОЛОДЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ[1]

О. А. Бухарева, А. В. Быков

Учреждение Российской академии наук Институт лесоведения РАН
141030, Московская обл., Одинцовский р-н, п/о Успенское, ул. Советская, 21. E-mail: buola@yandex.ru

Ключевые слова: *растительность, мелкие млекопитающие, роющая деятельность.*

Известно, что роющая деятельность животных является одним из основных средообразующих факторов экосистем Северного Прикаспия. На молодых территориях Волго-Уральского междуречья жизнедеятельность мелких млекопитающих определяет разнообразие и комплексность почвенного и растительного покровов. Территории, занятые поселениями общественной полевки, отличаются большим флористическим богатством, чем свободные от них (Ходашева, Динесман, 1961; Абатуров, 1984, 1985).

Исследования проводились в Западно-Казахстанской области Республики Казахстан в 2008 и 2010 гг. Было выполнено геоботаническое картографирование участков 100×100 м на первой и второй террасах сора Хаки, по результатам которого были составлены карты масштаба 1 : 400. Такая работа позволила оценить пространственную смену растительных ассоциаций на поселении общественной полевки и провести анализ флористического состава колоний и фоновых территорий.

Общественная полевка создает сложную разветвленную систему ходов на глубине 10–30 см. Отличительной особенностью ее поселений является то, что при ухудшении состава растительности зверьки не покидают сложившуюся систему ходов, а удлиняют имеющиеся ходы в направлении участков с более благоприятным для них состоянием растительности (Воронов, 1935). Таким образом, участки с активной роющей деятельностью постоянно меняются в пространстве, что приводит к последовательной смене растительных ассоциаций на поселениях.

Вторая терраса сора Хаки расположена на абсолютной высоте около –5 м, грунтовые воды залегают здесь на глубине 2.2 м. Микрорельеф территории слабоволнистый. Перепады высот без учета высоты сусликовин составляет 8 см. Поселения общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) занимают 12.5 % территории. На поселениях постоянно обитает слепушонка (*Ellobius talpinus* Fischer), частично используя ходы общественной полевки, но также создавая и свои, усиливая воздействие общественной полевки на растительность.

[1] Работа выполнена при поддержке Гранта Президента РФ для Государственной поддержки ведущей научной школы РФ (НШ-6959.2010.4).

На фоновых, не занятых сусликовинами и поселениями полевок территориях растительность представлена, в основном, полынными, полынно-типчаковыми и солонечниковыми ассоциациями. Доминирующими видами являются *Artemisia santonica*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa.*

Воздействие полевок на растительность можно разделить на: 1) прямое — поедание надземных и подземных частей кормовых видов, разрывание и обнажение корней при рытье ходов, засыпание побегов и точек роста; 2) косвенное — изменения химических и физических свойств почв. Оба типа воздействия приводят к смене растительных ассоциаций.

Однако в данной работе мы не будем углубляться в причины смены растительности, а постараемся выявить тренд изменения растительных ассоциаций на колониях общественной полевки. Анализируя среднее обилие видов на фоновых территориях и на колониях (табл. 1), можно выявить основные изменения.

Таблица 1

Обилие видов на фоновых территориях и поселениях общественной полевки

Вид	Фон	Поселения общественной полевки
Artemisia santonica L. (полынь сантонийская)	cop 12	sol
Festuca valesiaca Gaudin (типчак)	cop 12	sol
Galatella villosa (L.) Reichenb fil. (солонечник (грудница) мохнатый)	cop 1	–
Artemisia lerchiana Web. (полынь Лерха)	sp	sol
Stipa lessingiana Trin. et Rupr. (ковыль Лессинга)	sol	un
Salsola laricina Pall. (солянка лиственичная)	sol	–
Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. (волоснец ветвистый)	sol	–
Limonium caspium (Wild.) Gams. (кермек каспийский)	un	–
Kochia prostrata (L.) Schrad. (прутняк)	sol	–
Tanacetum achilleifolium (Bieb.) Sch. Bip. (пижма тысячелистниковая)	sol	–
Camphorosma monspeliaca L. (камфоросма монспелийская)	sol	–
Limonium platyphyllum Lincz. (кермек плосколистный)	sol	sol
Atriplex calotheca (Rafn) Fr. (лебеда красивоплодная)	–	cop 1
Stipa sareptana A. Beck. (ковыль сарептский)	–	cop 1
Stipa capillata L. (ковыль волосатик)	–	cop 2
Bassia sedoides (Pall.) Aschers. (бассия очитковидная)	–	cop 3
Salsola arbuscula Pall. (солянка кустарниковая)	–	sol
Agropyron desertorum (Fisch. ex Link) Schult. (житняк пустынный)	sp	cop 1
Polygonum aviculare L. (горец птичий)	sol	cop 2

В местах временных поселений общественной полевки видовой состав растений сильно изменяется (табл. 1). Отсюда практически полностью исчезают полукустарники (кермеки, некоторые солянки, прутняк, пижма, камфоросма), полыни и солонечник. Эти виды не относятся к активно поедаемым общественной полевкой растениям (Воронов, 1935; Ходашева, 1960; Ларионов и др., 2010), и их исчезновение можно объяснить повреждением корневых систем при рытье. Для полыней, однако характерно сохранение отдельных экземпляров по периферии участка с интенсивной роющей деятельностью и достаточно быстрое возвращение при прекращении роющей деятельности. Среди кермеков *Limonium platiphyllum* сохраняет свое обилие как на фоновых территориях, так и на поселениях. Все злаки активно поедаются общественными полевками, однако, реагируют они на активное поедание по-разному. Типчак и волоснец погибают при воздействии зверьков из-за засыпания точек роста, тогда как обилие житняка и ковыля увеличивается в местах обитания полевок. При активном рытье полностью исчезает также и *Galatella villosa*.

На участках, подверженных наиболее активной роющей деятельности зверьков, фоновые виды заменяются сорными однолетниками и двулетниками (бассия, горец, лебеда).

Таблица 2

Растительные ассоциации в местах поселения общественной полевки

Обилие	Ассоциация				
	Бассиевая	Горцовая	Лебедовая	Житняковая	Ковыльная
cop 3	*Bassia sedoides*				
cop 2		*Polygonum aviculare*			*Stipa capilata*
cop 1 – cop 2				*Agropyron desertorum*	
cop 1			*Atriplex calotheca*	*Stipa sareptana*	
sp					*Festuca valesiaca* *Agropyron desertorum*
sol	*Festuca valesiaca* *Salsola arbuscula* *Polygonum aviculare*	*Atriplex calotheca* *Limonium platyphyllum* *Artemisia santonica* *Artemisia lerchiana* (последние 2 по краю пороев)	*Limonium platyphyllum* *Artemisia santonica* *Artemisia lerchiana* (последние 2 по краю пороев)	*Limonium platyphyllum*	*Dianthus andrzejowskianus*
un		*Stipa lessingiana*	*Stipa lessingiana*		

Участки, перерытые общественной полевкой, можно представить как залежные территории с хорошо изученными стадиями зарастания. При сильном роющем и поедающем воздействии на территорию фоновые (целинные) виды исчезают и заменяются однолетниками, что соответствует сорно-полевой стадии зарастания залежных земель (Оловянникова, 1976). На картируемом нами участке отмечено 3 типа сорно-полевых ассоциаций: с преобладанием *Bassia sedoides*, с преобладанием *Polygonum aviculare* и с преобладанием *Atriplex calotheca* (табл. 2). Анализируя геоботаническую карту, можно предположить, что горцевая ассоциация является первичной при зарастании пороев, т. к. она чаще всего расположена на наибольшем удалении от центра колонии, а следовательно, является самой молодой (рис.). Преобладание *Polygonum aviculare* сменяется доминированием *Bassia sedoides*, что видно из тех же приведенных фрагментов геоботанической карты. Растительная ассоциация с преобладанием *Atriplex calotheca* встречалась очень редко, что затрудняет ее постановку в динамический ряд растительных ассоциаций. Вероятно, такое сообщество предшествует стадии зарастания злаками.

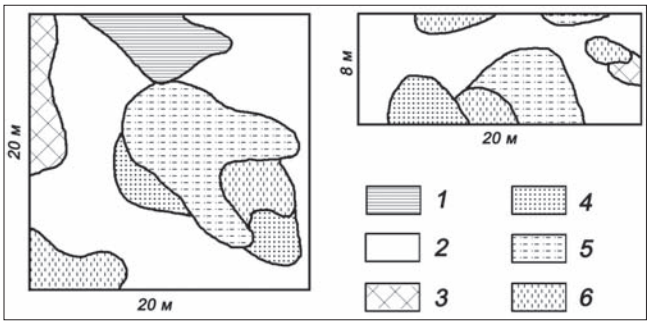


Рис. Фрагменты геоботанической карты второй террасы сора Хаки.

Фоновые ассоциации: 1 — полынная; 2 — полынно-типчаковая; 3 — солонечниковая; Зоогенные ассоциации: 4 — горцевая; 5 — бассиевая; 6 — житняковая.

При уменьшении нагрузки и забрасывании колонии однолетники сменяются злаками (табл. 2, рис.). На начальной стадии зарастания доминирующим видом в таких ассоциациях является *Agropyron desertorum*. Далее житняк сменяется ковылем, в составе растительной ассоциации появляются и другие виды, характерные для фоновых территорий (*Festuca valesiaca*), что отмечала еще К. С. Ходашева (1960).

Зарастание колоний отличается от зарастания залежей отсутствием корневищно-отпрысковой стадии, что, видимо, объясняется большими запасами семян злаков на старых участках поселений. Большое содержание их в ходах и в вынесенном на поверхность субстрате, а также улучшенные физические и химические свойства почв ускоряют процесс распространения злаков.

Анализ смены растительных ассоциаций на поселении общественной полевки показывает, что вся флора этого региона в той или иной степени адаптирована к роющей деятельности мелких млекопитающих. Так, для злаков, несмотря на первоначальную деградацию, характерно увеличение биомассы на перерытых территориях. Однолетники и двулетники на молодых территориях существуют исключительно только на пороях. Ряд видов, сохраняясь по периферии колоний, быстро возвращаются на нарушенные территории при разрастании корневищ по ходам полевок.

Список литературы

Абатуров Б. Д. 1984. Млекопитающие как компонент экосистем. М. 286 с. — *Абатуров Б. Д.* 1985. Формирование микрорельефа и комплексного почвенного покрова в полупустыне Северного Прикаспия как результат жизнедеятельности малого суслика // Млекопитающие в наземных экосистемах. М. С. 224–249. — *Воронов А. Г.* 1935. Некоторые наблюдения над деятельностью общественной полевки (Microtus socialis) на пастбищах предгорного Дагестана // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биология. Т. 44. № 6. С. 314–323. — *Ларионов К. О., Быков А. В., Вышивкин А. А., Шадрина М. Б.* 2010. Питание общественных полевок на раннем этапе заселения зональной равнины в глинистой полупустыне Заволжья // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 160–165. — *Оловянникова И. Н.* 1976. Влияние лесных колков на солончаковые солонцы. М. 127 с. — *Ходашева К. С.* 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.; Л. 140 с. — *Ходашова К. С., Динесман Л. Г.* 1961. Роль малого суслика в формировании почвенного покрова в глинистой полупустыне Заволжья // Почвоведение. № 1. С. 68–75.

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОЙ ЯКУТИИ НА ПАРАМЕТРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛИСОХВОСТА ТРОСТНИКОВИДНОГО

Ж. А. Гаврилова[1], В. В. Павлова[2], М. М. Черосов[3]

[1] Региональный технический колледж в г. Мирный
678170, Мирный, ул. Ленина, 1. E-mail: jeanna_mirny@mail.ru

[2] Средняя общеобразовательная школа № 7 г. Мирный
678170, Мирный, ул. Советская, 12/1

[3] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677000, Якутск, пр. Ленина, 41. E-mail: cherosov@mail.ru

Ключевые слова: *ценопопуляция, экошкалы, популяционные параметры.*

Изучение популяций растений весьма важно для современной науки о растительности, так как в свойствах популяций проявляются генетический потенциал устойчивости вида в конкретном местообитании и влияние на него абиотических и биотических факторов. Параметры популяции в сообществе обусловлены взаимодействием ее генетического потенциала и «сопротивлением» среде.

Город Мирный и его пригороды представляют собой яркий пример техногенно нарушенных территорий Западной Якутии. Алмазодобывающая промышленность и природные геохимические аномалии от ее деятельности оказывают сильное влияние на развитие ценопопуляций (далее ЦП) растений. Важно изучать состояние ЦП различных видов не только в естественных условиях, но и в условиях антропогенной нагрузки. Нами проводятся популяционные исследования ценопопуляций сорных и естественных видов в Западной Якутии.

В данном сообщении приводятся результаты изучения экологических условий обитания (увлажнение, засоление, антропогенная нарушенность) на ЦП лисохвоста тростниковидного — типичного гигромезофильного злака, предпочитающего влажнолуговой тип увлажнения, произрастающего в изучаемом регионе в довольно разнообразных по степени антропогенной нарушенности местообитаниях. Экологическая оценка сообществ проводилась по экологическим шкалам А. Ю. Королюка и др. (2005). Синтаксономическое положение фитоценозов было определено по работе М. М. Черосова с соавт. (2005).

Всего было изучено 30 ЦП в Мирнинском районе, которые располагались в разных условиях по увлажнению и степени антропогенной нагрузки. Мы их условно разделили на 3 группы: расположенные в посттехногенных (рекультивированные отвалы горной породы) (далее 1-я группа), в селитебных (городские и пригородные территории, далее 2-я группа), в условно естественных условиях (в пределах окрестностей г. Мирного, но ближе к природным местообитаниям) (далее 3-я группа), которые отличались как по своему местонахождению, так и по химическим, почвенным характеристикам.

В работе использовались общепринятые популяционно-биологические и статистические методы (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции…, 1976, 1988; Жукова, 1987, 1995; Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2002, 2004).

Таблица 1

Показатели фитоценозов и ценопопуляций (ЦП) лисохвоста тростниковидного

Сообщества и (ЦП)	Балл* по увлажнению	Балл* по богатству почв — засолению	Роль в сообществе	Тип виталитета	Типы местообитаний по антропогенной нарушенности
Beckmannio-Hordeetum typicum var. ***Alopecurus arundinaceus***					
ЦП 26	70.6	12.2	доминант	депресс	посттехногенные
ЦП 6	68.9	13.3	доминант	процв	селитебные
ЦП 11	68.8	13.2	доминант	процв	селитебные
ЦП 5	67.9	12.9	доминант	процв	селитебные
ЦП 10	67.8	13.5	доминант	процв	близкие к естеств.
ЦП 1	67.7	13.2	доминант	процв	близкие к естеств.
ЦП 3	64.6	12	доминант	процв	селитебные
ЦП 4	63	12	сопутств	равновесн	посттехногенные
Beckmannio-Hordeetum typicum var. ***typica***					
ЦП 14	60.7	13.2	сопутств	процв	селитебные
Elytrigio-Artemisietum typicum var. ***Hordeum jubatum***					
ЦП 7	60.4	11.5	сопутств	процв	селитебные
Elytrigio-Artemisietum typicum var. ***Chamaenerion angustifolium***					
ЦП 22	59.4	12	сопутств	депресс	посттехногенные
Elytrigio- Artemisietum typicum var. ***typica***					
ЦП 12	56.5	12.3	сопутств	процв	близкие к естеств.

Примечание. * — показатели экологических шкал в баллах по А. Ю. Королюку и др. (2005).

В изученных ЦП были выделены и изучены онтогенетические состояния вида по Т. А. Работнову (1950), а также онтогенетические (возрастные) спектры. Нами для оценки типа онтогенетических стратегий и типа жизненной стратегии использован коэффициент детерминации (r2) и индекс виталитета особи (IVC) по А. Р. Ишбирдину, М. М. Ишмуратовой (2004). В ЦП были изучены онтогенетические спектры, морфометрические параметры и выявлен тип жизненной стратегии.

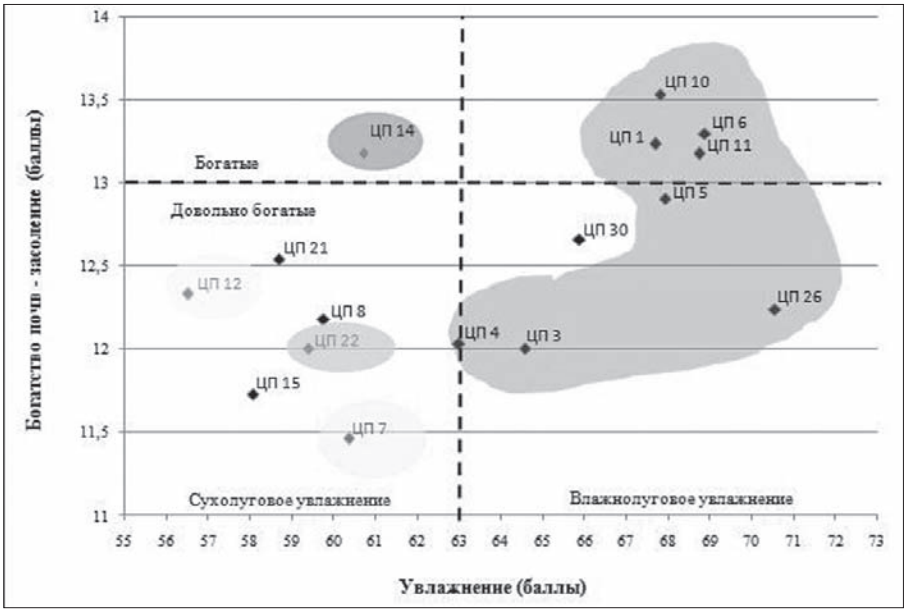


Рис. Ординация сообществ, в которых встречаются изученные ЦП *Alopecurus arundinaceus.*

Номера соответствуют номерам сообществ в табл. 1. По оси абсцисс — баллы шкалы увлажнения; по оси ординат — баллы богатства-засоления почв по экошкалам (Королюк и др., 2005).

Нами впервые изучены морфологические показатели, жизненная стратегия и возрастные состояния мезофильного злака *Alopecurus arundinaceus* Poir. в условиях от техногенно — нарушенных до условно естественных местообитаний Западной Якутии, а в данном сообщении основное внимание уделяется на сравнительный анализ популяций по 3 вышеуказанным группам местообитаний.

В табл. 1 приведена ключевая информация как по изучаемым сообществам, так и по ЦП. Все ЦП находятся в рудеральных сообществах, испытывают различного уровня антропогенный пресс. На рисунке представлена ординация сообществ, в которых встречаются изученные ЦП.

Из табл. 2, в которой представлены морфологические признаки ЦП изучаемого вида во всех 3 группах местообитаний, видно, что большинство максимальных морфологических показателей находится в 3-й группе, т. е. на близких к естественным территориях, в этих местообитаниях наиболее подходящие условия для роста и развития *A. arundinaceus*. Во 2-й группе (селитебные территории) вид чувствует себя относительно хорошо, в некоторых признаках даже наблюдаются максимальные значения. В 3-й же группе зафиксированы практически все минимальные значения морфологических показателей, что может говорить о том, что нарушенные территории существенно угнетают рост и развитие вида, что и закономерно, так как типичные местообитания вида — это пойменные и приозёрные засоленные луга.

Таблица 2

Средние морфологические признаки ЦП лисохвоста тростниковидного в изучаемых группах местообитаний

Морфологический признак	Группа 1 (нарушенные территории)	Группа 2 (селитебные территории)	Группа 3 (близкие к естественным территориям)
Высота побега (см)	100.07	104.73	106.13
Кол-во листьев на вегетативном побеге (шт.)	5.45	6.5	6.06
Кол-во листьев на генеративном побеге (шт.)	2.87	2.49	2.06
Длина 1-го листа (см)	9.64	14.27	15.19
Ширина 1-го листа (см)	0.54	0.87	0.89
Длина влагалища 1-го листа (см)	16.78	17.771	17.771
Длина 2-го листа (см)	14.92	19.49	20.07
Ширина 2-го листа (см)	0.6	0.9	0.93
Длина влагалища 2-го листа (см)	13.05	15.69	15.99
Длина 3-го листа (см)	12.79	18.37	18.59
Ширина 3-го листа (см)	0.56	1.27	0.84
Длина влагалища 3-го листа (см)	7.79	12.91	14.44
Длина соцветия (см)	6.22	7.69	7.51

Также была определена жизненность (виталитет) ЦП *A. arundinaceus* на участках с различной степенью антропогенной нагрузки.

ЦП лисохвоста тростниковидного на сильно нарушенных территориях находятся в депрессивном состоянии, преобладает низкий класс виталитета, несмотря на то, что межвидовая конкуренция на этих тер-

риториях низкая. Это объясняется тем, что из-за крутизны склона почво-грунты отвала слабо увлажнены, что является одним из негативных факторов для развития *A. arundinaceus*. По механическому составу почво-грунты отвала представлены тяжелыми суглинками и глинами, характеризуются высокой степенью уплотнения. Кроме того, почво-грунты отвалов и дамбы содержат токсичные концентрации микроэлементов и имеют высокую степень засоленности.

На условно ненарушенных территориях межвидовая конкуренция высокая, т. к. условия произрастания благоприятны для разных видов растений, поэтому ЦП *A. arundinaceus* находятся в депрессивном состоянии, виталитет особей низкий.

В Мирнинском районе при сравнении типов увлажнения оказалось, что *A. arundinaceus* предпочитает влажнолуговой тип увлажнения, но и в сухолуговом увлажнении есть процветающие ценопопуляции.

При сравнении типов богатства-засоления почв в сухолуговом типе увлажнения оказалось, что *A. arundinaceus* предпочитает богатые солями почвы, но произрастает в основном на довольно богатых солями почвах, что может быть связано с тем, что в благоприятных условиях (на богатых почвах) произрастает большое количество конкурентов, вытесняющих *A. arundinaceus* из местообитаний.

При сравнении ЦП влажнолугового типа оказалось, что *A. arundinaceus* предпочитает богатые солями почвы, конкуренция здесь низкая, поэтому он может спокойно захватывать данные местообитания. На богатых солями почвах особи вида заселились давно и успешно освоили данные местообитания (преобладают центрированные и бимодальные спектры), когда как на довольно богатых почвах особи *A. arundinaceus* только начинают заселять местообитание (преобладает левосторонний спектр).

Распределение растительных сообществ по ступеням увлажнения помогло в уточнении принадлежности ценопопуляций лисохвоста тростниковидного к экологической группе. В Мирнинском районе доминантом лисохвост является в сообществах на близких к естественным и селитебных территориях, что может быть связано с тем, что на естественных территориях конкурентоспособность лисохвоста повышается (это видно из жизненных стратегий), на посттехногенных территориях лисохвост является либо доминантом, либо сопутствующим видом, что связано с неблагоприятными условиями на данных территориях. Также распределяется и жизненность особей на различных территориях: на близких к естественным и селитебных ЦП лисохвоста процветают, а на посттехногенных территориях находятся в депрессивном состоянии.

Региональный оптимум увлажнения для Якутии составляет 77.2 (Королюк и др., 2005), но в Мирнинском районе влажность намного ниже названного оптимума (пока трудно даже предположить региональный оптимум, требуется больше описаний). Из-за недостаточного увлажнения ценопопуляции находятся в угнетенном состоянии. А региональный оптимум засоленности почв можно признать по популяционным параметрам 12.6 баллов. На селитебных и посттехногенных территориях ЦП отмечены в сообществах по уровню засоленности (в баллах) ниже регионального оптимума, а на близких к естественным территориях уровень засоленности выше регионального оптимума, что тоже неблагоприятно влияет на рост и развитие лисохвоста.

Нами также было проведено изучение возрастных состояний *A. arundinaceus*. Были определены возрастные состояния лисохвоста тростниковидного на 12 различных ценопопуляциях Мирнинского района, спектры которых оказались левосторонними, центрированными и бимодальными. Больше всего оказалось ЦП с левосторонними спектрами, что свидетельствует о том, что они являются молодыми и только начинают развиваться в фитоценозах. В трех участках Мирнинского района в ЦП выявился центрированный спектр.

На сильнонарушенных территориях (1-я группа) преобладают левосторонние спектры, что свидетельствует о том, что вид только начинает заселять местообитания. Однако присутствует и центрированных спектр. На средненарушенных территориях (группа 2) присутствуют ЦП с бимодальными и центрированными спектрами. На условно естественных местообитаниях (группа 3) преобладают бимодальные спектры, но присутствуют левосторонние и центрированные спектры. Очевидно, что вид на данных территориях устойчиво закрепился и продолжает развиваться и возобновляться. Не было обнаружено ни одного правостороннего спектра.

Результаты исследования показали, что лисохвост тростниковидный — очень пластичный вид, предпочитает влажнолуговые условия, может произрастать и в сухолуговых условиях увлажнения, выносит высокую степень антропогенной нагрузки. Причем, в нарушенных местообитаниях, где конкуренция ниже, он может себя чувствовать даже лучше, чем в естественных.

Таким образом, экологические условия обитания в различных регионах и различных условиях антропогенного пресса оказывают существенное влияние на параметры ценопопуляций изучаемого вида. Новые местообитания, которые формируются в окрестностях г. Мирного в процессе рекультивации ландшафтов, позволили выявить адаптивные процессы, протекающие в популяциях изучаемого вида.

Список литературы

Жукова Л. А. 1987. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев. С. 9–19. — *Жукова Л. А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 225 с. — *Злобин Ю. А.* 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань.

146 с. — *Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.* 2002. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара (2–6 декабря 2002). Нижний Тагил. С. 76–78. — *Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.* 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (16–21 февраля 2004). Сыктывкар. Ч. 2. С. 113–120. — *Королюк А. Ю., Троева Е. И., Черосов М. М. и др.* 2005. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск. 108 с. — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л. Вып. 6. С. 7–204. — *Уранов А. А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. С. 7–33. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). 1976 / Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др.. М. 217 с. — *Ценопопуляции* растений (очерки популяционной биологии). 1988 / Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А. , Комарова А. С. и др. М. 184 с. — *Черосов М. М., Слепцова Н. П., Миронова С. И. и др.* 2005. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск. 575 с.

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ МЕСТООБИТАНИЙ НА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *HORDEUM JUBATUM* L. В ЗАПАДНОЙ ЯКУТИИ

Ж. А. Гаврилова[1], В. Э. Гавриленко[2], М. М. Черосов[3]

[1] Региональный технический колледж в г. Мирный
678170, Мирный, ул. Ленина, 1. E-mail: jeanna_mirny@mail.ru

[2] Средняя общеобразовательная школа № 7 г. Мирный
678170, Мирный, ул. Советская 12/1

[3] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677000, Якутск, пр. Ленина, 41. E-mail: cherosov@mail.ru

Ключевые слова: *ценопопуляция, экошкалы, популяционные параметры.*

В Западной Якутии большие территории нарушены алмазодобывающей промышленностью, в большинстве своем они не рекультивированы. Однако имеются случаи активного их восстановления, и, следовательно, активно идут сукцессионные процессы, появляется возможность проследить поведение видов, которые внедряются в различные типы местообитаний. Одним из таких ярких адвентивных видов, уже достаточно хорошо чувствующим себя в регионе, является *Hordeum jubatum* L.

Перед нами стояла задача изучить влияние экологических факторов (увлажнение, богатство почв, засоление, антропогенная нарушенность) на морфологические, популяционные, демографические параметры вида.

Ячмень гривастый — инвазивное растение в Якутии и во многих других регионах мира. Ячмень вытесняет местные виды. Он распространяется с большой скоростью. С 1930-х гг. по настоящее время он распространился с Северо-Востока России до европейской ее территории. Многолетнее травянистое растение порой до 90 см выс. с прямостоячими, слабооблиственными стеблями, несущими соцветия мелких цветков. Растет в виде дерновин из прикорневых, мелких листьев. Листовая пластинка узкая, не более 0.3 см шир. Одноцветковые колоски собраны по три в сложный колос до 7 см длиной. Колосковые чешуи тонкие, оттопыренные; нижняя цветочная чешуя с длинной красно-фиолетовой остью длиной до 9 см. Плод — зерновка. Декоративен в течение 60 дней. В культуре в ряде регионов мира с 1782 г., хотя в Западной и Восточной Сибири встречается как сорняк. Декоративный злак. Размножается семенами и делением кустов. К почвам и поливам нетребователен. Хорошо переносит стрижку и зимует без специального укрытия. Волосатые семена цепляются за одежду, переносятся ветром и животными, тем самым распространяются по территории.

В работе использовались общепринятые популяционно-онтогенетические, геоботанические и статистические методы (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции…, 1976, 1988; Жукова, 1987, 1995; Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2002, 2004).

Летом 2009 г. в г. Мирный и его окрестностях нами было исследовано 13 ценопопуляций (далее ЦП), а в 2010 г. — 50 ЦП, в том числе и ранее изученные 13. Для исследования были выбраны ЦП в трех группах местообитаний по величине антропогенной нагрузки:

1. Посттехногенные территории (отвалы пустой породы, дамба старого отстойника высокоминерализованных вод, рудовозные дороги);

2. Селитебные территории (городские газоны, городской парк)

3. Территории, близкие к естественным (вырубки, гари, т. е. «естественность» условная).

В каждой ЦП измерялись по 30 модельных особей по морфологическим параметрам (высота и количество листьев на генеративном побеге, количество листьев на вегетативном побеге, длина, ширина, длина влагалища 1-го листа, длина, ширина, длина влагалища 2-го листа, длина, ширина, длина влагалища 3-го листа, длина и количество колосков в соцветии).

Результаты измерения морфологических параметров были внесены в программу Excel, затем были построены диаграммы, выявлена возрастная структура, средняя плотность популяции, различные популяционные индексы и показатели (Iв, Iз, доля генеративных от взрослых, доля генеративных от всех, доля молодых от взрослых, доля молодых от всех особей в каждой точке и др.) и др. Полученные первичные данные были обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета программ Excel и Statistica.

Для координации ЦП по градиенту комплексного фактора благоприятности условий роста использовались: коэффициент жизненности по размерному спектру (IVC); коэффициент детерминации (r^2), коэффициент вариации (cv, %).

По изученным ЦП были выделены по Т. А. Работнову (1950) возрастные группы растений: проростки (p), ювенильные растения (j), имматурные растения (im), виргинильные растения (v), молодые генеративные растения (g^1), зрелые генеративные растения (g^2), старые генеративные растения (g^3), субсенильные растения (ss), сенильные растения (s).

Нами для оценки типа онтогенетических стратегий и типа жизненной стратегии использован индекс виталитета особи (IVC) (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). В ЦП были изучены онтогенетические спектры, морфометрические параметры и выявлен тип жизненной стратегии.

Исследования ЦП проводились в окрестностях г. Мирного в следующих растительных сообществах (синтаксономия сообществ по работе М. М. Черосова и др. (2005)), которые встречаются во всех 3 группах местообитаниях:

• ассоциации ***Beckmannio-Hordeetum*** субассоциации ***B.-H. Typicum***. Это увлажненные рудеральные сообщества с большой ролью мезогигрофитов и гигрофитов;

• ассоциации ***Puccinellio–Hordeetum jubati***. В отличие от вышеназванной это уже нормально увлажненные рудеральные сообщества с большой ролью мезофитов, а var. ***Puccinellia hauptiana*** и var. ***Hordeum jubatum*** представляют собой участки доминирования (содоминирования) одноименных видов растений;

• ассоциации ***Elytrigio-Artemisietum***. Это типичные рудеральные сообщества в населенных пунктах и на отвалах около города. Var. ***Hordeum jubatum*** и var. ***Chamaenerion angustifolium*** объединяют сообщества с большей ролью одноименных видов варианта.

Показатели экологических шкал сообществ приведены по А. Ю. Королюк и др. (2005). Основные параметры ЦП представлены в таблице.

Таблица

Ординация сообществ по факторам богатства почв-засоления и увлажнения и ключевые показатели ЦП

Тип сообщества	№ ЦП	Экологические показатели*				Популяционные показатели			
		Богатство-засоление	Увлажнение	Роль вида в сообществе	Тип местообитания по степени антропогенной нагрузки	Тип виталитета	Плотность (кол-во особей на 1 кв. м)	Характер возрастного спектра	Тип возрастной структуры
Puccinellio-Hordeetum jubati фация ***Puccinellia hauptiana***	10	14.2	57.5	дом.	селитеб.	процв.	20.45	центр.	перех.
	34	14.7	60.5	содом.	селитеб.	депрес.	39.2	центр.	молод.
	5	14.3	61.1	дом.	посттех.	процв.	59.4	левост.	молод.
	43	12.8	59.0	дом.	естеств.	депрес.	12.7	центр.	молод.
Puccinellio-Hordeetum jubati фация ***Hordeum jubatum***	38	12.8	60.7	дом.	селитеб.	депрес.	20.75	левост.	молод.
	37	13.6	60.0	дом.	селитеб.	депрес.	21.6	центр.	перех.
	4	14.3	60.2	дом.	посттех.	депрес.	14.4	левост.	зреющ.
	1	13.8	60.5	дом.	посттех.	равн.	41.7	бимод.	молод.
Beckmannio-Hordeetum subass. ***typicum***	7	14.0	61.6	дом.	посттех.	процв.	10.3	центр.	зреющ.
	3	13.0	61.3	сопут.	посттех.	депрес.	6.0	левост.	молод.
	42	12.3	69.6	сопут.	естеств.	процв.	13.12	левост.	молод.
	8	13.5	72.4	сопут.	посттех.	депрес.	27.93	левост.	перех.
	16	14.5	61	дом.	селит.	депрес.	4.3	левост.	молод.
Elytrigio-Artemisietum var. ***Hordeum jubatum***	32	13.1	51.3	сопут.	селит.	процв.	14.4	центр.	перех.
	44	13.9	60.6	содом.	посттех.	депрес.	3.96	центр.	перех.
	22	12.6	58.0	сопут.	естеств.	депрес.	0.3	центр.	молод.
	11	12.3	60.0	сопут.	селит.	процв.	27.0	центр.	молод.
Elytrigio-Artemisietum var. ***Chamaenerion angustifolium***	39	11.3	60.8	сопут.	посттех.	депрес.	14.0	центр.	зреющ.

Примечание. Роль вида: дом. — доминант, содом. — содоминант, сопут. — сопутствующий; тип местообитаний: селитеб. — селитебные, посттех. — посттехногенные, естеств. — близкие к естественным; тип виталитета: процв. — процветающие, депрес. — депрессивные, равн. — равновесные; характер возрастного спектра: центр. — центрированный, левост. — левосторонний, бимод — бимодальный; тип возрастной структуры: молод. — молодая, перех. — переходная, зреющ. — зреющая. * — баллы экологических показателей по экошкалам А. Ю. Королюк и др. (2005).

Анализ средних морфометрических показателей ЦП по выделенным 3 группам местообитаний показал, что на посттехногенных территориях у особей вида отмечается максимальная высота генеративного побега и количество листьев на побеге. *Hordeum jubatum* занимает территории, непригодные для большинства других видов растений, и у этого вида на этих местообитаниях нет конкурентов.

В близких к естественным условиям у *H. jubatum* максимальное количество листьев на вегетативном побеге, крупные параметры 3-го листа и максимальное количество колосков в соцветии, хотя длина соцветия значительно меньше, чем на посттехногенных территориях. В условиях, близких к естественным, *H. jubatum* редко является доминантным видом, конкурирует с другими видами и, чтобы не выпасть из сообщества, в ЦП у особей вида формируется много семян для возобновления своей численности.

Наименьшая плотность особей в ЦП отмечается на селитебных территориях, здесь у вида наибольшие размеры, а также, по сравнению с постгенеративными местообитаниями, увеличивается доля генеративных особей. Имея более крупные морфометрические параметры, особи *H. jubatum* занимают большую площадь. На посттехногенных территориях ЦП молодые, так как вид только поселяется на этих участках, и поэтому имеют меньшие размеры, плотность особей в ЦП выше. С увеличением жизненности особей (IVC) плотность особей в ЦП уменьшается С улучшением условий обитания размеры дерновины увеличиваются.

Анализ виталитета по различным группам местообитаний показал, что на посттехногенных территориях преобладают равновесные ЦП. Подавляющее большинство ЦП процветающие. На селитебных же территориях, несмотря на то, что в городе условия по многим факторам более благоприятные, ячмень чувствует себя намного хуже, больший процент ЦП — депрессивные. Это вызвано усилением межвидовой конкуренции. Из всех групп местообитаний условно естественные территории оказываются наименее благоприятными для особей *H. jubatum*.

Анализ средних морфометрических параметров показал, что *H. jubatum* — рудеральный, инвазивный вид, активно проявляющий себя именно на нарушенных территориях, тогда как в сообществах естественных условий обитания его вытесняют другие виды. Этот вывод подтверждается при анализе других признаков.

Анализ онтогенетической стратегии и жизненной стратегии ячменя гривастого.

При сравнении онтогенетических стратегий вида в пос. Саскылах (подзона лесотундры) и в г. Мирном (средняя тайга) установлено, что в условиях селитебной зоны п. Саскылах *H. jubatum* проявляет стрессовую стратегию, т. е. в условиях незначительного нарушения он ведет себя как рудерал, захватывает территории с нарушениями, причем если эти нарушения незначительны, то он себя хорошо чувствует. Если же степень нарушения растет, то ячмень или уходит временно из этого местообитания, или наоборот, активно его захватывает, становясь практически его единоличным хозяином, как это происходит и на посттехногенных территориях Мирнинского района. Таким образом, *H. jubatum* является пластичным рудеральным видом, имеющим высокий потенциал размножения, захватывающим нарушенные территории и вытесняемым с естественных территорий другими видами растений. При этом на территориях с высокой степенью нарушения (индустриальные и посттехногенные территории) он проявляет себя как сильный конкурент, проявляется его локальная С-стратегия.

В связи с достаточным количеством ЦП в изученных группах местообитаний около г. Мирного нами проведен анализ проявления стратегий вида в этих группах. На посттехногенных территориях *H. jubatum* проявляет защитную реакцию (С-стратегия). В условиях меньшей степени нарушения (селитебные территории и близкие к естественным условиям) вид проявляет стрессово-защитную стратегию (R-стратегию), характерную для рудеральных растений. Таким образом, чем сильнее нарушены местообитания, тем лучше вид чувствует себя. На сильно нарушенных (посттехногенных) территориях он проявляет себя как сильный конкурент, захватывая и удерживая неблагоприятные для других видов местообитания.

Анализ возрастных состояний ячменя гривастого:

На посттехногенных территориях у ячменя гривастого проявляется бимодальный возрастной спектр. На близких к естественным территориям в возрастном спектре много молодых и зрелых особей, особи *H. jubatum* предпринимают попытки внедриться в эти сообщества. На селитебных территориях в составе возрастных спектров ЦП высоко число бимодальных и центрированных спектров, вид пытается закрепиться на данных местообитаниях и довольно успешно возобновляет численность.

Все исследованные ЦП ячменя гривастого являются молодыми, зрелыми или переходными. Ни одной старой или стареющей ЦП обнаружено не было. Наиболее молодые ЦП встречены на посттехногенных территориях, что объясняется тем, что вид только начал заселять эти местообитания.

После анализа влияния экологических условий местообитания на популяционные параметры нами был проведен анализ влияния фитоценотических условий на эти же параметры.

Влияние экологических параметров на состояние ЦП ячменя гривастого.

В сообществе ***Puccinellio–Hordeetum jubati*** с увеличением степени засоления, увеличивается плотность ячменя гривастого в тех сообществах, где ячмень является доминантным видом. Исключение ЦП34, где ячмень является содоминантом.

На посттехногенных территориях плотность ЦП зависит от величины увлажнения, так как на нарушенных территориях гидротермический режим значительно хуже, чем в более естественных. По склонам

отвалов вода стекает к его подножию, создавая переувлажнение, кроме того, сильное уплотнение почвогрунтов обочин рудеральных дорог и террас отвалов препятствует увлажнению.

В сообществах ассоциации ***Elytrigio–Artemisietum*** var. ***Hordeum jubatum*** с увеличением засоления плотность снижается при общей невысокой плотность особей. С увеличением влажности плотность особей понижается, потому что особи лучше себя чувствуют, становятся более крупными.

H. jubatum является сильным конкурентом именно на сильнонарушенных территориях, таких как посттехногенные и индустриальные зоны, имеющие высокую степень уплотненности грунта, неблагоприятный водный режим, высокую степень засоления грунта и загрязнения токсичными концентрациями микроэлементов. В этих условиях разнообразие ценофлоры сообществ невелико и межвидовая конкуренция слабая. *H. jubatum* на посттехногенных территориях имеет максимальные морфологические параметры вегетативной сферы, однако при этом генеративная сфера развита хуже (при большей длине соцветия количество колосков низкое), ниже семенная продуктивность. Это может быть вызвано тем, что на посттехногенных территориях *H. jubatum* практически единственный вид, способный удерживаться в этих экстремальных условиях. ЦП ячменя гривастого на посттехногенных территориях являются процветающими.

На селитебных и близких к естественным территориях *H. jubatum* проявляет себя как классический рудерал: генеративная сфера развита лучше, чем вегетативная, имеет высокий репродуктивный потенциал, но при возрастании межвидовой конкуренции угнетается другими видами и вытесняется из сообществ.

Так как в Мирнинском районе большая часть территорий имеют ту или иную степень нарушения, то в районе вид себя чувствует хорошо.

Список литературы

Жукова Л. А. 1987. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев. С. 9–19. — *Жукова Л. А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 225 с. — *Злобин Ю. А.* 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань. 146 с. — *Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.* 2002. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара (2–6 декабря 2002). Нижний Тагил. С. 76–78. — *Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.* 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (16–21 февраля 2004). Сыктывкар. Ч. 2. С. 113–120. — *Королюк А. Ю., Троева Е. И., Черосов М. М. и др.* 2005. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск. 108 с. — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л. Вып. 6. С. 7–204. — *Уранов А. А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. С. 7–33. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). 1976 / Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др.. М.: Наука, 217 с. — *Ценопопуляции* растений (очерки популяционной биологии). 1988 / Заугольнова Л. Б. , Жукова Л. А. , Комарова А. С. и др. М. 184 с. — *Черосов М. М., Слепцова Н. П., Миронова С. И. и др.* 2005. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск. 575 с.

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER* L.) НА ПРИБРЕЖНУЮ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ГЕОИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

З. И. Горяйнова[1], Н. А. Завьялов[2], В. Г. Петросян[1]

[1] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский проспект, 33. E-mail: admin@sevin.ru

[2] Государственный природный заповедник «Рдейский»
175270, Новгородская обл., Холм, ул. Челпанова, 27

Ключевые слова: *прибрежные экосистемы, речной бобр.*

Речной бобр (*Castor fiber* L.) принадлежит к видам животных, оказывающим средообразующее влияние на экосистемы. Возвращение его в биоценозы, в которых он отсутствовал более 100 лет, существенно изменяет растительные группировки этих сообществ и даже целые элементы ландшафта. К настоящему времени в России исторический ареал обитания бобра практически полностью восстановлен, почти все пригодные для него местообитания заселены, многие местообитания заселены уже в течение достаточно долгого времени. В связи с этим деятельность бобра как средообразователя в настоящее время является объектом пристального изучения. В то же время на территории России изучение средообразующей деятельности бобра за редким исключением ведется наземно-описательными методами и в большинстве своем на уровне отдельных бобровых прудов. Благодаря свободному доступу к снимкам среднего пространственного разрешения, а также появлению спутников высокого пространственного разрешения, таких как IKONOS (пространственное разрешение от 3.2 м), становится возможным применение дистанционных ме-

тодов для количественной оценки долговременных изменений растительных прибрежных комплексов, вызванных деятельностью бобра, а также изучение его влияния на экосистемы на уровне целых водосборных бассейнов.

В качестве модельных территорий в данном исследовании были выбраны два заповедника (Приокско-Террасный и Рдейский), представляющие собой разные типы бобровых местообитаний и имеющие хорошо изученную историю существования на их территории бобровой популяции.

Для оценки средообразующей деятельности бобра использовались Летописи Природы заповедников, данные лесной таксации Приокско-Террасного заповедника за 1981 и 1999 гг., геоинформационная векторная база данных по физико-географическим характеристикам и почвенному составу Приокско-Террасного заповедника, результаты полевых работ на территории заповедников в период с 2007 по 2010 г., данные спутника серии LANDSAT MSS и ETM+ среднего пространственного разрешения за 1975–2009 гг. для Приокско-Террасного заповедника и за 1977–2007 гг. для Рдейского, а также данные спутника IKONOS высокого пространственного разрешения.

С помощью архивных и современных данных LANDSAT удалось проследить временную динамику средообразующией деятельности бобра, а также долговременных изменений прибрежной растительности на территории Рдейского заповедника, связанных с этой деятельностью. Визуальное дешифрирование позволило выявить элементы строительной активности: бобровые каналы, пруды, а также участки прибрежной растительности, затронутые кормодобывающей деятельностью бобра («бобровые пятна»). Была проведена качественная и количественная оценка изменений этих элементов в ходе развития бобровой популяции заповедника, как то: зарастание бобровых каналов и прудов, изменение площадей «бобровых пятен».

На основе зарегистрированных с помощью GPS эталонных площадок участков прибрежной растительности в русле р. Таденки была проведена классификация данных спутника IKONOS для территории Приокско-Террасного заповедника. В результате получены оценки состояния растительных сообществ, измененных деятельностью бобра, а также оценки запасов древесно-кустарниковых кормов для бобра на территории заповедника. По данным лесоустройства разных лет в среде ArgGIS 9.3 были построены карты участия черной ольхи в древостое прибрежных сообществ р. Таденки.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ ПОЙМЫ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. СОЖ

Н. М. Дайнеко, Л. М. Сапегин

УО «Гомельский государственный университет им. Франциска Скорины»
246019, Республика Беларусь, Гомель, ул. Советская, 104. E-mail: Dajneko@gsu.by

Ключевые слова: *ценопопуляционная структура, динамика, луговые экосистемы.*

При продолжительном использовании луговых экосистем одной из проблем является поддержание стабильного существования ценопопуляций и слагающих их элементов (онтогенетических групп и особей). Для этого необходимо выяснить, как происходит перестройка онтогенетической структуры, темпов развития, длительности существования онтогенетических групп под влиянием разных экологических факторов.

С целью выяснения возможности повышения продуктивности и особенностей ценопопуляционной структуры наиболее типичных и широко распространенных луговых сообществ в пойме р. Сож пригорода г. Гомеля нами в 2006–2010 гг. выполнены полевые опыты по схеме: 1 вариант — контроль (без удобрений); 2 вариант — $N_{30}P_{45}K_{60}$ кг/га — под первый укос и N_{30} кг/га под второй укос.

Объектами изучения были две луговые экосистемы правобережной центральной поймы р. Сож (угодья СПК «Поколюбичи» Гомельского района, Гомельской области, Республика Беларусь).

Основу травостоя первой луговой экосистемы на повышенной равнине центральной поймы р. Сож пригорода г. Гомеля составляли содоминанты овсяница луговая (*Festuca pratensis*) — 40 % и мятлик луговой (*Poa pratensis*) — 20 %. Всего в сообществе отмечено 26 видов сосудистых растений.

Почва сообщества аллювиально-дерновая супесчаная, среднебогатая гумусом (2.4 %), бедная подвижными формами фосфора и калия, соответственно 0.8 и 1.9/100 г почвы, кислая (pH 4.1).

Основу травостоя второй луговой экосистемы на межгривном понижении центральной правобережной поймы р. Сож пригорода г. Гомеля составляли содоминанты лисохвост луговой — 25 % и мятлик болотный (*Poa palustris)* — 15 %. Всего в составе травостоя сообщества присутствовало 30 видов сосудистых растений.

Почва луговой экосистемы аллювиально-дерновая легкосуглинистая, среднебогатая гумусом (6.0 %), бедная подвижными формами фосфора и калия, соответственно 3.8 и 2.8 мг/100 г почвы, слабокислая (pH 5.8).

Флористический состав изучали по методу А. А. Корчагина (1964). Классификация луговых экосистем выполнена на основе эколого-флористических критериев по методу Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) ценопопуляционную структуру изучали по общепринятой методике (Ценопопуляции…, 1976).

Изучение урожайности травостоя луговой экосистемы асс. ***Poo–Festucetum pratensis*** var. ***typica*** на плоской равнине правобережной центральной поймы р. Сож показало, что наибольшая урожайность отмечена у овсяницы луговой как в контроле — 13.9 ц/га сухой массы, так и в удобренном варианте — 35.7 ц/га сухой массы. В удобренном варианте урожайность мятлика лугового оказалась на 20.2 ц/га меньше по сравнению с овсяницей луговой, тогда как в контроле только на 3.1 ц/га. Также в обоих вариантах вклад в урожайность прочих видов был невысоким по сравнению с этими видами.

Результаты изучения динамики онтогенетического состава и плотности ценопопуляции овсяницы луговой ассоциации ***Poo–Festucetum pratensis*** var. ***typica*** под влиянием минеральных удобрений в 2006–2010 гг. представлены в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что в 2006 г. в обоих вариантах опыта в онтогенетическом составе овсяницы луговой присутствуют 6 онтогенетических групп: от ювенильных до старых генеративных растений. Наибольшее участие в варианте контроль (без удобрений) приходится на молодые генеративные (19.9 %) и средневозрастные генеративные (26.5 %) растения в первом цикле отчуждения и во втором соответственно — 21.6 % и 28.5 %.

Таблица 1

Динамика онтогенетического состава и плотности ценопопуляции овсяницы луговой ассоциации ***Poo–Festucetum pratensis*** var. ***typica*** под влиянием минеральных удобрений в 2006–2010 гг.

Онтогенетические группы по годам	**Плотность, особь/м²**			
	I укос		**II укос**	
	Контроль (без удобрений)	**$N_{30}P_{45}K_{60}$ кг/га**	**Контроль (без удобрений)**	**N_{30} кг/га**
2006 г.				
Ювенильные	8.3 ± 0.41	9.6 ± 0.41	4.2 ± 0.17	2.3 ± 0.05
Имматурные	7.6 ± 0.31	5.2 ± 0.26	5.3 ± 0.23	4.9 ± 0.17
Виргинильные	5.7 ± 0.32	6.1 ± 0.29	5.1 ± 0.24	5.8 ± 0.21
Молодые генеративные	12.4 ± 0.58	14.6 ± 0.66	10.8 ± 0.52	14.2 ± 0.46
Средневозрастные	16.5 ± 0.69	20.1 ± 1.04	14.2 ± 0.55	18.8 ± 0.67
Старые генеративные	11.8 ± 0.61	8.7 ± 0.45	10.3 ± 0.48	8.1 ± 0.31
Всего	62.3	64.3	49.9	54.1
2007 г.				
Имматурные	6.4 ± 0.23	5.3 ± 0.21	4.2 ± 0.19	4.2 ± 0.21
Виргинильные	7.2 ± 0.30	6.2 ± 0.23	5.4 ± 0.25	5.9 ± 0.32
Молодые генеративные	10.2 ± 0.52	15.7 ± 0.56	9.7 ± 0.46	15.1 ± 0.69
Средневозрастные	15.7 ± 0.67	18.5 ± 0.83	16.5 ± 0.77	17.3 ± 0.89
Старые генеративные	9.6 ± 0.41	7.2 ± 0.34	11.3 ± 0.52	8.7 ± 0.46
Всего	49.1	52.9	47.1	51.2
2008 г.				
Имматурные	5.1 ± 0.27	4.3 ± 0.19	3.8 ± 0.18	3.6 ± 0.18
Виргинильные	6.8 ± 0.38	5.2 ± 0.27	5.1 ± 0.24	4.8 ± 0.22
Молодые генеративные	9.7 ± 0.44	13.9 ± 0.65	8.2 ± 0.43	13.2 ± 0.73
Средневозрастные	14.1 ± 0.69	17.6 ± 0.89	13.3 ± 0.59	16.9 ± 0.82
Старые генеративные	8.8 ± 0.48	8.3 ± 0.39	9.9 ± 0.46	9.4 ± 0.42
Всего	44.5	49.3	40.3	47.9
2009 г.				
Имматурные	4.7 ± 0.26	3.5 ± 0.24	2.6 ± 0.16	3.3 ± 0.18
Виргинильные	5.7 ± 0.32	4.8 ± 0.31	4.4 ± 0.25	4.6 ± 0.28
Молодые генеративные	8.3 ± 0.54	12.4 ± 0.76	7.5 ± 0.43	12.1 ± 0.77
Средневозрастные	14.2 ± 0.96	16.9 ± 0.99	13.3 ± 0.83	15.7 ± 0.95
Старые генеративные	9.8 ± 0.66	9.1 ± 0.56	10.4 ± 0.76	9.6 ±0.61
Всего	42.7	46.7	38.2	45.3
2010 г.				
Имматурные	3.22 ± 0.16	2.8 ± 0.14	2.9 ± 0.13	2.2 ± 0.11
Виргинильные	4.82 ± 0.23	4.1 ± 0.18	4.2 ± 0.18	3.9 ± 0.18
Молодые генеративные	6.72 ± 0.33	10.5 ± 0.42	6.3 ± 0.33	9.8 ± 0.49
Средневозрастные	13.32 ± 0.62	14.6 ± 0.53	12.8 ± 0.62	13.6 ± 0.71
Старые генеративные	11.2 ± 0.49	10.5 ± 0.48	12.4 ± 0.65	11.4 ± 0.55
Всего	39.3	42.5	38.6	4.9

В удобренном варианте в первом цикле отчуждения молодые генеративные растения в онтогенетическом спектре занимали 26.3 % и средневозрастные — 34.7 %.

Плотность особей овсяницы луговой на 1 м² во II укосе в контроле уменьшилась на 12.4 особь/м² по сравнению с I укосом. Соответственно в удобренном варианте на 10.2 особь/м². В 2007 г/ в онтогенетическом составе уже находилось только 5 групп. Как и в 2006 г., в онтогенетическом составе в обоих вариантах опыта в I и во II укосе преобладали молодые генеративные и средневозрастные растения. Уменьшение плотности во II укосе по сравнению с I было незначительным: в контроле на 2.0 и в удобренном вариан-

те — 1.7 особь/м^2. В 2008 г. в онтогенетическом составе сохранилось 5 онтогенетических групп в обоих вариантах, и также преобладали молодые и средневозрастные генеративные растения. Плотность особей в контроле во II укосе уменьшилась на 4.2 и в удобренном варианте на 1.4 особь/м^2. В 2009 г. в обоих вариантах опыта в онтогенетическом составе овсяницы луговой присутствуют 5 онтогенетических групп: от имматурных до старых генеративных растений. Наибольшее участие в варианте контроль (без удобрений) приходится на средневозрастные генеративные растения (33.2 %) и старые генеративные (23.1 %) в первом цикле отчуждения, а во втором соответственно 34.8 % и 27.2 %. Плотность особей в контроле во II укосе уменьшилась на 4.5 и в удобренном варианте на 1.4 особь/м^2. В 2010 г. количество онтогенетических групп в обоих вариантах опыта было таким же, как и в 2009 г. Наибольшее участие как в контроле, так и в удобренных вариантах приходилось на средневозрастные генеративные растения: в I укосе 34.1 %, во II — 33.2 %; на старые генеративные соответственно — 28.5 % и 32.1 %. Аналогичное соотношение отмечено и в удобренном варианте. Плотность особей в контроле уменьшилась на 0.7 особь/м^2 и в удобренном варианте на 1.6 особь/м^2.

Динамика онтогенетического состава и плотности ценопопуляции мятлика лугового имела общие черты развития с ценопопуляцией овсяницы луговой. В онтогенетическом спектре в контроле в I укосе наибольшее долевое участие принимали средневозрастные генеративные растения: в 2006 г. — 30.8 %, в 2007 г. — 36.8 %, в 2008 г. — 34.6 %, в 2009 г. — 34.5 %, в 2010 г. — 41.1 %; молодые генеративные: в 2006 г. — 21.4 %, в 2007 г. — 25.0 %, в 2008 г. — 25.9 %, в 2009 г. — 23.9 %, в 2010 — 21.0 %; старые генеративные: в 2009 г. — 30.8 %, в 2010 г. — 28.6 %. Такое же соотношение отмечалось и во II укосе.

В удобренном варианте в обоих укосах также наиболее высокое участие принимают средневозрастные генеративные растения: в первом укосе в 2006 г. — 30.0 %, в 2007 г. — 37.7 %, в 2008 г. — 38.8 %, в 2009 г. — 38.2 %, в 2010 г. — 41.0 %; и во II укосе в 2006 г. — 28.0 %, в 2007 г. — 47.2 %, в 2008 г. — 39.4 %, в 2009 г. — 37.7 %, в 2010 г. — 42.9 %.

Плотность особей на 1 м^2 мятлика лугового в удобренном варианте, как в I, так и во II укосе была выше, чем в контроле, на 5.9 и 6.2 особь/м^2.

Таблица 2

Динамика онтогенетического состава и плотности ценопопуляции мятлика болотного ассоциации ***Poo palustris–Alopecuretum pratensis*** var. ***Carex vulpina*** под влиянием минеральных удобрений в 2006–2010 гг.

Онтогенетические группы по годам	**Плотность, особь/м^2**			
	I укос		**II укос**	
	Контроль (без удобрений)	**$N_{30}P_{45}K_{60}$ кг/га**	**Контроль (без удобрений)**	**N_{30} кг/га**
2006 г.				
Имматурные	4.3 ± 0.21	5.2 ± 0.24	2.6 ± 0.08	4.6 ± 0.16
Виргинильные	12.5 ± 0.53	13.1 ± 0.62	10.7 ± 0.43	12.3 ± 0.61
Молодые генеративные	4.1 ± 0.19	4.7 ± 0.23	6.3 ± 0.28	3.5 ± 0.15
Средневозрастные	12.6 ± 0.57	16.2 ± 0.77	10.4 ± 0.52	15.6 ± 0.81
Старые генеративные	10.4 ± 0.49	8.3 ± 0.43	12.1 ± 0.56	7.2 ± 0.28
Всего	43.9	47.5	42.1	43.2
2007 г.				
Виргинильные	7.2 ± 0.29	4.3 ± 0.19	2.2 ± 0.09	3.9 ± 0.19
Молодые генеративные	5.7 ± 0.25	7.9 ± 0.32	5.4 ± 0.19	7.2 ± 0.35
Средневозрастные	16.3 ± 0.81	20.6 ± 0.65	15.9 ± 0.74	18.6 ± 1.12
Старые генеративные	10.5 ± 0.42	10.6 ± 0.47	14.3 ± 0.69	11.9 ± 0.55
Всего	39.7	43.4	37.8	41.6
2008 г.				
Виргинильные	6.4 ± 0.28	3.8 ± 0.17	6.1 ± 0.34	3.2 ± 0.11
Молодые генеративные	4.5 ± 0.18	6.3 ± 0.32	4.3 ± 0.16	6.1 ± 0.23
Средневозрастные	18.6 ± 0.96	19.2 ± 0.99	18.2 ± 0.92	18.5 ± 0.62
Старые генеративные	8.7 ± 0.41	9.8 ± 0.47	6.3 ± 0.32	8.6 ± 0.35
Всего	38.2	39.1	34.9	36.4
2009 г.				
Виргинильные	5.3 ± 0.29	2.7 ± 0.15	4.8 ± 0.31	2.2 ± 0.12
Молодые генеративные	4.1 ± 0.25	5.1 ± 0.29	3.7 ± 0.24	4.6 ± 0.28
Средневозрастные	17.5 ± 0.98	18.1 ± 1.17	16.9 ± 0.96	17.5 ± 1.03
Старые генеративные	9.8 ± 0.61	12.3 ± 0.71	10.8 ± 0.63	11.8 ± 0.67
Всего	36.7	38.2	36.2	36.1
2010 г.				
Виргинильные	4.1 ± 0.23	1.2 ± 0.06	3.2 ± 0.18	-
Молодые генеративные	2.8 ± 0.14	3.2 ± 0.14	2.6 ± 0.13	2.9 ± 0.14
Средневозрастные	15.4 ± 0.75	16.1 ± 0.79	14.3 ± 0.65	15.2 ± 0.63
Старые генеративные	12.3 ± 0.71	13.2 ± 0.65	11.4 ± 0.55	12.3 ± 0.49
Всего	34.6	33.7	31.5	30.4

Анализ урожайности травостоя луговой экосистемы ассоциации ***Poo palustris–Alopecuretum pratensis*** var. ***Carex vulpina*** второго опытного участка под влиянием минеральных удобрений показал, что в обоих вариантах основу продуктивности составляли как мятлик болотный, так и лисохвост луговой. Их доля в контроле составила 71 % от общей урожайности (36.9 ц/га сухой массы), а в варианте с внесением удобрений — 90 % от общей урожайности (73.6 ц/га сухой массы).

Результаты изучения динамики онтогенетического состава и плотности ценопопуляции мятлика болотного ассоциации ***Poo palustris–Alopecuretum pratensis*** var. ***Carex vulpina*** под влиянием минеральных удобрений в 2006–2010 гг. представлены в таблице 2. Из табл. 2 видно, что спектр мятлика болотного в 2006 г. состоял из 5 онтогенетических групп. Наибольшее участие в этом спектре принимали виргинильные особи: 25.4–28.5 % и средневозрастные генеративные: 28.7–36.1 % в зависимости от варианта опыта. В удобренном варианте в I укосе плотность особей мятлика на 3.6, а во II — была на 1.1 особь/м^2 выше, чем в контроле. В 2007 г. онтогенетический спектр мятлика болотного состоял из 4 онтогенетических групп. Высоким процентом участия в контроле отличались средневозрастные генеративные растения: 41.1 % в I укосе и 42.1 % во II укосе, а также старые генеративные: 26.5 % в I укосе и 37.8 % во II укосе. Невысоким участием в онтогенетическом спектре характеризовались виргинильные и молодые генеративные растения. В удобренном варианте также в онтогенетическом спектре доминировали средневозрастные — 47.5 % в первом и 44.7 % во втором цикле отчуждения травостоя; старые генеративные растения — соответственно 24.4 % и 28.6 %; молодые генеративные — 18.2 % и 18.5 %. При внесении удобрений в I укосе плотность особей мятлика болотного была на 3.7 особь/м^2, а во II укосе на 3.8 особь/м^2 больше, чем в контроле.

В 2008 г. у ценопопуляции мятлика болотного сохранились те же тенденции, что и в 2007 г. В 2009 г. спектр мятлика болотного состоял из 4 онтогенетических групп. В зависимости от варианта опыта участие средневозрастных особей в этом спектре было наибольшим и составило 47–48 %, а старых генеративных соответственно 26–33 %, в удобренном варианте в I укосе плотность особей мятлика на 1.5 особь/м^2 превышала контроль, а во II –разницы практически не было. В 2010 г. у ценопопуляции мятлика болотного в обоих вариантах опыта сохранилось 4 онтогенетические группы. Также наибольшее участие в онтогенетическом составе принимали средневозрастные генеративные особи: 44–50 % в зависимости от варианта опыта и срока укоса, старые генеративные: 35.5–40.4 %. Плотность мятлика болотного в контроле в I укосе была на 3.1 особь/м^2 выше, чем во II укосе, а при внесении удобрений — на 3.3 особь/м^2.

В онтогенетический состав лисохвоста лугового в 2006 г. входило 4 онтогенетические группы. Высокая плотность отмечена у средневозрастных (42.5–47.9 %) и молодых генеративных (28.6–34.2 %) растений. В 2007 г. в онтогенетический состав ценопопуляции лисохвоста лугового входило только три онтогенетические группы. В контроле в I укосе средневозрастные группы составляли 30.1 % и старые генеративные 17.6 %, во II укосе это соотношение сохранилось. В удобренном варианте в I укосе участие средневозрастных в онтогенетическом спектре было 52.6 %, молодых генеративных — 32.4 % и старых генеративных — 15 %. Во II укосе в контроле средневозрастных растений было 51.9 %, а при внесении удобрений — 58.6 %, соответственно молодых генеративных 27.2 % и 23.8 %. В 2008 г. в онтогенетический состав также входили эти 3 онтогенетические группы и преобладали средневозрастные генеративные растения. В 2009 г. в онтогенетический состав лисохвоста лугового входило 6 онтогенетических групп: появились проростки, ювенильные и имматурные растения. Высокая плотность отмечена у проростков (16–24 %) и средневозрастных генеративных растений (18–20 %). Плотность удобренного варианта на 3.4 особь/м^2 в I укосе и 3.9 особь/м^2 во II укосе выше, чем в контроле. Плотность в контроле в I укосе была на 4 особь/м^2, а во II укосе на 5.1 особь/м^2 выше, чем при внесении удобрений. В 2010 г. у ценопопуляции лисохвоста лугового также присутствовало 7 онтогенетических групп. Наибольший процент участия как в контроле, так и при внесении удобрений был у средневозрастных генеративных растений: 25.3–29.1 % и молодых генеративных: 17–18 %; также высокое участие оказалось и у проростков: 15.5–18.3 %. Плотность особей в контроле в I укосе на 3.9, а во II укосе на 1.6 особь/м^2 выше, чем при внесении удобрений

Таким образом, внесение минеральных удобрений на естественном пойменном лугу позволило увеличить урожайность луга в 1.9–2.0 раза по сравнению с контролем. Преобладание в составе изучаемых экосистем средневозрастных генеративных особей растений позволит еще длительное время при внесении удобрений получать высокие урожаи зеленой массы.

Список литературы

Корчагин А. А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Л. Т. 3. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). 1976 / Отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. М. 217 с. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensociologie. 1964. Wien; New-York. 865 S.

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ УКРАИНЫ НА ОСНОВЕ МЕТОДИКИ СИНФИТОИНДИКАЦИИ

Я. П. Дидух

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601, Киев, ул. Терещенковская, 2. E-mail: didukh@mail.ru

Ключевые слова: *растительность, дифференциация, фитоиндикация, экологические шкалы*, *экологичесике факторы.*

Оценка дифференциации растительного покрова как результата его разделения на качественно различающиеся сообщества вызывает острые дискуссии, что отражается в их классификации. Кроме классификации, которая зиждется на характеристике собственно растительности (видового состава, его ценотических свойств), важной является также оценка внешних факторов, обуславливающих развитие, структуру сообществ и распределение их в пространстве. Исходя из многочисленности внешних факторов, сложности их взаимодействия и характера преломления в экосистеме возникает проблема поиска и выделения тех факторов, показателей, которые являются определяющими в функции и развитии экосистем, обуславливающими их структуру. Сложность их оценки заключается в том, что получить инструментальными измерениями показатели этих факторов для разных типов сообществ, охватить огромные территории, временные аспекты, отразить типологическую, территориальную и временную репрезентативность не удается. При этом для оценки многих факторов отсутствует приборная база, а некоторые из них не имеют прямых единиц измерения и рассчитываются косвенным путем. Необходимо учитывать и то, что в данном случае важно использовать те характеристики факторов, которые обуславливают развитие растений, а не физические показатели, связанные формы, недоступные для усвоения растениями. Например, в почве азот содержится в различных формах, но для оценки экосистем необходимо вычленить минеральные формы, которые обуславливают питание растений. Исходя из этого, необходимо применение косвенных методов, в частности фитоиндикации.

Развитие фитоиндикации прошло ряд этапов от использования отдельных видов, сообществ в качестве индикаторов, а в настоящее время для такой оценки используются количественные фитоиндикационные шкалы. Однако эти шкалы имеют разную размерность и базируются на разных принципах, способах построения, что составляет определенную сложность их применения и сравнения. Нами была разработана методика их сравнения и унификации (Дидух, Плюта, 1993, 1994а, б), что позволило провести сравнение шкал (Раменский, 19384; Zólyomi B., Précsényi, 1969; Ellenberg, 1979; Цаценкин, 1970; Landolt, 1977; Zarzycki et al., 2002; Цыганов, 1983) и на этой основе создать собственную базу данных ECODID, а также предложить новые шкалы. Создание такой базы данных включает характеристику около 3 тыс. видов растений по 12 факторам: эдафическим — влажность почвы (Hd), изменение увлажнения (fH), кислотность (Rc), солевой режим (Tr), содержание карбонатов (Ca), минеральных форм азота (Nt), аэрация (Ae); климатическим — терморежим (Tm), омброрежим (Om), криорежим (Cr) и континентальность (Kn) климата; ценотическим — освещенность (Lc). Эти сведения публикуются в многотомном издании «Екофлора України» (2000, 2002, 2004, 2007, 2010).

На основе имеющихся данных разработана методика оценки соответствующих экологических показателей, для чего используются традиционные геоботанические описания, отражающие видовой состав флоры и степень участия видов в ценозе. Количественные показатели для фитоценозов (γ) рассчитываются на основе средних балльных показателей всех информативных видов с учетом показателей их обилия либо проективного покрытия.

$$\gamma = \frac{k_1 m_1 + k_2 m_2 + \ldots k_n m_n}{k_1 + k_2 + \ldots k_n} = \frac{\sum_1^n k_i m_i}{\sum_1^n k_i},$$

где m_1, m_2... m_n — средние значения амплитуд толерантности видов в описании; k_1, k_2... k_n — коэффициенты обилия либо проективного покрытия: 1 балл — до 1%; 2 — 1–5%; 3 — 5–20%; 4 — 20–50%; 5 — 50–100%.

Такой метод оценки назван нами *синфитоиндикацией*, поскольку он отражает ценотический уровень организации. Применение этого метода дает достаточно точные результаты, если количество информационных индикаторных видов более 10. Полученные количественные данные используются для оценки экологической дифференциации растительных сообществ, в связи с чем используются различные математические и другие методы.

Метод *градиентного анализа* используется при построении экологических профилей, которые были заложены в различных регионах Украины (рис. 1).

Полученные графические данные позволяют визуально оценивать зависимость между изменением показателей различных факторов. Отличие визуального отражения от математических расчетов заключается

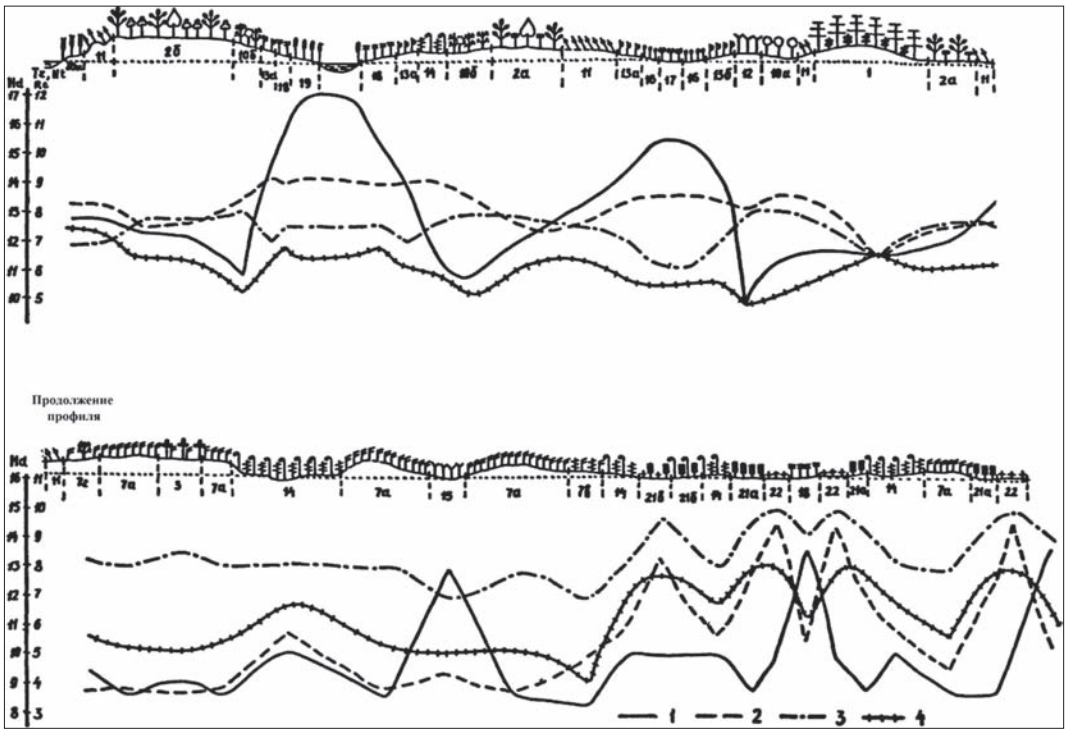


Рис. 1. Эколого-ценотический профиль в долине р. Самары (р. Самара–Булаховский лиман, Днепропетровская обл.).

1 — влажность почвы (Hd), *2* — общий солевой режим (Tr), *3* — кислотность почвы (Rc), *4* — содержание азота в почве (Nt).

в том, что в разной части профиля наблюдаются разные зависимости между изменением показателей факторов, и мы можем легко определить точки таких преломлений. Важным показателем является градиент изменения фактора, отраженный на профиле в виде угла падения, что, наряду с минимальными и максимальными показателями рассматривается нами как лимитирующие действия фактора. При наличии достаточно репрезентативных для региона данных устанавливаются показатели «экофона» — средние значения фактора для данного региона (Гончаренко, 2003), которые используются для сравнительного анализа показателей по определенному фактору для разных регионов и, таким образом, обеспечивают переход от ландшафтного на региональный уровень отражения изменения фактора.

Метод *непрямой ординации* отражает экологическую амплитуду определенного типа сообществ (синтаксонов), зависимость их изменения по отношению к двум избранным факторам, а также характер изменения зависимости между последними посредством распределения (местоположения) синтаксонов в данной системе координат (рис. 2). При этом важно отразить не только прямо- или обратнолинейную зависимость, но и те факторы, между которыми зависимости не существует. Последнее означает, что эти факторы рассматриваются как самостоятельные и их роль в распределении ценозов не менее важна.

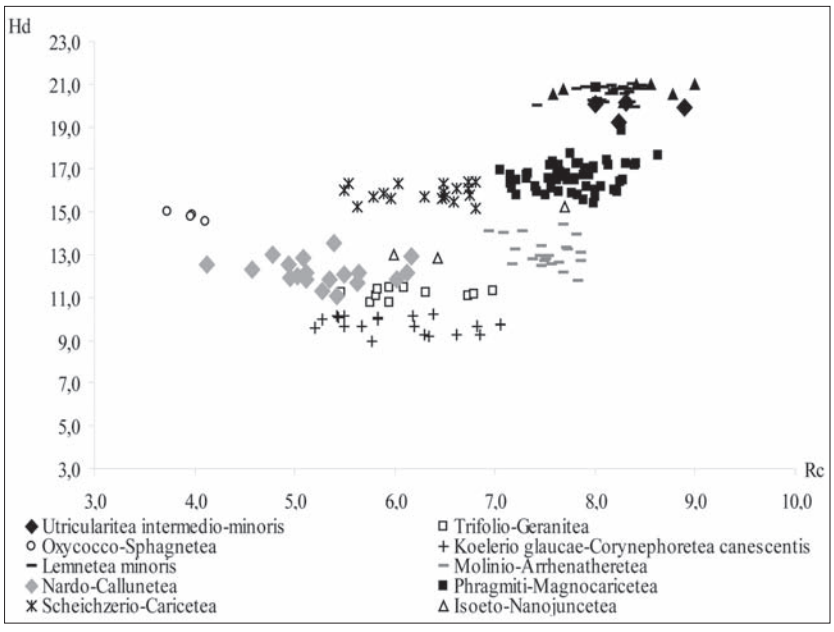


Рис. 2. Распределение синтаксонов Шацкого национального природного парка (Волынская обл.) по отношению к факторам влажности (Hd) и кислотности (Rc) почвы.

Чтобы определить лимитирующее действие факторов, мы используем *метод главных компонент*, который дает возможность оценить роль и степень важности каждого фактора, его значимость в распределении сообществ. Полученные количественные данные (коэффициенты) могут быть использованы для оценки комплексного воздействия системы факторов на характер дифференциации сообществ.

С целью оценки комплексного воздействия экологических факторов на дифференциацию растительного покрова был использован кластерный анализ (рис. 3). Поскольку экологические шкалы разных факторов имеют разную размерность, то производится уравнивание полученных показателей различных факторов в процентном отношении по отношению к размерности шкалы, а на следующем этапе по совокупности этих показателей рассчитывается степень сходства между разными типами сообществ, что отражается в виде дендрограммы. При этом можно ввести коэффициент значимости, «взвешивания» каждого фактора, полученный на основе использования метода главных компонент, однако на данном этапе исследований мы этого не проводили.

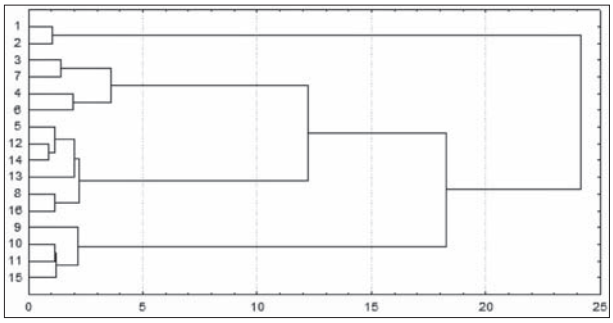


Рис. 3. Дендрограмма сходства разных классов растительности, построенная на основе количественной оценки главных восьми экофакторов.

Классы растительности: 1 — ***Lemnetea;*** 2 — ***Potametea;*** 3 — ***Phragmito-Magnocaricetea***, 4 — ***Alnetea glutinosae***, 5 — ***Festuco-Puccinelietea***, 6 — ***Molinio-Arrhenatheretea***, 7 — ***Bidentetea tripartiti***, 8 — ***Robinietea***, 9 — ***Asplenietea trichomanis***, 10 — ***Festuco-Brometea***, 11 — ***Plantaginetea majoris***, 12 — ***Galio-Urticetea***, 13 — ***Sedo-Scleranthetea***, 14 — ***Rhamno-Prunetea***, 15 — ***Artemisietea vulgaris***, 16 — ***Querco-Fagetea***.

Полученные таким способом данные экологической дифференциации растительных сообществ являются важным исходным материалом для дальнейших исследований, расчетов. В частности, на их основе строятся экологические карты. Такие карты нами были использованы как полигоны для дешифрирования космических изображений Шацкого национального природного парка.

Показатели фитоиндикации используются для прогнозирования сукцессий растительности. В качества примера проанализированы сукцессии степной растительности в условиях абсолютно заповедного режима отделения «Михайловская целина» (Ткаченко и др., 1993). Полученные данные показали, что ход этих сукцессий по лимитирующим факторам имеет четкое направление в сторону лесных сообществ. При этом наблюдается не только смещение показателей, но и расширение экологических амплитуд, в результате чего эти амплитуды в 1991 г. фактически не перекрываются с амплитудами 1927 г.

Методы синфитоиндикации используются для оценки относительной устойчивости сообществ. С этой целью избирается эталонное наиболее устойчивое сообщество, по отношению к которому ведется оценка остальных по различным факторам и определяется местоположения этих сообществ, а также строятся соответствующие прогнозы возможности их развития с учетом действия лимитирующих факторов.

Таким образом, методика синфитоиндикации является перспективным направлением в геоботанике.

Список литературы

Гончаренко І. В. 2003. Аналіз рослинного покриву північно-східного Лісостепу України. 203 с. — *Дидух Я. П., Плюта. П. Г.* 1993. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал увлажнения почв) // Экология. № 5. С. 32–40. — *Дідух Я. П., Плюта П. Г.* 1994а. Фітоіндикація екологічних факторів. 280 с. — *Дидух Я. П., Плюта. П. Г.* 1994 б. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал терморежима и эдифических) // Экология. № 2. С. 34–43. — *Екофлора України.* 2000—2010 / Відпов. ред. Я. П. Дідух. Киев. Т. 1–3, 5, 6. — *Раменский Л. Г.* 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. 620 с. — *Ткаченко В. С., Лисенко Г. М., Вакал А. П.* 1993. Зміни екотопів лучного степу «Михайлівської цілини» в ході резерватної сукцесії // Укр. ботан. журн. Т. 50. № 3. С. 50–56. — *Цаценкин И. А.* 1970. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М. 250 с. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 198 с. — *Ellenberg H.* 1979. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas // Scripta geobot. Bd. 9. S. 9–160. — *Landolt E.* 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zürich. № 64. S. 1–208. — *Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W. et al.* 2002. Ecological indicator values of vascular plants of Poland // Biodiversity of Poland. Vol. 2. Kraków. 184 p. — *Zólyomi B., Précsényi I.* 1964. Methode zur ökologischen Charakterisierung der Vegetationseinheiten und Vergleich der Standorte // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. Bd. 10. S. 377–416.

ХАРАКТЕР УВЛАЖНЕНИЯ ЭКОТОПОВ И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ В ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

И. В. Дроздова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: Alyssum7@gmail.com

Ключевые слова: *ксероморфные, мезоморфные, гигроморфные, гидроморфные экотопы*, *минеральный состав растений.*

Изучались особенности минерального питания видов, обитающих в экотопах с разными условиями почвенного увлажнения: в ксероморфных, мезоморфных, гигроморфных и гидроморфных. Исследования проводились на Полярном Урале (67º с. ш., 66º в. д.) на горных породах основного состава (габбро и габбро-амфиболитах). Магматические горные породы основного состава (габбро) в изученном районе выходят на поверхность на восточной и южной периферии массива Рай-Из, где ими сложена гора Черная (1036 м над ур. м.). Габбро-амфиболиты представлены в верховьях ручья Визувшор (правый борт долины р. Макар-Рузь) и на междуречье р. Макар-Рузь и р. Степ-Рузь (Строение…, 1990).

Влажность экотопов оценивали в полевых условиях визуально по характеру обводненности поверхности грунта и косвенно по наличию ряда индикаторных видов. Содержание K, Ca, Mg, Fe, Zn, Mn, Cu, Ni в образцах растений и почв определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии. Всего было проанализировано 153 образца растений и 38 образцов почв. Установлено, что среднее содержание K у видов растений в ксероморфных экотопах ниже, чем у всех остальных (рис.). Это согласуется с уровнем подвижных форм этого элемента в почве (табл.). У некоторых видов эти различия очень существенны, например, у *Hierochloë alpina* и *Salix arctica* содержание K в ксероморфных экотопах в 2 раза ниже, чем в мезоморфных. По уровню Mn большинство видов в ксероморфных экотопах также беднее, чем в мезоморфных, максимально в 4.5–5.0 раз у видов *Vaccinium vitis-idaea* и *Betula nana.* В то же время отмечено повышенное содержание Cu у растений в ксероморфных экотопах, например, виды *Bistorta elliptica* и *Dryas octopetala* накапливали здесь 16.9 и 8.4 мг/кг Cu. Для сравнения укажем, что те же виды в мезоморфных экотопах содержали 7.67 и 3.43 мг/кг Cu соответственно.

Таблица

Среднее содержание химических элементов в почвах экотопов с разными условиями увлажнения

Элементы	Экотопы			
	ксероморфные	мезоморфные	гигроморфные	гидроморфные
$pH_в$	5.98±0.83	5.75±0.50	6.21±0.60	5.49±0.38
K	0.39±0.07	1.22±0.73	1.54±1.1	1.38±0.27
Ca	12.7±12.9	11.2±5.74	22.9±3.64	13.1±7.15
Mg	5.86±6.60	8.06±4.79	8.83±4.67	8.82±7.83
Fe	29.6±12.2	48.3±41.2	11.9±7.54	634±566
Zn	1.65±1.18	2.13±1.40	2.48±1.48	1.19±0.38
Mn	14.1±7.74	49.6±3.13	72.9±31.8	122±4.62
Cu	4.56±3.13	2.14±2.30	1.55±1.39	7.32±2.86
Ni	2.33±1.64	3.27±2.28	8.22±9.03	8.59±8.33

Примечание. Обменные формы K, Ca, Mg — мг-экв/100 г сухой почвы; подвижные формы Fe, Zn, Mn, Cu, Ni — мг/кг сухой почвы.

Минимальный уровень подвижных форм Ni установлен в почвах ксероморфных экотопов (табл.). В почвах гигроморфных и гидроморфных экотопов он был в среднем в 3.6 раза выше. Поэтому неудивительно, что некоторые виды растений именно во влажных экотопах накапливают довольно высокие концентрации Ni, например, *Betula nana* — 21.4, *Salix arctica* — 25.4, *Oxyria digyna* — 32.5, *Pachypleurum alpinum* — 56.5 мг/кг. Известно, что Ni более подвижен в почвах с избыточным увлажнением и низким содержанием гумуса (Меркушева и др., 2001).

В гигроморфных экотопах растения накапливают максимальные содержания K. Уровень Fe в большинстве видов в гигроморфных экотопах оказывается ниже, чем в ксероморфных и мезоморфных (рис.). Это может быть связано с промывным режимом увлажнения почв, создающим окислительные условия среды, в которых подвижность Fe очень низкая. Кроме того, почвы гигроморфных экотопов выделяются наиболее высоким содержанием Ca. Известно, что Ca выступает антагонистом при поглощении Fe растениями (Robson, Pitman, 1983; Kabata-Pendias, Pendias, 2001).

Гидроморфные экотопы с застойным увлажнением характерны для всех подпоясов изученного основного горного массива: горных арктических, горных типичных и горных кустарниковых тундр (Холод, 2006). При действии переувлажнения в почвах как горной, так и равнинной тундры характерным процессом является восстановление Fe и Mn, и при одинаковых условиях оно происходит более легко для Mn по сравнению с Fe, чему способствует оторфовывание почвы (Караваева и др., 1992). В почвах гидроморфных

экотопов обнаружен максимальный уровень Mn (табл.).

В растениях в гидроморфных местообитаниях среднее содержание K, Ca, Mg достоверно ниже, а Mn выше по сравнению с таковым для мезоморфных и гигроморфных (рис.). Так, например, у видов сем. *Ericaceae*, произрастающих в переувлажненных местообитаниях (кустарничково-пушицево-сфагновая тундра), обнаружено в среднем в 5 раз более высокое содержание Mn по сравнению с теми же видами, встречающимися на почвах с хорошим внутренним дренажом (кустарничково-лишайниковая тундра). Известно, что содержание доступного растениям Mn определяется как окислительно-восстановительным потенциалом, так и содержанием Mn^{3+} в почве, а также pH почвы: его растворимость повышается при pH < 5 (Ландшафтно-геохимические…, 1989). По нашим данным, в ряду экотопов с разной влажностью наиболее низкой кислотностью среды отличаются почвы с застойным увлажнением (табл.). Значения кислотности для остальных почв лежали в пределах: 5.7–6.2, т. е. они могут быть охарактеризованы как «слабокислые».

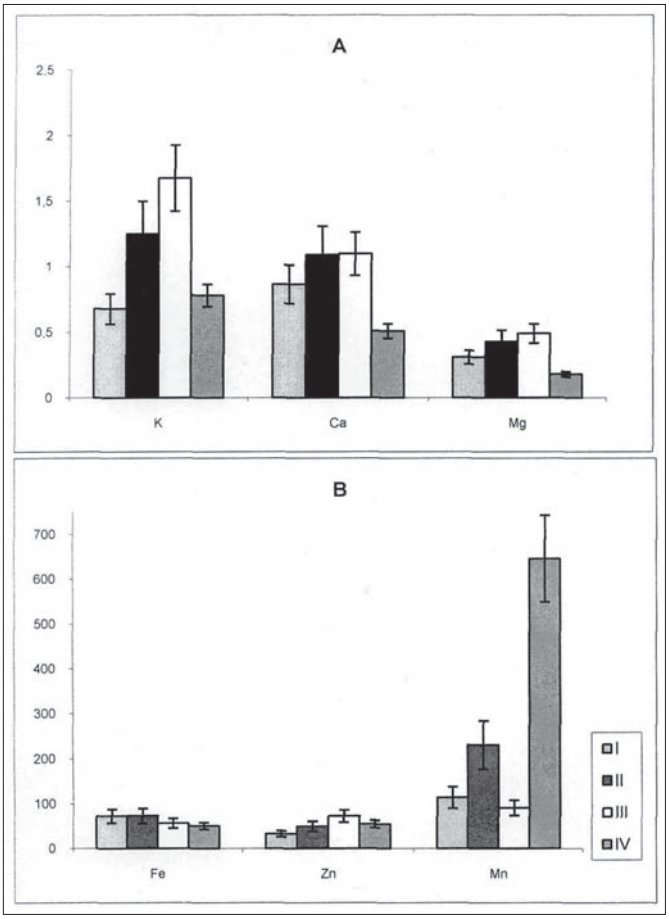


Рис. Среднее содержание макро- и микроэлементов в растениях в экотопах с разными условиями увлажнения.
A — макроэлементы, %; B — микроэлементы, мг/кг. Экотопы: I — ксероморфные, II — мезоморфные, III — гигроморфные, IV — гидроморфные.

Как показали результаты нашего исследования, для некоторых видов наибольший уровень Fe обнаружен в ксероморфных местообитаниях, что подтверждает представление о наличии у растений комплекса адаптивных механизмов, способствующих повышению растворимости и доступности Fe. Усиление поглощения Fe может происходить за счет восстановительной способности корневых экссудатов, уменьшения pH ризосферы, а также продуцирования растением хелатирующих соединений, в т. ч. фитосидерофоров (Neumann, Romheld, 2002). Для Fe, так же как и для Mn, на его подвижность в почве влияет pH среды: в восстановительных условиях (гидроморфные экотопы) подвижность Fe существенно увеличивается (табл.).

Различия в интенсивности накопления химических элементов растениями отчетливо проявляется при сравнении коэффициентов биологического накопления (КБН). КБН рассчитывали как отношение содержания элемента в растении к уровню его подвижных форм в почвах. В гигроморфных экотопах с промывным режимом увлажнения, а, следовательно, и более низким уровнем доступных форм Fe, интенсивность аккумуляции его растениями наибольшая. При застойном типе увлажнения и максимальном уровне Fe в почве интенсивность аккумуляции наименьшая, КБН для всех видов растений < 1. Следует отметить, что $КБН_{Cu}$ выше для растений мезоморфных и гигроморфных экотопах, где отмечен более низкий уровень подвижных форм Cu в почвах. Все это может свидетельствовать в пользу активной роли растений в освоении минеральных ресурсов экотопа. В ходе исследования нами не выявлено существенного влияния почвенной влажности на интенсивность накопления Zn в растениях. У большинства видов во всех экотопах $КБН_{Zn}$ >10, а у видов — привычных концентраторов Zn — кустарничков сем. *Salicaceae* — >100.

Таким образом, условия минерального питания в почвах экотопов, разнокачественных в отношении увлажнения, обуславливают различия минерального состава растений в сравниваемых экотопах. На основных породах уровень аккумуляции K в растениях возрастает от ксероморфных к гигроморфным экотопам, а Mn — от ксероморфных к гидроморфным экотопам. Известно, что подвижность и миграционная способность этих элементов в почвах увеличивается с возрастанием влажности (Богатырев и др., 2003). Повышенное содержание Cu отмечено в растениях ксероморфных экотопов, где представлены примитивные аккумулятивные почвы, химизм которых в наибольшей степени связан с подстилающей горной породой, обогащенной Cu.

Список литературы

Богатырев Л. Г., Ладонин Д. В, Семенюк О. В. 2003. Микроэлементный состав некоторых почв и почвообразующих пород южной тайги Русской равнины // Почвоведение. № 5. С. 568–576. — *Ландшафтно-геохимические* основы

фонового мониторинга природной среды 1989. / Под ред. М. А. Глазовской, Н. С. Касимова. М. 263 с. — *Караваева Н. В., Таргульян В. О., Черкинский А. Е.* 1992. Элементарные почвообразовательные процессы: опыт концептуального анализа, характеристика, систематика. М. 184 с. — *Меркушева М. Г., Убугунов В. Л., Лаврентьева И. Н.* 2001. Тяжелые металлы в почвах и фитомассе кормовых угодий Западного Забайкалья // Агрохимия. № 8. С. 63–72. — Строение, эволюция и минерагения гипербазитового массива Рай-Из. 1990. Свердловск. 226 с. — *Холод С. С.* 2006. Анализ распределения сосудистых растений на габбро-амфиболитах горного массива Рай-Из (Полярный Урал) // Бот. журн. Т. 91. № 8. С. 1157–1187. — *Kabata-Pendias A., Pendias H.* 2001. Trace elements in soils and plants. Boca Raton. 413 p. — *Neumann G., Romheld V.* 2002. Root-induced changes in the availability of nutrients in the rhizosphere // Plant roots / Eds. Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi. New York. P. 617–649. — *Robson A. D., Pitman M. G.* 1983. Interactions between nutrients in higher plants // Inorg. Plant. Nutr. P. 147–180.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ГРАНИТНЫХ НАБЕРЕЖНЫХ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

Г. И. Дубенская, Н. А. Пешкова

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
198191, Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, 48. E-mail: gid59@mail.ru

Ключевые слова: *урбоэкосистемы, экологические факторы, набережные, растительные группировки.*

Антропогенная трансформация растительного покрова затрагивает все территории, где проявляется деятельность человека, и прежде всего территории городов, где сочетание природного и антропогенного компонентов обеспечивают значительную гетерогенность среды (Антипина, 2002). Внутри городов складывается свой особый климат, отличный от условий пригородных зон, а на территории города — множество микроклиматов (Фролов, 1998).

Набережные городов можно отнести к специфическим экотопам городской среды, так как они имеют четко экологически и визуально очерченные контуры и их поверхность в свою очередь также является неоднородной (Ильминских, 1988). Особенностью набережных является резкая контрастность условий, в связи с чем их часто сравнивают со скальными поверхностями и относят к экстремальным местообитаниям (Горышина, 1991; Малышева, 1998, 2000).

Распределение высших растений по вертикальным поверхностям набережных неравномерно. Высшие растения приурочены к стыкам гранитных блоков, которые относят к группе щелевых экотопов (Ильминских, 1988). Визуально выделяется 3 зоны зарастания набережных: верхний уровень, на котором растения представлены наиболее обильно; средний уровень, зарастающий в меньшей степени, и нижний уровень — у поверхности воды. Исследование экологической неоднородности набережных основных водотоков центра Санкт-Петербурга (канала Грибоедова, рек Мойки, Фонтанки, Карповки) проводились на этих 3 уровнях (рис. 1).

Прежде всего, оценивалось общее количество видов, образующих растительные группировки. Таких видов было зафиксировано 89, причем большая часть из них — 59 видов — немногочисленны. Высоким обилием (более 50 экз. на 100 м набережной) характеризуются лишь 14 видов. Это *Stellaria media* (L.) Vill., *Lycopus europaeus* L., *Salix caprea* L., *Lepidium ruderale* L., *Athyrium felix-femina* (L.) Roth., *Senecio vulgaris* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., *Erigeron acris* L., *Sagina nodosa* (L.) Fenzl., *Poa annua* L., *Polygonum aviculare* L., *Agrostis* sp., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Gnaphalium uliginosum* (L.) Opiz..

Рис. 1. Уровни измерений, выделенные на поверхности гранитных набережных Санкт-Петербурга.

I — верхний уровень (В); II — средний уровень (С); III — нижний уровень (Н).

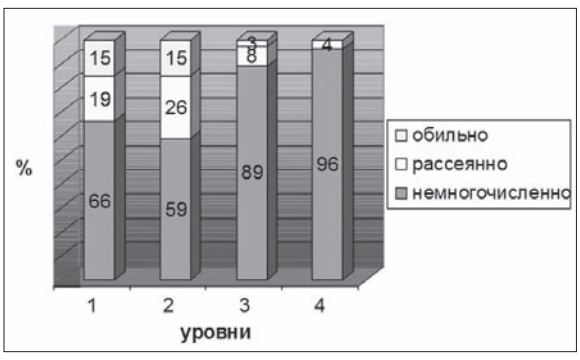


Рис. 2. Обилие видов и их распределение по уровням набережных.

1 — бордюр; 2 — верхний уровень измерений; 3 — средний уровень измерений; 4 — нижний уровень измерений.

Эти виды образуют в основном монодоминантные группировки и приурочены к бордюру и верхней части набережных. В то время как виды с невысоким обилием находятся на всех уровнях, но подавляющая часть (96 %) — у поверхности воды (рис. 2).

Все растительные группировки набережных являются маловидовыми, большинство представлены многолетними травянистыми растениями.

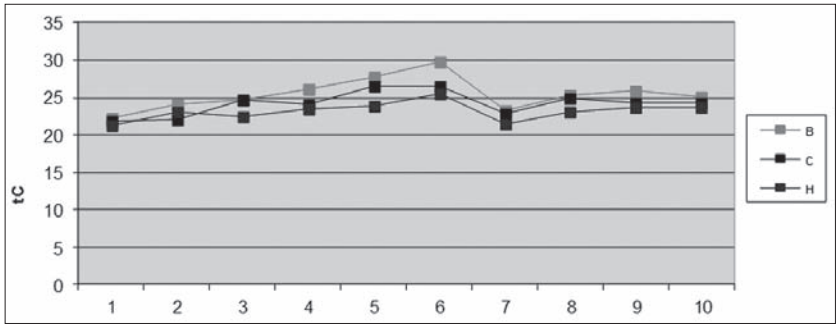


Рис. 3. Изменение температуры поверхности набережной канала Грибоедова (11.07.2007).

Уровни изменений: В — верхний; С — средний; Н — нижний. По оси ординат — температура в °С; по оси абсцисс — 10 точек измерений.

Распределение растительных группировок определяется факторами среды, в связи с чем были оценены основные экологические факторы вертикальных поверхностей набережных, такие как температура и влажность воздуха.

Температура у поверхности гранитных набережных во все сроки измерений была выше температуры окружающего воздуха на 2–7 °С. В течение дня (с 9.00 до 21.00) колебания температур составляли 1.5–7.5 °С, причем такой разброс отмечался на всех трех уровнях измерений. Температура поверхности гранитных набережных на разных уровнях изменялась закономерно: в верхней части набережных температура была выше, чем на среднем и нижнем уровнях (рис. 3). Разница температур между уровнями составляла: минимально 0.1–0.7 °С, максимально — 1.1–5.4 °С.

Влажность на поверхности набережных менялась от 50 до 80 %. Причем как в течение дня, так и по уровням измерений эти изменения были незначительны и составляли: 2–6 % — в течение дня и 2–13 % на разных уровнях. Максимальная влажность наблюдалась на нижнем уровне у поверхности воды.

Таким образом, можно предположить, что на формирование и распределение растительных группировок в основном оказывают влияние не температура и влажность, а другие факторы.

Список литературы

Антипина Г. С. 2002. Урбанофлора Карелии. Петрозаводск. 200 с. — *Горышина Т. К.* 1991. Растения в городе. Л. 152 с. — *Ильминских Н. Г.* 1988. Экотопологическая структура городской среды // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Материалы 3-го рабочего совещания по сравнительной флористике. С. 269–276. — *Малышева Н. В.* 1998. Лишайники набережных Санкт-Петербурга // Бот. журн. Т. 83. № 2. С. 40–47. — *Малышева Н. В.* 2000. Растения средневековых крепостей Северо-Запада России // Бот. журн. Т. 85. № 10. С. 45–52. — *Фролов А. К.* 1998. Окружающая среда крупного города и жизнь растений в нем. СПб. 328 с.

КРАТКИЕ ИТОГИ МНОГОЛЕТНИХ ПОПУЛЯЦИОННО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ И ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОЙМЕННОЙ ЭКОСИСТЕМЫ СРЕДНЕЙ ОКИ (ДЕДИНОВСКОЕ РАСШИРЕНИЕ)

В. Н. Егорова

Московский педагогический государственный университет
119991, Москва, ул. Малая Пироговская, 1. E-mail: antareseridan@mail.ru

Ключевые слова: *пойма, онтогенез, ценопопуляции, флора, динамика.*

Пойменная экосистема р. Оки в пределах Дединовского расширения (с. Дединово, Московская обл.) представляет исторически целостное образование. Среди пойменных экосистем северной и центральной части Европейской России она является наиболее крупной (общая площадь около 22 тыс. га, ширина по профилю около 15 км). Отличается хорошо выраженными структурными элементами по профилю пойменного ландшафта: прирусловый вал, прирусловая, переходная от прирусловой к центральной, центральная (верхнего, среднего, нижнего уровней), притеррасная (сухая и влажная) части поймы.

Первые наши исследования в пойме Средней Оки относятся к 1961–1964 гг. Научным руководителем их был широко известный в нашей стране и за ее пределами проф. Т. А. Работнов. В этот период изучены биологические особенности *Lathyrus pratensis* L. и *Vicia cracca* L. в разных частях поймы и при невысокой антропогенной нагрузке: двукратное сенокошение, внесение невысоких доз минеральных удобрений (РК60), без удобрений. Проведены исследования по выявлению сопряженных взаимоотношений чины луговой и мышиного горошка с наиболее распространенными компонентами естественного травостоя. При проведении работы по сопряженности использовали метод, разработанный А. А. Урановым (1935). Уста-

новлено, что специфика функционирования этих видов при преимущественном воздействии природных факторов обусловлена в основном взаимоотношениями с другими компонентами растительных сообществ. Если экзогенные факторы влияли наиболее благоприятно на виды, оказывающие существенное конкурентное воздействие на чину луговую и мышиный горошек, их доля в сообществах уменьшалась и наоборот (Егорова, 1963, 1964). В результате изучения сопряженности видов с компонентами сообществ было выявлено несколько ее типов: положительная, отрицательная, двузначная, сложная. Наиболее часто наблюдалась сопряженность сложная синусоидного типа (Егорова, 1966).

С 1965 г. нами проводятся системные исследования флоры и растительности пойменной экосистемы, которые объединяют изучение онтогенеза и динамики структуры ценопопуляций (ЦП) 11 видов злаков — основных ценозообразователей пойменных сообществ, динамики и структуры консорций генеративных органов злаков; размножения видов в пойменных сообществах; динамики биоразнообразия и структуры сообществ, испытывающих антропогенный пресс разной напряженности, динамики таксономической и биоморфологической структуры флоры пойменного ландшафта и парциальных флор в ходе естественных и антропогенных сукцессий.

Исследования в Дединовской пойме р. Оки, продолжающиеся и по настоящее время, входят в общую тематику Проблемной биологической лаборатории (в настоящее время учебно-научный биологический центр) МПГУ, руководимой проф. А. А Урановым до 1973 г., а в последующем проф. Т. И. Серебряковой, проф. А. Г. Еленевским. На формирование отдельных направлений в изучении флоры и растительности Дединовских лугов оказали влияние работы и идеи Т. А. Работнова (1950 и др.), В. И. Василевича (1983, 1993).

Онтогенез и динамика структуры ЦП 11 видов злаков были изучены в сообществах в прирусловой, переходной от прирусловой к центральной и в центральной частях поймы, которые испытывали различный антропогенный пресс: без внесения удобрений; при внесении умеренных [N 30–60 (PK) 30–60], повышенных [N 80–90 (PK) 60–90] и высоких [N 120–180–240 (PK) 60–90–120] доз минеральных удобрений, сенокосном и пастбищном использовании растительности.

Было установлено: фитоценотическая роль изученных видов злаков в эколого-антропогенных рядах менялась от доминирующей до сопутствующей; онтогенетическое развитие особей видов осуществлялось при разном уровне их жизненного состояния; во всех изученных сообществах, независимо от уровня жизненного состояния и численности ЦП, особи видов полностью завершали онтогенетическое развитие, хотя и при разной продолжительности большого жизненного цикла; виды характеризовались жизненными формами (ЖФ): рыхлокустовой (*Agrostis gigantea* Roth., *Alopecurus pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensi*s Huds., *Phleum pratense* L., *Poa palustris* L.); длиннокорневищно-рыхлокустовой (*Poa trivialis* L.); длиннокорневищно-плотнокустовой (*Festuca rubra* L., *Poa pratensis* L.); длиннокорневищной (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub., *Elytrigia repens* (L.) Nevski). Структура особей видов различных ЖФ характеризовалась побегами: рыхлокустовой — моно (-озимыми)- ди-полициклическими; длиннокорневищно-рыхлокустовой — моно (озимыми)-дициклическими; длиннокорневищно-плотнокустовой — полициклическими; длиннокорневищной — моно (озимыми)-дициклическими. Ветвление побегов экстравагинальное, смешанное, интравагинальное. Виды разных ЖФ характеризовались способами размножения: семенным (рыхлокустовые злаки), смешанным (семенным и вегетативным — длиннокорневищно-рыхло- плотнокустовые злаки), преимущественно вегетативным (длиннокорневищные злаки).

Параллельно в этих же сообществах было изучено семенное размножение 11 видов злаков. Для характеристики семенного размножения изучали потенциальную, условно-реальную, реальную семенную продуктивность, плодообразование, потенциальный запас семян ЦП видов, динамику проростков в сообществах. Для выяснения роли насекомых в семенном возобновлении злаков были проведены, совместно с сотрудниками кафедры зоологии МПГУ Х. П. Мамаевой и С. Н. Фирсовым, комплексные исследования структуры консорций их генеративной сферы. В наших исследованиях консорцию, следуя В. И. Василевичу (1983), мы рассматривали как совокупность организмов, живущих на какой-либо особи растения или животного, питающихся тканями этой особи или просто прикрепляющихся к ней, использующих ее в качестве убежища.

В результате проведенных популяционно-онтогенетических исследований структуры консорций, размножения видов в эколого-антропогенных рядах и на разных уровнях (организменном, ценопопуляционном, фитоценотическом, биоценотическом), были получены качественные и количественные характеристики комплекса фитоценотически значимых биоморфологических свойств особей, структуры консорций, ЦП, которые позволили рассмотреть в определенной взаимосвязи и взаимообусловленности закономерности их формирования. Анализировали следующие качественные и количественные характеристики особей, структуры консорций, ЦП: продолжительность большого жизненного цикла особей, продолжительность онтогенеза побегов, размер дерновин или число парциальных кустов, общее число побегов, процент генеративных, потенциальную, реальную, условно-реальную семенную продуктивность, процент плодообразования, абсолютную массу семян, время созревания семян, энергичность их осыпания, способ размножения, потенциальный запас семян ЦП на единицу площади ценоза, число проростков на единицу площади ценоза, число личинок на один генеративный побег. Во всех случаях использовали средние данные за период исследования, полученные в сообществах, в которых каждый из анализируемых видов функциони-

ровал как доминант или содоминант. Количественные и качественные характеристики особей приведены для их средневозрастного генеративного состояния. Растения в этом возрастном состоянии наиболее полно проявляют присущие им свойства, имеют законченное структурное выражение и, таким образом, наиболее полно отражают наследственные свойства.

Сравнительный анализ показал, что у каждого вида в процессе эволюционного становления биоморфологические свойства формируются во взаимосвязи и взаимообусловленности. Для каждого вида был выявлен свой индивидуальный коррелятивный ряд комплекса биоморфологических свойств. Было установлено, что уровень репродуктивной способности растений непосредственно и прямолинейно не связан со способом размножения, хотя некоторые тенденции в этом отношении и наблюдаются. Структура консорций также в определенной степени взаимосвязана с биоморфологическими свойствами растений. Влияние консортов на репродуктивную способность эдификаторов (злаков) консорций не выделялось среди других факторов, определяющих плодовитость растений в природных сообществах. Анализ структуры консорций и комплекса биоморфологических свойств растений дает основание считать, что коадаптация растений и их фитофагов осуществляется в процессе сопряженной эволюции и обеспечивает функционирование растений и животных в природных биоценозах. А также можно предположить, что эволюционное становление видов, коадаптация растений и фитофагов, формирование биоценозов идут параллельно (Егорова, 1998; Егорова и др., 2001; и др.).

Количественные и качественные характеристики свойств и признаков особей и ЦП видов, биологических и фитоценотических аспектов их размножения и структуры консорций в природных сообществах, позволили на их основе выделить общие и специфические черты функционирования ЦП при значительной индивидуальности биоморфологических свойств растений. Обосновать представление об оптимальных возрастных спектрах, структура которых обусловлена биоморфологическими свойствами растений, сформированными в процессе эволюционного становления (эндогенными факторами). Биоценоз в этой ситуации выступает как среда, обеспечивающая оптимальную (наиболее полную) реализацию присущих растениям биоморфологических свойств. Можно считать, что в таких биоценозах, где виды достигают доминирующего положения, наблюдается наибольшая согласованность между биоморфологическими свойствами растений и возможностью достаточно полной их реализации. В этой связи для каждого вида оптимальным мы рассматриваем такой возрастной спектр, когда в основу определения относительной доли особей каждого возрастного состояния положены биоморфологические свойства, достаточно полная реализация которых в ценозах обеспечивает равновесное состояние между поступлением молодых растений, развившихся из диаспор и отмиранием в результате старения, а также характерную для каждой биоморфы последовательность перехода особей из одного возрастного состояния в следующее с учетом элиминации в тех возрастных состояниях (проростки, ювенильные растения), в которых активный процесс отмирания наблюдается не только в критических ситуациях для развития растений. При построении оптимального возрастного спектра относительная доля каждого возрастного состояния определяется следующей зависимостью: $P = t/T$ или $P = n.t/T$, где P — относительная доля каждого возрастного состояния в оптимальном возрастном спектре; T — продолжительность большого жизненного цикла; t — продолжительность возрастного состояния; n — число партикул, возникающие в процессе деградации семенной особи, или число особей клона каждого возрастного состояния.

Сопоставление оптимальных и эмпирических возрастных спектров видов, полученных в ряду сообществ, достаточно четко показывает уровень (степень) реализации биомофологических свойств и размножения растений в зависимости от воздействия экзогенных факторов. Позволяет определить механизмы естественных и антропогенных сукцессий и обосновать эколого-фитоценотические и ценопопуляционные основы мониторинга природных сообществ (Егорова, 1988; и др.).

По материалам длительных исследований (1965–2005 гг.) и литературным данным проведен анализ динамики видового состава, таксономической и биоморфологической структуры флоры пойменного ландшафта и парциальных флор за период 1907–2005 гг. в ходе естественных и антропогенных сукцессий. Установлено, что естественные сукцессии при преимущественном воздействии природных факторов характеризуются флуктуационными сменами параметров структуры флоры, что не приводит к изменению структуры сообществ и нарушению их стабильности функционирования. Количественные изменения отдельных параметров структуры флоры и растительности колебались в пределах 10–15 % по сравнению с исходным состоянием. В ходе антропогенных сукцессий быстрыми темпами происходит резкое сокращение флоры, кардинальное изменение всех параметров структуры сообществ, унификации их структуры по профилю пойменного ландшафта. Эти изменения имеют однонаправленный и необратимый характер (Егорова, 1981, 2004, 2005, 2007 и др.).

В последние 10 лет проводится изучение флоры нарушенных внутриландшафтных местообитаний и интродуцентов в пределах Дединовского пойменного расширения. Это обусловлено тем, что в результате интенсивного атропогенного пресса флора пойменного ландшафта р. Оки сильно сократилась, а многие сохранившиеся виды функционируют при критической численности. Эти исследования позволяют выявить потенциальные возможности для реинтродукции видов в сохранившиеся естественные сообщества и восстановлению флоры и растительности разрушенных пойменных сообществ в результате хозяйствен-

ной деятельности. Проведены исследования флоры и растительности всех нарушенных местообитаний пойменного ландшафта, где естественная растительность была полностью разрушена (агроценозы, оросительные канавы, обочины асфальтовых и грунтовых дорог, карьеры и др.). В настоящее время эти участки составляют около 50 % от всей площади пойменного ландшафта. В период исследования (2002–2010 гг.) флора нарушенных местообитаний включала 182 вида из 32 семейств и 108 родов. Все виды характеризуются 19 ЖФ. В структуре флоры аборигенные виды составляют 65.9 %, адвентивные — 34.1 %, в составе доминантов и содоминантов нарушенных местообитаний преобладают аборигенные виды (от 90.0 % до 74.4 %). Роль адвентивных видов более существенна при формировании растительности в агроценозах, расположенных на распаханных участках в различных частях поймы, кроме притеррасья (Егорова и др., 2008 и др.).

Список литературы

Василевич В. И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л. 347 с. — *Василевич В. И.* 1993. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. Т. 78. № 10. С. 1–16. — *Егорова В. Н.* 1963. Ритм сезонного побегообразования у чины луговой и мышиного горошка и отрастание их в зависимости от высоты среза // Бюл. МОИП, Отд. биол. Т. 68. вып. 5. С. 59–65. — *Егорова В. Н.* 1964. О семенном размножении чины луговой и мышиного горошка // Бот. журн. Т. 49. № 7. С. 1051–1056. — *Егорова В. Н.* 1966. Сопряженность чины луговой и мышиного горошка с компонентами естественного травостоя в пойме р. Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 21. Вып. 4. — *Егорова В. Н.* 1981. Влияние эколого-антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов Оки (Московская обл.) // Раст. Ресурсы. Т. 17. Вып. 3. С. 257–263. — *Егорова В. Н.* 1988. Общие и специфические черты функционирования ценопопуляций в пойменных лугах // Перспективы теории фитоценологии. Тарту. С. 71–79. — *Егорова В. Н.* 1998. Семенное размножение растений в природных сообществах: биоморфологические основы формирования плодовитости, факторы и механизмы ее реализации (на примере 11 видов злаков) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 103. Вып. 5. С. 31–41. — *Егорова В. Н.* 2004. Динамика видового состава и спектров жизненных форм флоры поймы реки Оки в ходе естественных и антропогенных сукцессий // Бот. журн. Т. 89. № 6. С. 957–973. — *Егорова В. Н.* 2005. Влияние антропогенных факторов на видовой состав жизненных форм и биоморфологическую структуру парциальных флор пойменного ландшафта р. Оки (Дединовское расширение) // Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия. М. С. 387–405. — *Егорова В. Н.* 2007. Динамика видового состава и таксономической структуры флоры поймы реки Оки (Дединовское расширение) в ходе естественных и антропогенных сукцессий // Бот. журн. Т. 92. № 5. С. 702–722. — *Егорова В. Н., Астафьева К. С., Джамус В. М.* 2008. Характеристика флоры внутриландшафтных антропогенно нарушенных местообитаний поймы Оки (Московская область) // Экологические проблемы музеев-заповедников. М. С. 420–452. — *Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н.* 2001. Структура консорций генеративной сферы злаков и возобновление их ценопопуляций в пойменных ценозах реки Оки // Бот. журн. Т. 86. № 7. С. 26–38. — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых фитоценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 197–204. — *Уранов А. А.* 1935. О сопряженности компонентов растительного ценоза // Уч. зап. ф-та естествознания. МГПИ им. В. И. Ленина. Вып. 1. С. 59–84.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОСТАВА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ДЛЯ ОРДИНАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ ВЫСОКОГОРНЫХ ПАСТБИЩ ВОСТОКА ЦИНХАЙ-ТИБЕТСКОГО НАГОРЬЯ

Т. Г. Елумеева, О. В. Чередниченко

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, кафедра геоботаники
119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12. E-mail: elumeeva@yandex.ru, gentiana07@gmail.com

Ключевые слова: *жизненная форма, альпийская растительность, выпас скота, ординация.*

Выпас крупных копытных фитофагов — это важный процесс для функционирования многих экосистем, а усиление или ослабление пастьбы приводит к дигрессивным или резерватным сменам растительности (Абатуров, 2006). Травяная растительность, расположенная выше границы леса, во многих регионах традиционно используется для выпаса скота. Так, одними из самых древних пастбищных экосистем являются высокогорные экосистемы Тибета. По крайней мере, с начала голоценового климатического оптимума их растительность формировалась на месте сведенных лесов и высокотравья под воздействием интенсивного выпаса скота, главным образом, одомашненных яков, чья численность, по-видимому, значительно превышала численность диких травоядных животных (Miehe et al., 2009). Развиваясь в условиях достаточно гумидного климата, при высоком флористическом богатстве обширного региона и под воздействием умеренного выпаса скота, высокогорные сообщества востока Цинхай-Тибетского нагорья отличаются исключительно высокой флористической насыщенностью (Онипченко и др., 2011) и разнообразным составом жизненных форм (Елумеева и др., 2010). В связи с этим интересно сравнить структуру альпийских пастбищ Тибета и других горных регионов, тем более что яки в настоящее время интродуцированы и в России, в частности, на Кавказе. Однако эта задача затруднена тем, что географически отдаленные регионы содержат в своей флоре небольшое число общих видов. Тогда для сравнения используют признаки

жизненных форм растений (Díaz et al., 2007), которые, с одной стороны, отражают приспособленность растения ко всему комплексу факторов внешней среды, с другой стороны, могут возникать у видов, относящихся к разным систематическим группам. Напротив, в разных условиях один и тот же вид может иметь разную жизненную форму (Жмылев и др., 2005). В зависимости от условий, в растительном сообществе могут преобладать отдельные жизненные формы, как по числу видов, так и по участию в составе фитоценоза. Наиболее «выгодными» признаками жизненной формы растений, отражающими их приспособленность к интенсивной пастбищной нагрузке, являются однолетний жизненный цикл и небольшие размеры, расположение листьев в виде розетки или плагиотропные побеги (McIntyre et al., 1995; Díaz et al., 2001; Dupré, Diekmann, 2001). В нашей стране наиболее часто используется анализ биоморфологического состава фитоценозов с помощью системы И. Г. Серебрякова (1962).

Одной из важнейших задач фитоценологических исследований является установление связи растительности и среды. Это позволяет делать ординационный анализ, который является наиболее естественной процедурой, учитывающей континуальный характер растительности. Методы непрямой ординации позволяют выявлять направления максимального варьирования растительности, отражающие комплексные градиенты лимитирующих факторов без их прямого измерения (Миркин, Розенберг, 1978). Ординацию сообществ принято проводить, используя стандартные геоботанические описания, с указанием обилия видов. Учитывая описанные выше трудности сравнения сообществ из разных регионов, нам показалась перспективной идея ординации с использованием состава жизненных форм.

Целью нашей работы являлось сопоставление результатов ординационного анализа с использованием данных по видовому составу и составу жизненных форм в серии высокогорных сообществ востока Цинхай-Тибетского нагорья.

Пробные площади были заложены на горе Какао, расположенной в бассейне р. Миньцзян, провинция Сычуань, КНР (32°59′ с.ш., 103°39′ в. д.). Климат этого района — типичный высокогорный муссонный, а верхняя граница леса достигает 3500–3800 м над ур. м., выше располагаются альпийские луга и кустарниковые заросли (У Янь, Онипченко, 2005). Нами было исследовано 4 растительных сообщества, хорошо различимых физиономически. В двух из них ранее были заложены экспериментальные участки с огораживанием от яков.

1) Альпийские мелкокустарниковые кобрезиево-разнотравные луга занимают пологие южные склоны и гребни. Большое участие в сложении травяного покрова здесь принимают *Sibbaldia cuneata* Hornemann ex Kuntze*, Anaphalis nepalensis* (Spreng.) Hand.-Mazz.*, Gentiana sinoornata* I. B. Balfour*, Trollius farreri* Stapf*, Ptilagrostis concinna* (J. D. Hooker) Roshevitz*, Kobresia kansuensis* Kiikenth*, K. humilis* (C. A. Mey.) Serg. Из кустарников часто встречаются *Potentilla fruticosa* L., *Caragana jubata* (Pall.) Poir.*, Spiraea alpina* Pall., а их проективное покрытие составляет 5–10 %. Средняя флористическая насыщенность их составляет 45±1 вид на 25 м^2 (среднее ± ошибка среднего). На лугах проводится интенсивный выпас яков. Участок луга на высоте 3933 м над ур. м. был огорожен металлической сеткой в июле 2006 г. Описания основных пастбищ были проведены в интервале высот 3950–3960 м над ур. м.

2) Заросли кустарников с преобладанием *Spiraea alpina* располагаются на более крутых южных склонах, покрытие кустарников в них превышает 50 %. В составе травяно-кустарничкового яруса здесь принимают участие в основном те же самые виды, что и на лугах, но значительно меньше участие *Sibbaldia cuneata*. Из травянистых растений часто встречаются *Deschampsia caespitosa* subsp. *ivanovae* (Tzvelev) S. M. Phillips*, Poa versicolor* Besser*, Caltha scaposa* J. D. Hooker et Thomson*, Kobresia humilis, Aconitum pendulum* Busch, *Saussurea salicifolia* (L.) DC. Средняя флористическая насыщенность составляет 47±1 видов на 25 м^2. Эти сообщества тоже подвержены выпасу, но в меньшей степени, чем луга. Описания проведены на высотах 3945–3955 м над ур. м.

3) Рододендронники с преобладанием *Rhododendron przewalskii* Maximowicz и *R. zheguense* Ching et H. P. Yang приурочены к крутым склонам северной экспозиции. В этих сообществах хорошо развит моховой покров (покрытие в среднем 30–40 %), а участие травянистых растений невелико (15–20 %), часто встречаются *Festuca ovina* L., *Polygonum viviparum* L. Флористическая насыщенность здесь относительно невелика и достигает 28±3 вида на 25 м^2. Так как яки избегают слишком крутых склонов, то пастбищная нагрузка на них практически отсутствует. Пробные площади располагались на высоте 3950–3965 м над ур. м.

4) Альпийские болота занимают выровненные пологие участки в нижних частях склонов. Моховой покров занимает 35 % площади, а из травянистых растений высокое участие имеют *Carex atrofuscoides* K. T. Fu*, C. orbicularis* Boott*, Polygonum macrophyllum* D. Don*, Pedicularis longiflora* J. Rudolph*, Saussurea hieracioides* Hook. f.*, Kobresia humilis.* На площадку в 25 м^2 приходится 32–36 видов. В этих сообществах, наряду с альпийскими мелкокустарниковыми лугами, происходит интенсивный выпас. Участок с огораживанием был заложен на высоте 3933 м над ур. м. сентябре 2007 г.

В период с 19 по 25 августа 2009 г. были выполнены 23 геоботанических описания на площадках размером 25 м^2 (10 на мелкокустарниковых кобрезиево-разнотравных лугах, 5 в рододендронниках, 4 в зарослях *Spiraea alpina*, а также по паре смежных, примыкающих друг к другу по ограде, описаний на огороженных участках альпийского луга и болота). Перед обработкой процентные оценки проективного покрытия были переведены в баллы участия (1 — до 0.1 %, 2 — до 1%, 3 — 1–5 %, 4 — 6–25 %, 5 —

26–50 %, 6 — 51–75 %, 7 — 76–100 %). Образцы каждого встреченного вида во взрослом генеративном состоянии были выкопаны для определения жизненной формы (всего 117 видов сосудистых растений, большая часть передана в гербарий Московского университета — MW). Жизненные формы определяли по И. Г. Серебрякову (1962) с изменениями (Жмылев, Карпухина, 2004; Елумеева и др., 2010). В анализ были включены следующие группы: деревья, кустарники, кустарнички, многолетние каудексные поликарпики и монокарпики, однолетние монокарпики, короткокорневищные, плотнодерновинные и рыхлодерновинные, луковичные, клубневые, длиннокорневищные, ползучие и столонообразующие растения. Внутри каждой из них выделяли розеточные, полурозеточные и безрозеточные растения. Два вида — *Potentilla fruticosa* и *Caragana jubata* — в зарослях *Spiraea alpina* и в рододендронниках развивались как кустарники, а на альпийских лугах их средняя высота составляла 10 см и оказалась ниже уровня снежного покрова (У Янь, Онипченко, 2005), поэтому мы рассматривали их в этих сообществах как кустарнички.

Ординация была проведена методом анализа соответствий с удаленным трендом (Detrended correspondence analysis, DCA), реализованного в программном пакете PC-ORD (McCune et al., 2002). Для построения ординационных диаграмм мы использовали 3 типа данных: 1) стандартные геоботанические описания (с обилиями видов в баллах, см. выше); 2) матрица, в которой для каждой площадки было подсчитано число видов каждой жизненной формы; 3) матрица, в которой для каждой площадки была подсчитана сумма обилий для каждой жизненной формы. Для интерпретации полученных осей ординации использовали такие факторы, как интенсивность выпаса, общее проективное покрытие (ОПП) кустарников, ОПП травянистых растений, ОПП мхов, ОПП лишайников, флористическая насыщенность, экспозиция склона, высота над уровнем моря.

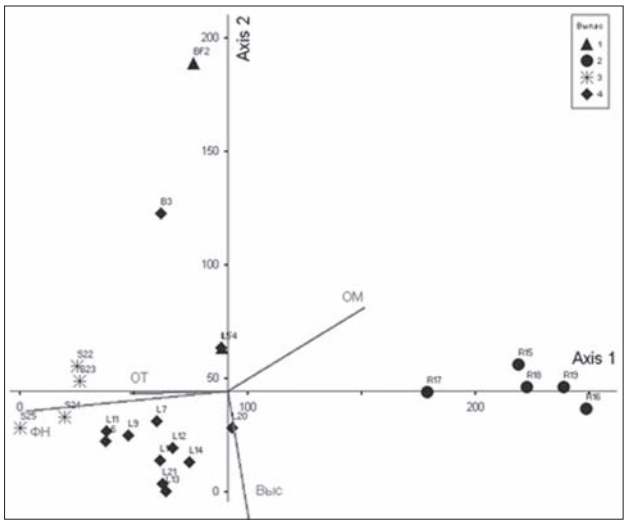


Рис. 1. Ординационная диаграмма стандартных описаний сообществ высокогорных пастбищ.

Выпас: 1 — отсутствует (огороженные площадки), 2 — слабый (рододендронники), 3 — средний (заросли спиреи), 4 — сильный (кустарниковые луга и болота). Выс — высота над уровнем моря, ОМ — ОПП мохообразных, ОТ — ОПП травянистых растений, ФН — флористическая насыщенность.

На рис. 1 представлен результат ординации стандартных геоботанических описаний. В пространстве двух первых осей ординации площадки сгруппировались по типам сообществ. По первой оси крайние положения занимают заросли *Spiraea alpina* и рододендронники, между ними расположились кустарниковые луга, приуроченные к гребню горы и пологим склонам. По-видимому, эта ось ординации отражает комплексный градиент, связанный с положением сообществ в рельефе и экспозицией склона — от южной (сообщества с доминированием *Spiraea alpina*)

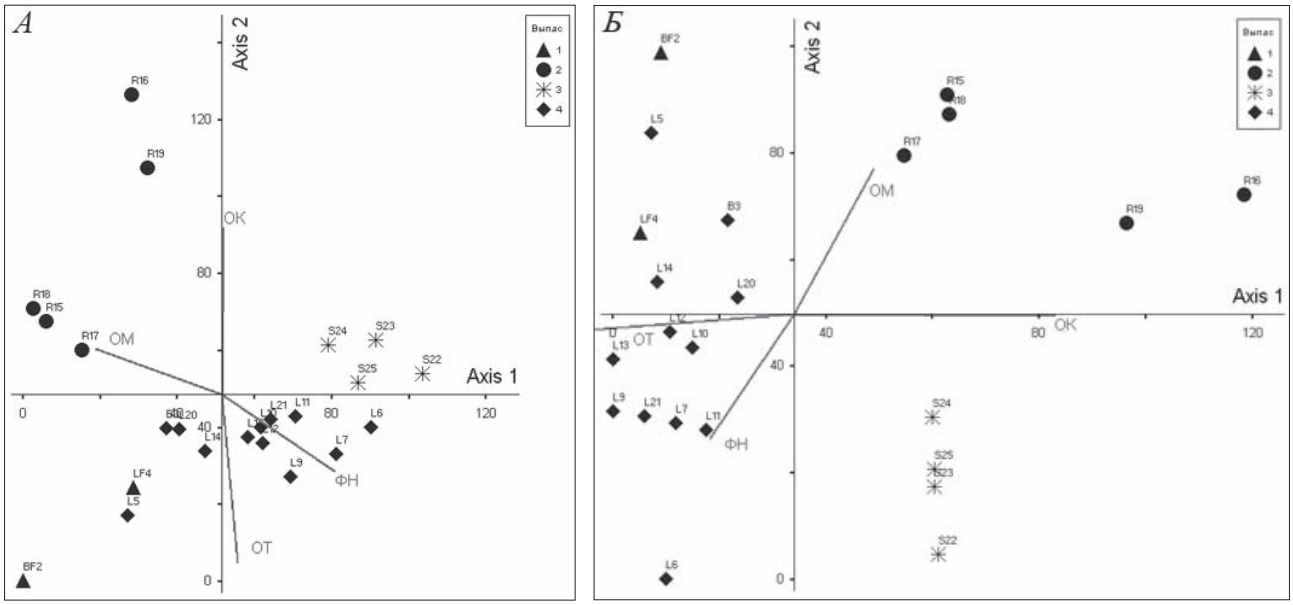


Рис. 2. Ординационные диаграммы описаний сообществ высокогорных пастбищ с использованием спектров жизненных форм.

А — количество видов каждой жизненной формы в описании; *Б* — сумма обилий по каждой жизненной форме в описании. ОК — ОПП кустарников. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

до северной (рододендронники). По этой оси также наблюдается уменьшение флористической насыщенности от зарослей *Spiraea alpina* к рододендронникам (r = –0.841). По второй оси крайнее положение с одной стороны занимает группа описаний альпийских кустарниковых лугов, а с другой — огороженный участок альпийского болота. Эта ось, возможно, связана с градиентом влажности. Различия в положении болотных площадок можно объяснить тем, что моховой покров на огороженном болоте менее нарушен, чем на участке болота с выпасом.

При ординации с использованием числа видов с данной жизненной формой (рис. 2, А) основные изученные сообщества также обособляются друг от друга. Участок альпийского болота с выпасом по спектру жизненных форм сосудистых растений приближается к альпийским кустарниковым лугам, что отражает наличие в спектрах этих сообществ специфических биоморф, в том числе приспособленных к выпасу. По первой оси в направлении от рододендронников к лугам увеличивается участие однолетников, что может характеризовать интенсивность нарушений, а по второй происходит разделение по участию кустарников. Первая ось слабо отрицательно скоррелирована с проективным покрытием мхов (r = –0.684) и положительно — с флористической насыщенностью (r = 0.648). По второй оси идет увеличение проективного покрытия кустарников (r = 0.785) и соответственное уменьшение покрытия травянистых растений (r = –0.790).

На ординационной диаграмме, построенной с использованием спектра жизненных форм с учетом их участия (рис. 2, Б), наблюдаются сходные тенденции. Отличия заключаются в том, что по первой оси более четко разделились кустарниковые и травяные сообщества, а по второй оси выделились площадки с меньшим участием однолетников (рододендронники и огороженные участки).

Использование состава жизненных форм для ординации позволяет выделить практически те же градиенты факторов среды, определяющие характер растительности, что и ординация по видовому составу. Значительное отличие положения кустарниковых сообществ на ординационных диаграммах связано с особой структурой рододендронников, где отмечена самая низкая флористическая насыщенность, а также практически отсутствуют однолетники и многолетние монокарпики. Низкий уровень нарушений, развитый моховой покров и пониженная освещенность под пологом рододендронов неблагоприятны для прорастания семян и приживания проростков. Напротив, для сообществ с доминированием *Spiraea alpina* характерно высокое флористическое разнообразие и разнообразие жизненных форм за счет чередования куртин кустарников, к которым тяготеют представители высокотравья (например, *Saussurea salicifolia*, *Aconitum pendulum*) и проделанных яками тропинок, по которым размещаются розеточные низкотравные виды и однолетники.

Таким образом, состав жизненных форм можно использовать при прямом сравнении растительности различных регионов, а также в случаях, когда невозможно полностью идентифицировать таксономический состав, например, на пастбищах, где необходимые для определения растений генеративные органы часто отсутствуют.

Авторы выражают благодарность Д. К. Текееву, В. Г. Онипченко, П. Ю. Жмылеву, а также сотрудникам Института биологии г. Ченду Китайской академии наук Wu Yan и Wang Qian за организацию полевых исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 08-04-00344 и 08-04–92206 и гранта Минобрнауки РФ №16.740.111.0177.

Список литературы

Абатуров Б. Д. 2006. Пастбищный тип функционирования степных и пустынных экосистем // Успехи современной биологии. Т. 6. № 5. С. 435–447. — *Елумеева Т. Г., Текеев Д. К., У Янь.* 2010. Высокогорные пастбища на востоке Цинхай-Тибетского нагорья: состав жизненных форм // Наука, природа и общество. Материалы конф. Миасс; Екатеринбург. С. 107–111. — *Жмылев П. Ю. Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А.* 2005. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М. 256 с. — *Жмылев П. Ю., Карпухина Е. А.* 2004. Биоморфологический анализ растительных сообществ // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С. Н. Скадовского. М. С. 106–113. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* 1978. Фитоценология. Принципы и методы. М. 211 с. — *Онипченко В. Г., Шулаков А. А., Ахметжанова А. А., Зернов А. С., У Янь, Ван Чень.* 2011. Высокая флористическая насыщенность выпасаемых сообществ Восточного Тибета (Сычуань) // Развитие геоботаники: история и современность. Материалы конф. СПб. С. 88. — *Серебряков И. Г.* 1962. Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М. 377 с. — *У Янь, Онипченко В. Г.* 2005. Структура растительных сообществ в связи со свойствами почвы в высокогорьях востока Цинхай-Тибетского нагорья // Тр.: Тебердинский гос. биосферный заповедник. Вып. 30. С. 57–73. — *Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meyr I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B. D.* 2007. Plant trait responses to grazing — a global synthesis // Global Change Biology. Vol. 13. P. 313–341. — *Díaz S., Noy-Meir I., Cabido M.* 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? // Journal of Applied Ecology. Vol. 38. P. 497–508. — *Dupré C., Diekmann M.* 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in Southern Sweden // Ecography. Vol. 24. P. 275–286. — *McCune B., Grace J. B., Urban D. L.* 2002. Analysis of ecological communities. Glenden Beach, Oregon. 300 p. — *McIntyre S., Lavorel S., Tremont R. M.* 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation // Journ. of Ecology. Vol. 83. P. 31–44. — *Miehe G., Miehe S., Kaiser K., Reudenbach C., Behrendes L., Duo L., Schlütz F.* 2009. How old is pastoralism in Tibet? An ecological approach to the making of a Tibetan landscape // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 276. № 1–4. P. 130–147.

ОРДИНАЦИЯ БОРЕАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

Н. Б. Ермаков

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101. E-mail: brunnera@mail.ru

Ключевые слова: *леса, южная Сибирь, экология, климат, классификация растительности.*

Ординационное моделирование экологических закономерностей формирования лесного покрова Алтае-Саянской горной области выполнено на основе DCA ординации 1370 геоботанических описаний и корреляционного анализа с использованием климатических данных. Результирующая ординационная модель, представленная на рисунке, демонстрирует расположение наиболее крупных подразделений лесного покрова Алтае-Саянской горной области (и их эколого-флористическую целостность) на осях ведущих экологических факторов.

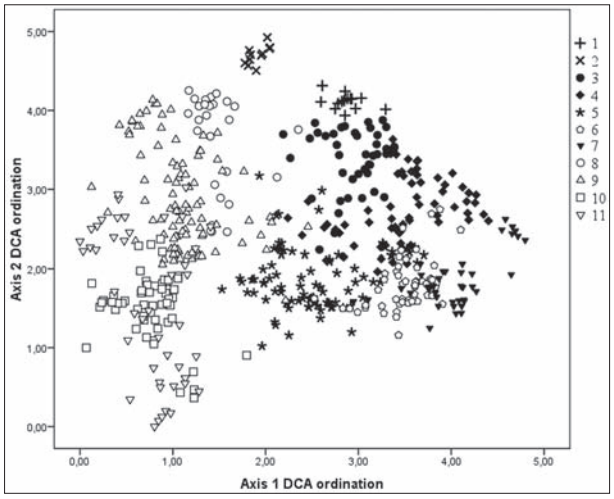


Рис. DCA-ординация геоботанических описаний всех типов лесной растительности Алтае-Саянской горной области.

1 — сообщества субнеморальных темнохвойных лесов ***Milio–Abietion sibiricae*** (***Querco-Fagetea***); *2* — сообщества мелколиственных субнеморальных лесов ***Populion tremulae*** (***Querco-Fagetea***); *3, 4* — темнохвойные горно-таежные леса ***Aconinito-Abietion*** (***Vaccinio-Piceetea***); *5, 6* — светлохвойные леса ***Lathyro–Laricetalia sibiricae*** (***Vaccinio-Piceetea***); *7* — кедрово-лиственничные багульниковые горно-таежные леса ***Ledo–Laricetalia cajanderi*** (***Vaccinio-Piceetea***); *8, 9* — мелколиственно-светлохвойные гемибореальные леса ***Brachypodio–Betuletea pendulae***; *10, 11* — лиственничные гемибореальные леса ***Rhytidio–Laricetea sibiricae***.

На главной оси 1 последовательно замещают друг друга сообщества трех поясно-зональных типов: 1 — гемибореальные леса подтаежно-лесостепного пояса, 2 — субнеморальные леса черневого подпояса, 3 — хвойные леса горно-таежного подпояса, с двумя высотными полосами — нижней и верхней. Каждая из этих высотно-зональных единиц разделяется на две категории на оси 2 в соответствии с расположением в пределах циклонического или антициклонического климатических секторов горной системы. Каждое из 8 полученных в результате DCA-ординации крупных поясно-зонально-секторных подразделений соответствует одной из высших синтаксономических единиц лесной растительности. Леса подтаежно-лесостепного пояса, четко выявившиеся на оси 1, подразделились на оси 2 на два класса: ***Brachypodio–Betuletea*** и ***Rhytidio–Laricetea sibiricae***. Черневые леса класса ***Querco–Fagetea***, порядка ***Abietetalia sibiricae***, союза ***Populion tremulae*** расположились на оси 1 между гемибореальными и горно-таежными лесами, однако союз ***Milio–Abietion*** данного класса на главной оси 1 объединился с темнохвойными горно-таежными синтаксонами, но четко от них отделился на оси 2. Горно-таежные хвойные леса класса ***Vaccinio–Piceetea*** сгруппировались в крайне правом положении на оси 1, но разделились на уровне порядков на оси 2. Порядок ***Piceetalia excelsae***, представляющий леса циклонического климатического сектора, расположился отдельной группой в диапазоне значений 2.2—3.9 оси 1, а два порядка лесов антициклонического климатического сектора (***Lathyro–Laricetalia*** и ***Ledo–Laricetalia***) расположились одной группой на оси 2 в диапазоне значений 1.1–2.2, но разделились на оси 1 в диапазоне значений соответственно 1.8–3.1 и 3.1–4.8. Ординационная модель показала наличие некоторого числа геоботанических описаний с переходными признаками, расположенных за пределами каждой из основных групп, но такие описания составляют не более 8% от общего числа, что свидетельствует о достаточно высокой целостности ценфлор каждой из выявленных синтаксономических единиц.

Для того, чтобы протестировать эмпирические объяснения закономерностей ординации двух главных осей, был выполнен корреляционный анализ значений каждого из геоботанических описаний на осях 1 и 2 с климатическими параметрами. Климатические параметры для каждого из описаний были вычислены из климатической картографической модели, созданной на территорию Алтае-Саянской горной области по данным метеостанций, уравнениям изменений количества осадков и температуры по абсолютным высотам и цифровой модели рельефа в среде ArcGis 9.0. (Подход к созданию модели см.: Chytry et al., 2008).

Результаты корреляционного анализа представлены в таблице. Очевидно, что ось 1 представляет комплексный экологический градиент, но с четко выраженной определяющей ролью температуры и количества осадков, меняющихся в противоположном направлении с увеличением абсолютной высоты. Это, а также высокая корреляция показателей абсолютной высоты с осью 1 подтверждает эмпирическое объяснение наблюдаемой здесь последовательной смены высотно-поясных подразделений растительности и соответствующих им синтаксонов высшего ранга. Ось 2 показала четкую корреляцию с индексом конти-

нентальности Конрада, что позволяет интерпретировать ее как ось океаничности-континентальности. Последний факт подтверждает то, что в созданной классификационной системе лесов Алтае-Саянской горной области с использованием метода Браун-Бланке нашли отражения на уровне высших единиц (порядков) биоклиматические подразделения лесного покрова по фактору океаничности-континентальности (или фактора преобладания циклонических и антициклонических процессов) на наветренных склонах и склонах, находящихся в условиях «дождевой тени». Результаты выполненного градиентного анализа демонстрируют эколого-географическое содержание всей иерархии синтаксономических единиц, разработанной для Алтае-Саянской горной системы.

Таблица

Значения корреляции климатических факторов и главных осей DCA-ординации

	Ось 1	**Ось 2**	**Ось 3**	**Ось 4**
Значимость оси	EIG = 0.651	EIG = 0.485	EIG = 0.307	EIG = 0.233
Абсолютная высота	0.45	–0.58	0.10	–0.58
Широта	–0.07	0.73	0.01	0.31
Долгота	0.17	0.18	–0.24	0.02
Среднегодовое количество осадков	0.47	0.42	–0.05	0.10
Среднее количество осадков за холодный период (ноябрь–март)	0.36	0.57	–0.13	0.18
Среднее количество осадков за теплый период (апрель–октябрь)	0.48	0.36	–0.03	0.08
Среднегодовая температура	–0.42	0.54	–0.04	0.36
Средняя температура самого холодного месяца (января)	–0.11	0.55	–0.05	0.23
Средняя температура самого теплого месяца (июля)	–0.47	0.42	–0.10	0.46
Индекс континентальности Конрада	–0.09	–0.75	0.06	–0.29

Выполнены экологический и хорологический анализы составов ценофлор высших единиц лесной растительности Алтае-Саянской горной области. Всего при анализе задействовано 1430 видов высших сосудистых растений. Для исследования экологических свойств видового состава выполнена DCA-ординация видов растений, проведенная на том же объеме геоботанических описаний, что и при ординации типов сообществ. Анализ результатов ординации продемонстрировал своеобразие видового состава и составов экобиоморф для каждого из биоклиматических подразделений лесной растительности. На двух главных осях (1 и 2) ординации сгруппировались 4 главные группы видов, индицирующих особенности тепло-влагообеспеченности лесного покрова. 1-я группа (маркеры — *Abies sibirica*, *Oxalis acetosella*) характеризует умеренно теплые и влажные темнохвойно-таежные леса порядка ***Piceetalia excelsae***. Кроме того, эта группа индицирует проявление наибольшей «океаничности» климата, обусловленной остаточным влиянием Атлантического переноса влаги в центре континента. 2-я группа (маркеры —*Pulmonaria mollis, Calamagrostis arundinacea*) характеризует умеренно сухие, умеренно теплые мелколиственно-светлохвойные леса класса ***Brachypodio–Betuletea***. Эта группа, как и предыдущая, индицирует условия ослабленной континентальности климата, однако большую теплообеспеченность местообитаний. 3-я группа (маркеры — *Larix sibirica, Lathyrus humilis, Iris ruthenica, Calamagrostis pavlovii*) характеризует умеренно-сухие, но менее теплообеспеченные условия формирования лесной растительности. Эта группа свойственна лесам континентального и ультраконтинентального биоклиматических секторов, но для нижней наименее влагообеспеченной части лесного пояса. 4-я группа (маркеры — *Ledum palustre, Sphagnum girgensohnii, Carex iljinii*) характеризуют наименее теплообеспеченные влажные светлохвойные и смешанные горно-таежные леса порядка ***Ledo–Laricetalia***, формирующиеся на длительно-мерзлотных почвах. Эта группа индицирует леса верхней части лесного пояса континентального и ультраконтинентального биоклиматических секторов. Результаты выполненной ординации продемонстрировали не только наличие индикаторных видов биоклиматических подразделений лесной растительности, но и важность сочетания различных экологических групп видов для определения такого интегрального экологического фактора, как океаничность-континентальность климата. Так, для лесной растительности континентального и ультраконтинентального секторов характерно уникальное сочетание экологически противоположных групп видов (гигрофитов и ксеромезофитов, криофитов и умерено-теплолюбивых видов). Полученные данные представляют важность для построения актуальных и прогнозных моделей «растительность–климат». Исследование хорологического состава ценофлор показал наличие различных флористических связей высших синтаксономических единиц с основными центрами лесной флоры Евразии. Леса ***Vaccinio–Piceetalia*** показали связи с двумя центрами темнохвойной растительности — Восточно-Европейским и Восточно-Азиатским, при этом в их составе прочные позиции занимает автохтонная северо-азиатская хорологическая группа. Леса ***Brachypodio–Betuletea*** показали преимущественно европейские хорологические связи со значительным участием южно-сибирского хорологического элемента. Леса ***Rhytidio–Laricetea*** показали преобладание северо-азиатских элементов, а также существенные восточно-азиатские связи. Аналогичные закономерности продемонстрировали и леса порядка ***Lathyro–Laricetalia*** класса ***Vaccinio–Piceetea***. Порядок ***Ledo–Laricetalia*** характеризуется преобладанием широко-распространенных евразиатских видов и практически не имеет признаков автохтонности флористического состава.

Важным результатом выполненного исследования выступает установление ареалов биоклиматических подразделений лесной растительности и соответствующих им высших синтаксономических единиц с использованием данных дистанционного зондирования (космические снимки Landsat-7 и Modis) и компьютерной обработки растровых изображений методом Isodata, реализованном в пакете Erdas 9.0. Создана мелкомасштабная карта биоклиматических типов леса (1 : 1 000 000). На основе анализа полученных результатов подготовлены предложения по уточнению содержательной части и границ существующих схем районирования лесной растительности Алтае-Саянской горной области на уровне лесорастительных областей и провинций.

Продромус единиц лесной растительности Алтае-Санской горной области ранга класс–союз (подсоюз)

Класс ***Vaccinio–Piceetea*** Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939
  Порядок ***Piceetalia excelsae*** Pawłowski et al. 1928
    Подпорядок ***Sorbo sibiricae–Abietenalia sibiricae*** subord. nov.
      Союз ***Aconito rubicundi–Abietion sibiricae*** Anenkhonov et Chytry 1998
        Подсоюз ***Cruciato krylovii–Abietenion sibiricae*** suball. nov. prov.
      Союз ***Bergenio–Abietion sibiricae*** all. nov. prov.
      Союз ***Carici iljinii–Abietion sibiricae*** all. nov. prov.
  Порядок ***Lathyro humiles–Laricetalia*** Ermakov et al. 2002
      Союз ***Rhododendro dauricae–Laricion gmelinii*** Ermakov et al. 2002
        Подсоюз ***Calamagrostio pavlovii–Laricion sibiricae*** suball. nov. prov.
  Порядок ***Ledo–Laricetalia cajanderi*** Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004
      Союз ***Pino sibiricae–Laricion sibiricae*** Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004
      Союз ***Rhododendro aurei–Laricion gmelinii*** Krestov et al. 2009
Класс ***Brachypodio pinnati–Betuletea pendulae*** Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991
  Порядок ***Carici macrourae–Pinetalia sylvestris*** Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991
      Союз ***Vicio unijugae–Pinion sylvestris*** Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991
        Подсоюз ***Cruciato krylovii–Pinenion sylvestris*** Ermakov 1991
        Подсоюз ***Vicio unijugae–Pinenion sylvestris*** Korolyuk in Ermakov et al. 1991
        Подсоюз ***Achyrophoro–Pinenion sylvestris*** Ermakov et Lashchinsky 1991
      Союз ***Lathyro gmelinii–Pinion sylvestris*** Ermakov in Ermakov et al. 1991
        Подсоюз ***Geranio albiflori–Pinenion sylvestris*** Ermakov 1991
Класс ***Rhytidio rugosi–Laricetea sibiricae*** K. Korotkov et Ermakov 1999
  Порядок ***Festuco ovinae–Laricetalia sibiricae*** I. Korotkov et Ermakov ex Ermakov et al. 2000
      Союз ***Irido ruthenicae–Laricion sibiricae*** Ermakov 2000
      Союз ***Pachypleuro alpini–Laricion sibiricae*** Ermakov 2000
      Союз ***Festuco altaicae–Laricion sibiricae*** I. Korotkov et Ermakov ex Ermakov et al. 2000
        Подсоюз ***Festuco altaicae–Laricenion sibiricae*** Ermakov 2000
  Порядок ***Carici pediformis–Laricetalia sibiricae*** Ermakov in Ermakov et al. 1991
      Союз ***Carici pediformis–Laricion sibiricae*** Ermakov 1991
        Подсоюз ***Sedo hybridi–Pinenion sylvestris*** Ermakov in Ermakov et al. 2000
        Подсоюз ***Cotoneastero melanocarpi–Laricenion sibiricae*** Ermakov 2000
Класс ***Querco–Fagetea*** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937
  Порядок ***Abietetalia sibiricae*** Ermakov 2006
      Союз ***Milio effusi–Abietion sibiricae*** Zhitlukhina ex Ermakov et al. 2000
        Подсоюз ***Cruciato krylovii–Abietenion sibiricae*** Ermakov 2000
        Подсоюз ***Milio effusi–Abietenion sibiricae*** Ermakov in Ermakov et al. 2000
      Союз ***Filipendulo ulmariae–Populion tremulae*** Ermakov in Ermakov et al. 2000

Список литературы

Chytrý M., Danihelka J., Kubešová S. et al. 2008. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia // Plant Ecology. № 1. P. 61–83.

К ЭКОЛОГИИ *ARSENJEVIA BAICALENSIS* НА ХАМАР-ДАБАНЕ (ЮЖНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)

О. Д. Ермакова

Байкальский государственный природный биосферный заповедник
671220, Республика Бурятия, Кабанский р-н, пос. Танхой, ул. Красногвардейская, 34. E-mail: vsb62@mail.ru

Ключевые слова: *арсеньевия байкальская, корреляция, температура почвы.*

Исследования проводились в Байкальском государственном природном биосферном заповеднике. Его территория занимает участок горного хребта Хамар-Дабан, протянувшегося в широтном направлении вдоль южного побережья озера Байкал, и расположена в следующих географических координатах: 51º07′–51º38′ с. ш. и 104º50′–104º34′ в. д. Основные массивы арсеньевии байкальской — *Arsenjevia baicalensis* (Turcz. ex Ledeb.) Starodub., реликта плиоценовых широколиственных лесов, распространены под пологом пихтово-тополевых, пихтовых, кедрово-пихтовых, кедрово-березовых и тополевых лесов, где она зачастую является эдификатором травяного покрова или сопутствующим видом (Киселёва, 1978; Флора..., 1979; Глызин, 1989). Ценопопуляции *A. baicalensis* обильно представлены в ассоциациях, развитых на бурых горно-лесных типичных, бурых горно-лесных лессивированных и бурых кислых грубогумусных почвах. Тепловой режим бурозёмов, благодаря рано устанавливающемуся мощному снеговому покрову, формируется по непромерзающему типу; температура гумусовых горизонтов в самое холодное время года практически не опускается ниже 0 ºС.

Таблица 1

Статистические характеристики продолжительности фенологических фаз и дат их наступления у *Arsenjevia baicalensis*

Параметры фенологических фаз	$\bar{X}$	X_{min}	X_{max}	σ^2	σ	V, %	$S_{\bar{x}}$
Начало бутонизации (дата)	25.05	18.05	31.05	32.667	5.715	6.6	2.33
Массовая бутонизация (дата)	1.06	22.05	6.06	31.467	5.609	6.1	2.29
Продолжительность бутонизации (дни)	6.2	3	13	14.566	3.816	61.9	1.56
Начало цветения (дата)	4.06	27.05	12.06	32.3	5.683	5.9	2.32
Окончание цветения (дата)	29.06	24.06	4.07	16.667	4.082	3.4	1.67
Продолжительность цветения (дни)	25.7	21	34	24.667	4.967	19.3	2.03
Начало завязывания плодов (дата)	19.06	16.06	27.06	17.467	4.179	3.7	1.71
Полное созревание плодов (дата)	15.07	9.07	19.07	14.967	3.869	2.8	1.58
Продолжительность плодоношения (дни)	26.7	20	32	21.467	4.633	17.4	1.89

Определенный интерес представляет не только изучение сезонного развития растений, но также и воздействие на эти процессы факторов среды. В данной работе рассматривается влияние на характер феноритмов *Arsenjevia baicalensis* как теплообеспеченности субстрата, так и некоторых элементов климата. Преследовалась цель: выявить корреляционную связь между параметрами фенофаз (даты наступления, продолжительность) и температурой гумусовых горизонтов почвы; а также — между параметрами фенофаз и среднесуточной температурой воздуха. Фенологические наблюдения проводились по общепринятой методике (Бейдеман, 1974; Летопись.., 1984–1997); температура почвы измерялась посредством электротермометра АМ-29. Использовались данные метеостанции «Танхой» (472 м над ур. м.). Статистический анализ проводился согласно общепринятым рекомендациям (Рокицкий, 1973; Кремер, 2002) с использованием компьютерной программы Microsoft Excel. Из ряда лет (1980–2000 гг.) были выбраны различающиеся по погодным условиям и терморежиму почвы годы.

В табл. 1 помещены статистические характеристики продолжительности фенологических фаз и дат их наступления у *Arsenjevia baicalensis.*

Степень изменчивости оценивалась посредством коэффициента вариации (V), интерпретация которого проводилась согласно рекомендациям Г. Ф. Лакина (1980), когда признаки с V до 10 % характеризуются слабой изменчивостью, с V от 10 до 25 % — средней, больше 25 % — сильной. В нашем случае даты начала и окончания фенологических фаз характеризуются слабой изменчивостью, продолжительность цветения и плодоношения — средней, продолжительность бутонизации — сильной. По-видимому, описываемый вид предъявляет определённые требования к условиям среды.

В результате проведённого корреляционного анализа было установлено, что между параметрами некоторых фенологических фаз и тепловыми свойствами почвы существует достоверная корреляционная связь; кроме того, выявлено наличие тесной корреляционной связи между длительностью некоторых фенологических фаз и временем установления в почве определенных температур. Также выявлена корреляционная связь между параметрами фенологических фаз и среднесуточной температурой воздуха. В табл. 2, 3 представлены: диапазон значений коэффициента корреляции, рассчитанного по параметрам фенофаз и сумме температур в почве по пентадам за период прохождения определенной фенологической фазы; коэффициент корреляции, рассчитанный по датам наступления фенофаз и датам установления в гумусовых горизонтах почвы температуры 5 ºС и 10 ºС.

Таблица 2

Корреляционная связь между параметрами фенофаз и температурными характеристиками почвы

Корреляционная связь между датами наступления фенофаз и суммами температур гумусовых горизонтов почвы: ∑ температур ≤ 5 ºС, ∑ температур ≤ 10 ºС, ∑ положительных температур (диапазон значений по пентадам)		**Корреляционная связь между датами наступления фенофаз и датами установления температур 5 ºС и 10 ºС в гумусовых горизонтах почвы (числитель — глубина 10 см; знаменатель — глубина 20 см)**	
Пары признаков	**r**	**Пары признаков**	**r**
1. Дата начала бутонизации 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.1 м	0.46 – 0.65	1. Дата начала бутонизации 2. Дата установления температуры 5 ºС	–0.53 –0.11
1. Дата начала бутонизации 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.2 м	0.14 – 0.46	1. Дата начала бутонизации 2. Дата установления температуры 10 ºС	–0.34 –0.65
1. Дата начала бутонизации 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.1 м	 0.37	1. Дата массовой бутонизации 2. Дата установления температуры 5 ºС	–0.36 0.1
1. Дата начала бутонизации 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.2 м	 0.29	1. Дата массовой бутонизации 2. Дата установления температуры 10 ºС	–0.25 –0.17
1. Дата начала бутонизации 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.1 м	0.45 – 0.57	1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. Дата установления температуры 5 ºС	0.09 0.22
1. Дата начала бутонизации 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.2 м	–0.38 – 0.3	1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. Дата установления температуры 10 ºС	0.23 0.88
1. Дата массовой бутонизации 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.1 м	–0.29 – 0.42	1. Дата начала цветения 2. Дата установления температуры 5 ºС	–0.63 –0.3
1. Дата массовой бутонизации 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.2 м	0.15 – 0.55	1. Дата начала цветения 2. Дата установления температуры 10 ºС	–0.16 –0.39
1. Дата массовой бутонизации 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.1 м	 0.47	1. Дата окончания цветения 2. Дата установления температуры 5 º С	–0.41 –0.31
1. Дата массовой бутонизации 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.2 м	 0.38	1. Дата окончания цветения 2. Дата установления температуры 10 ºС	0.07 0.42
1. Дата массовой бутонизации 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.1 м	0.17 – 0.47	1. Длительность фазы «Цветение» 2. Дата установления температуры 5 ºС	0.34 0.11
1. Дата начала цветения 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.1 м	0 – 0.6	1. Длительность фазы «Цветение» 2. Дата установления температуры 10 ºС	0.17 0.82
1. Дата начала цветения 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.2 м	0.17 – 0.6	1. Дата начала завязывания плодов 2. Дата установления температуры 5 ºС	–0.88 –0.67
1. Дата начала цветения 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.1 м	0 – 0.44	1. Дата начала завязывания плодов 2. Дата установления температуры 10 ºС	–0.18 –0.51
1. Дата начала цветения 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.2 м	0.27 – 0.7	1. Дата полного созревания плодов 2. Дата установления температуры 5 ºС	–0.16 –0.68
1. Дата начала цветения 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.1 м	0.19 – 0.68	1. Дата полного созревания плодов 2. Дата установления температуры 10 ºС	0.32 0.08
1. Дата начала цветения 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.2 м	–0.19 – 0.62	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. Дата установления температуры 5 ºС	0.64 0.04
1. Дата начала завязывания плодов 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.1 м	0.61 – 0.81	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. Дата установления температуры 10 º С	0.38 0.44
1. Дата начала завязывания плодов 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.2 м	0.39 – 0.8		
1. Дата начала завязывания плодов 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.1 м	0.61 – 0.81		
1. Дата начала завязывания плодов 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.2 м	0.38 – 0.54		
1. Дата начала завязывания плодов 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.1 м	0.61 – 0.81		
1. Дата начала завязывания плодов 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.2 м	0.39 – 0.8		

В табл. 4 показана корреляция между параметрами фенологических фаз и среднесуточной температурой воздуха (средней по пентадам).

При данном уровне значимости (p = 0.05) для оцениваемой выборки достоверным является коэффициент корреляции в пределах 0.67–0.75. Исходя из этого, предполагаем, что зависимость развития *Arsenjevia baicalensis* от факторов среды следующая.

Тепловые свойства почвы:

а) по данной выборке между датой начала бутонизации и тепловыми характеристиками почвы достоверной корреляции не прослеживается;

б) длительность фазы «Бутонизация» прямым образом достоверно коррелирует с датой установления температуры 10 ºС на глубине почвы 0.2 м;

в) для фазы «Цветение» значимой является ∑ температур ≤ 10 ºС;

г) начало цветения с ∑ температур ≤ 10 º С на глубине почвы 20 см связано более тесно, чем с ∑ температур ≤ 5 ºС и с ∑ положительных температур на глубинах 10 и 20 см;

д) длительность фазы «Цветение» имеет прямую тесную корреляционную связь с датой установления температуры 10 ºС на глубине почвы 0.2 м;

е) для фазы «Плодоношение» значимой для всех глубин почвы является как ∑ температур ≤ 5 ºС, так и ∑ положительных температур;

ж) продолжительность фенологических фаз с ∑ температур показывает достоверную обратную корреляционную связь.

Температура воздуха:

а) для даты начала бутонизации обнаружена достоверная обратная достаточно тесная связь, как со среднемесячной, так и со средней по пентадам температурой;

б) с датой массовой бутонизации и длительностью фазы «Бутонизация» корреляционная связь неоднозначна;

в) дата начала цветения достоверно по типу обратной тесной связи коррелирует со среднемесячными температурами, с усреднёнными по пентадам температурами связь недостоверна;

г) с датой окончания цветения установлена достоверная тесная обратная связь как со среднемесячной, так и со средней по пентадам температурами;

д) для длительности фазы «Цветение» достоверная однозначная корреляционная связь не показательна;

е) для фазы «Плодоношение» достоверной однозначной корреляции не выявлено.

В целом, оба исследуемых фактора среды влияют на сезонное развитие *Arsenjevia baicalensis* соответствующим образом.

Таблица 3

Корреляционная связь между длительностью фенологических фаз и температурными характеристиками почвы

Корреляционная связь между длительностью фенофаз и суммами температур гумусовых горизонтов почвы: ∑ температур ≤ 5 ºС, ∑ температур ≤ 10 ºС, ∑ положительных температур (диапазон значений по пентадам)		**Корреляционная связь между длительностью фенофаз и суммами температур гумусовых горизонтов почвы: ∑ температур ≤ 5 ºС, ∑ температур ≤ 10 ºС, ∑ положительных температур (диапазон значений по пентадам)**	
Пары признаков	**r**	**Пары признаков**	**r**
1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.1 м	–0.85 – 0.64	1. Длительность фазы «Цветение» 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.2 м	–0.85 – –0.26
1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.2 м	–0.33 – 0.35	1. Длительность фазы «Цветение» 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.1 м	–0.6 – 0.09
1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.1 м	0.23	1. Длительность фазы «Цветение» 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.2 м	–0.81 – 0.2
1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.2 м	–0.15	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.1 м	–0.5 – 0.46
1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.1 м	–0.66 – 0.64	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.2 м	–0.43 – 0.56
1. Длительность фазы «Бутонизация» 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.2 м	–0.42 – –0.05	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.1 м	–0.5 – 0.46
1. Длительность фазы «Цветение» 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.1 м	–0.65 – 0.51	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.2 м	–0.63 – 0.29
1. Длительность фазы «Цветение» 2. ∑ температур ≤ 5 ºС на глубине почвы 0.2 м	–0.82 – 0.27	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.1 м	–0.5 – 0.46
1. Длительность фазы «Цветение» 2. ∑ температур ≤ 10 ºС на глубине почвы 0.1 м	–0.84 – –0.05	1. Длительность фазы «Плодоношение» 2. ∑ положительных температур на глубине почвы 0.2 м	–0.56 – 0.3

Таблица 4

Корреляционная связь между параметрами фенологических фаз и среднесуточной температурой воздуха

Параметры фенологических фаз	**r**			
	Температура воздуха, ºС:		**∑ температур**	
	средняя по пентадам	**среднемесячная**	**∑ по пентадам**	**∑ за месяц**
Дата начала бутонизации	–0.27...–0.69	–0.67	–0.02...–0.69	–0.67
Дата массовой бутонизации	0.5...–0.82	–0.87	0.5...–0.82	–0.87
Дата начала цветения	0.39...–0.39	–0.87	0.39...–0.38	–0.88
Дата окончания цветения	–0.09...–0.78	–0.7	–0.09...–0.77	–0.73
Дата начала завязывания плодов	0.18...–0.42	–0.21	0.17...–0.42	–0.28
Дата полного созревания плодов	0.07...–0.25	0.05	0.07...–0.25	0.06
Длительность фазы «Бутонизация»	0.5...–0.88	–0.38	0.49...–0.88	–0.4
Длительность фазы «Цветение»	0.39...–0.8	–0.23	0.39...–0.8	–0.19
Длительность фазы «Плодоношение»	0.7...–0.6	0.19	0.7...–0.59	0.21

Воздействие тепловых свойств почвы сказывается в том, что температура гумусовых горизонтов обуславливает вступление *Arsenjevia baicalensis* в определённую фенологическую фазу, а длительность фенологических фаз зависит от времени установления в почве эффективной (5 ºС) и активной (10 ºС) температур. Повышение температуры в гумусовых горизонтах приводит к сокращению длительности фенологических фаз.

Воздействие температуры воздуха значимо главным образом для префлорального периода развития *Arsenjevia baicalensis.* Повышение среднесуточной температуры воздуха в мае однозначно обеспечивает раннее начало бутонизации.

Список литературы

Бейдеман И. Н. 1974. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск. 155 с. — *Глызин А. В.* 1989. Состояние ценопопуляций Ветреницы байкальской в растительных сообществах юго-восточного Прибайкалья // Климат и растительность Южного Прибайкалья. Новосибирск. С. 122–130. — *Киселёва А. А.* 1978. Неморальные реликты во флоре южного побережья озера Байкал // Бот. журн. Т. 63. № 11. С. 1647–1656. — *Кремер Н. Ш.* 2002. Теория вероятностей и математическая статистика. М. 543 с. — *Лакин Г. Ф.* 1980. Биометрия. М. 293 с. — Летопись природы. 1984–1997. Кн. 13–26. Танхой. — *Рокицкий П. Ф.* 1973. Биологическая статистика. Минск. 320 с. — *Флора* Центральной Сибири. Том II / Под ред. Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой. 1979. Новосибирск. 1048 с.

ЭДАТОПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПЕТРОФИЛЬНЫХ ФЛОР СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО АМУРА

А. В. Ермошкин

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680000, Хабаровск, ул. Ким-Ю-Чена, 65. E-mail: boktor@yandex.ru

Ключевые слова: *петрофильные флоры, эдатоп, Средний и Нижний Амур.*

Флора скал, осыпей и каменистых склонов Приамурья представляет собой сложную гетерогенную систему. Пространственная неоднородность локальных петрофильных флор обусловлена геологической пестротностью и климатическим разнообразием региона. Богатство отдельных локальных петрофильных флор обусловлено, в свою очередь, сложностью экотопических условий.

Петрофитон Среднего и Нижнего Амура включает 509 видов высших сосудистых растений из 80 семейств и 240 родов. В зависимости от «верности» видов изучаемому экотопу, мы разделяем виды, произрастающие на скалах, осыпях и каменистых склонах на две части: группу облигатных (ОГ) — 273 вида из 48 семейств и 137 родов, и группу факультативных (ФГ) видов — 233 вида из 63 семейств и 145 родов.

Ведущую роль в общей дифференциации экотопов, особенно в нашем случае, выполняют почвенно-грунтовые условия — эдатоп. Опыт выделения и классификации эдатопов достаточно богат, но освещает преимущественно высокогорные экотопы (Агаханянц, 1967; Ellenberg, 1986; Пяк, 2003; Волков, 2005; и др.). Скалы, осыпи и каменистые склоны лесного пояса отличаются от их высокогорных вариантов рядом геоморфологических особенностей и фоновых экологических характеристик. Эдафические условия влияют на набор жизненных форм (ЖФ) сосудистых растений, особенно их подземные органы.

По признакам кластичности (раздельности), подвижности каменной основы, а также наличию гумифицированных мелкоземистых или глинистых фракций возможно выделить следующие варианты эдатопов: скальные, каменносклоновые, осыпные.

Характерной особенностью скальных экотопов является слитность каменной основы, слагающей ее горной породы. Растения на скалах селятся преимущественно в трещинах и расщелинах (хазмофиты), либо, в более редких случаях, на поверхности скал, размещая свои корневые системы в мохово-лишайниковом покрове и тонком слое мелкозема, скапливающемся под ним (условные эпилиты) — собственно скальный эдатоп. Частным случаем эдатопов на скалах выступают небольшие карнизы, скальные полки и ниши, часто слабонаклонные, покрытые маломощными наносами мелкозёма — мелкоземисто-щебнистогумусовый эдатоп. Более благоприятные условия для образования, а главное, удержания таких наносов складываются на теневых, более-менее увлажнённых скалах. Затенение скал также благоприятно сказывается на развитии мохового покрова, который в свою очередь создает специфические эдафические условия.

Преобладающим типом ЖФ скальных эдатопов являются стержнекорневые моно- и поликарпики: *Draba ussuriensis*, *Neoussuria aprica*, *Orostachys malacophylla* и пр. Специфической группой выступают скальные субортотропнокорневищные и плагиотропнокорневищные папоротники: *Aleuritopteris argentea*, *Lepisorus ussuriensis*, *Pyrrosia petiolosa* и др.

Анализ спектра эдатопических предпочтений «скальных» видов петрофильной флоры Среднего и Нижнего Амура (рис. 1) обнаруживает заметную бедность представителей ФГ (10 видов) по сравнению с ОГ (59 видов), что подтверждает предполагаемую высокую степень селективности скального экотопа как наименее благоприятного для развития растений. Среди ФГ более представлены виды, предпочитающие щебнистогумусово-скальные эдатопы как экотопы с наиболее сглаженными, щадящими условиями: *Pseudostellaria davidii*, *Circea alpina*, *Saxifraga aestivalis* и др.

Каменносклоновые эдатопы, в отличие от скальных, представляют собой совокупности отдельностей горной породы различной величины, пронизанные единой системой относительно узких расщелин, ухо-

дящих на значительную глубину массива. Сцепление отдельностей, обеспечивается преимущественно их геометрической согласностью, а также биокосным наполнителем расщелин (корни растений и гумусированный мелкозём), что делает этот эдатоп относительно неподвижным.

Более благоприятные по сравнению со скалами экологические условия обусловливают формирование на каменистых склонах хорошо развитого растительного покрова, вплоть до сомкнутых многоярусных растительных группировок. Многими авторами такие группировки рассматриваются как сукцессионные стадии сингенеза зональных типов растительности, относя их к петрофитным вариантам субплакорных сообществ (Норин и др, 1982; Намзалов, Королюк, 1991; Кучеров, 1996).

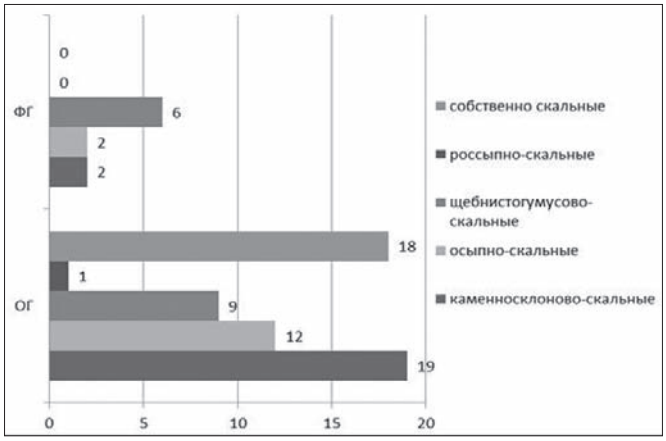


Рис. 1. Спектр эдатопических предпочтений «скальных» видов петрофильной флоры Среднего и Нижнего Амура.

Таким образом, «каменносклоновый» экотоп выступает как среда с выраженными конкурентными отношениями, что приводит к уменьшению доли преимущественно асоциальных видов ОГ (рис. 2). Спектр ЖФ на каменистых склонах смещается в сторону корневищных растений, особенно в ОГ: *Carex pediformis*, *Veronica incana*, *Spodiopogon sibiricum* и др. Стержнекорневые ЖФ: *Thesium chinense*, *Schizonepeta multifida*, *Aconogonon middendorfii* и пр., переходят на вторые позиции. Спецификой каменносклоновых эдатопов является избегание их папоротниками и значительное представительство кустарников в ОГ: *Cotoneaster melanocarpus*, *Spiraea flexuosa*, *S. media* и др., и деревьев в ФГ: *Larix gmelinii*, *Quercus mongolica*, *Ulmus pumila* и др. Развитие на каменистых склонах кустарниковых куртин сомкнутых древостоев резко меняют экологические условия экотопа.

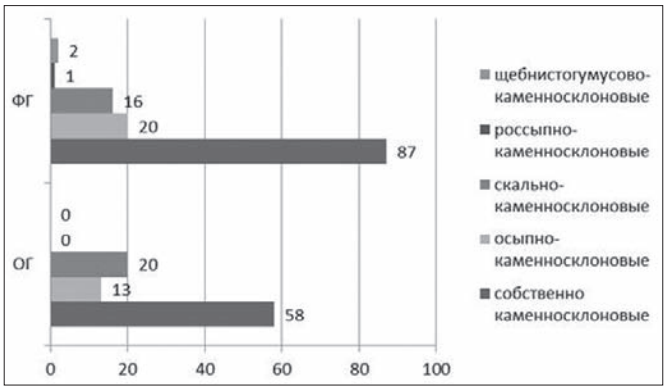


Рис. 2. Спектр эдатопических предпочтений «каменносклоновых» видов петрофильной флоры Среднего и Нижнего Амура.

Отличительной характеристикой осыпных экотопов служит подвижность кластической массы горной породы. При движении осыпного массива под действием гравитационных сил происходит дифференциация слагающего осыпь материала, которая определяет вертикальную зональность осыпи. Подвижность субстрата является одним из лимитирующих факторов жизни растений на осыпях (Волков, 2005). Таким образом, развитие растительного покрова осыпи определяется ее возрастом, степенью подвижности и степенью раздробленности горной породы.

Эдатопы «осыпного» типа позволяют дифференцировать себя по степени раздробленности горной породы, при этом в непрерывном ряду вариантов четко выделяются крайние подразделения — глинисто-щебнистые осыпи и крупноглыбовые россыпи — курумники (рис. 3).

Спектр ЖФ «осыпных» эдатопов в общих чертах напоминает «скальный», преобладанием и в ОГ, и в ФГ стержневых моно- и поликарпиков: *Paraixeris denticulata*, *Potentilla chinensis*, *Kitagawia terebinthacea*, *Isatis yezoensis* и пр.

Глинисто-щебнистые осыпи отличаются наличием глинистой фракции, чаще привносимой временными водотоками с верхних частей склона. Такие эдатопы благоприятны для произрастания стержнекорневых монокарпиков: *Fallopia pauciflora*, *Amethystea caerulea*, *Phtheirospermum sinense* и пр.

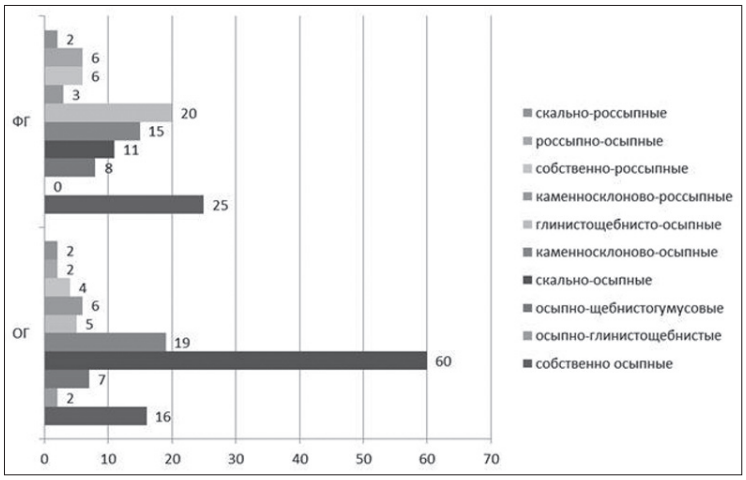


Рис. 3. Спектр эдатопических предпочтений «осыпных» видов петрофильной флоры Среднего и Нижнего Амура.

В месте перехода скалы в осыпь (тыловой шов осыпи) возникают особые

условия для депонирования обогащенного гумусом мелкозёма и растительного опада, что в сочетании с благоприятным гидрорежимом создает условия для возникновения щебнисто-гумусового эдатопа. Это привлекает сюда растения-нитрофилы: *Urtica angustifolia*, *Rabdosia glaucocalyx*, *Polygonatum odoratum*, *Paeonia obovata* и пр.

Каменистые россыпи (курумники) представляют собой крупнообломочную каменистую поверхность, подвижность которой определяется специфическими мерзлотными процессами, в достаточной мере распространенными в основном в северной части изучаемого региона — на Нижнем Амуре.

На курумниках находят себе место незначительная по числу группа растений. Часто здесь можно наблюдать некоторые виды петрофильных корневищных папоротников: *Dryopteris fragrans, Woodsia ilvensis* и пр.; либо вегетативно подвижные хорошо адаптированные поликарпики: *Bergenia pacifica*, *Aizopsis middendofianum* и др., но специфической жизненной формой оказываются кустарники: *Weigella suavis*, *Microbiota decussata*, *Rosa koreana* и др.

Предлагаемая схема эдафотопов и выявление преобладающих на них ЖФ могут в дальнейшем быть использованы для выделения растительных группировок синузиального уровня и подробного мелкомасштабного картирования растительного покрова петрофильных экотопов с целью их дальнейшего мониторинга.

Список литературы

Агаханянц О. Е. 1967. Растительность скал и осыпей Западного Памира // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Т. 1. Душанбе. С. 99–132. — *Волков И. В.* 2005. Введение в экологию высокогорных растений: Учеб. пособие. 2-е изд., перераб. и доп. Томск. 416 с. —*Кучеров И. Б.* 1996. Эндогенная динамика горнотундровой растительности Чукотки (на примере бассейна р. Амгуэмы): Автореф. дис. … канд. биол. наук. СПб. 26 с. — *Намзалов Б. Б., Королюк А. Ю.* 1991. Классификация степной растительности Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск. 84 с. — *Норин Б. Н., Китсинг Л. И., Михайлова О. И. и др.* 1982. Растительность каменистых осыпей плато Путорана (север Среднесибирского плоскогорья) // Бот. журн. Т. 67. № 12. С. 1609–1617. — *Пяк А. И.* 2003. Петрофиты Русского Алтая. Томск. 202 с. — *Ellenberg H.* 1986. Vegetation mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart. 986 S.

ВЫСШИЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ, ПРОИЗРАСТАЮЩИЕ НА КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКАХ

С. А. Жданович, И. Н. Вершицкая

Государственное научное учреждение «Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси»
220072, Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27. E-mail: zhsa82@mail.ru

Ключевые слова: *крупные древесные остатки, обилие растений.*

Введение. Крупные древесные остатки (КДО) — важный компонент лесных экосистем, включающий валежник, сухостой, порубочные остатки и пни. В лесах КДО являются местообитанием многочисленных видов грибов, растений и животных, выполняют определенные экологические функции: увеличение разнообразия условий обитания под пологом и на вырубках, накопление органики древесных отходов, обогащение почвы и пр. Естественное количество КДО в лесах, не нарушенных хозяйственной деятельностью, в среднем составляет около 20 % от общего запаса, включающего запас растущего древостоя и отпада (Жданович, Пугачевский, 2009). Ключевыми факторами, обусловливающими видовое разнообразие организмов, поселяющихся на мертвой древесине, являются: породный состав, запас, размеры и стадия разложения КДО.

Цель данной работы — определить видовой состав и количественные показатели группировок высших сосудистых растений, произрастающих на КДО различных стадий разложения.

Объекты и методы. Исследования проводили на постоянных пробных площадях, заложенных в незатронутых хозяйственной деятельностью спелых и перестойных насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), ели обыкновенной (*Picea abies*), дуба черешчатого (*Quercus robur*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) в Национальном парке «Беловежская пуща», Березинском биосферном заповеднике, Полоцком и Борисовском лесхозах. Комплекс исследовательских работ включал: лесоводственно-таксационное описание насаждений; определение запаса валежника с разделением его на стадии разложения и категории крупности; определение видового состава высших сосудистых растений, произрастающих на валежнике, проективного покрытия и встречаемости видов. К КДО относили валежник с диаметром не менее 8 см. Объем колод рассчитывали по формуле срединного сечения:

$$V = L \times \pi d^2 / 40000$$

где V — объем колоды, м^3; L — длина колоды, м; d — диаметр колоды на половине длины, см.

Визуальные признаки колод (глубина проникновения гнили, сохранность ветвей и коры, изменение формы колоды) служили для их дифференциации на пять стадий разложения (Жданович, Пугачевский 2010). Проективное покрытие определяли как отношение площади проекции наземных частей растения

к площади горизонтальной проекции колоды, которая рассчитывалась на основании измеренных диаметра и длины колод. Среднее проективное покрытие и встречаемость рассчитывались для каждого вида по стадиям разложения валежника. В зависимости от встречаемости устанавливалось постоянство вида на основании следующей шкалы: I (1–19 %); II (20–49 %); III (50–79 %); IV (80–100 %) (Миркин, Розенберг, 1983). Для оценки обилия вида использован индекс фитоценотической значимости В. М. Понятовской и И. В. Сырокомской (Василевич, 1969):

$$I = B \times D$$

где *B* — среднее проективное покрытие вида, %; *D* — встречаемость вида, %.

Название типов леса приводится в соответствии с лесотипологической классификацией, принятой в Беларуси (Юркевич, 1980).

Результаты и их обсуждение. Объекты исследования представлены следующими типами леса: сосняками мшистыми (***Pinetum pleurozіosum***) и черничными (***P. myrtillosum***); ельниками черничными (***Piceetum myrtillosum***) и папоротниковым (***P. filicosum***), дубравой снытевой (***Quercetum aegopodiosum***), ясенниками крапивным (***Fraxinetum urticosum***) и снытевым (***F. aegopodiosum***) с запасом валежника от 18 до 30 м^3/га в сосняках, 38–105 м^3/га в ельниках, 108 м^3/га в дубраве и 64–66 м^3/га в ясенниках. Наименьшие объемы валежной древесины отмечались в сосновых насаждениях, в которых значительную часть КДО составлял сухостой. Всего проведено обследование 748 валежных колод различных стадий разложения.

Для каждого вида высших сосудистых растений, произрастающих на КДО, в соответствии с типом леса, в котором проводились исследования, и стадиями разложения валежника был рассчитан индекс фитоценотической значимости (табл.).

Практически все растения, произрастающие на КДО, представлены в составе живого напочвенного покрова, подлеска и подроста обследованных насаждений и являются обычными для данных типов леса (Юркевич, 1980) за исключением сорных видов (*Conyza canadensis, Galeopsis bifida, Taraxacum officinale, Stellaria media*). В целом для всех обследованных участков отмечается тенденция увеличения обилия видов по мере возрастания степени разложения валежа. Наряду с этим отмечается уменьшение количества таксонов, что, вероятно, связано с возрастанием конкуренции со стороны вегетативно-подвижных длиннокорневищных (*Oxalis acetosella, Urtica dioica, Rhodococcum vitis-idaea, Vaccinium myrtillus, Stellaria holostea*), ползучих (*Galeobdolon luteum*) и корнеотпрысковых видов (*Rubus idaeus*), а также со стороны мохообразных, проективное покрытие которых увеличивалось по мере увеличения степени разложения колод.

Кроме стадии разложения на встречаемость и проективное покрытие влияет также диаметр колод. На крупных (диаметр более 36 см) среднеразложившихся колодах (3-я и 4-я стадии) количество видов, их проективное покрытие и постоянство были выше, чем на слаборазложившихся (2-я стадия) и сильноразложившихся (5-я стадия), на колодах 1-й стадии разложения растения отсутствовали. Тем не менее, во влажных и мокрых условиях местопроизрастания (ельники и ясенники), максимальное число видов было зафиксировано на валежнике 2-й стадии разложения, однако постоянство и обилие были выше на средне- и сильноразложившихся колодах.

Такая динамика растительности на валежнике, по нашему мнению, связана с тем, что на свежей древесине условия водного и минерального питания растений менее благоприятны, чем на разложившейся. По мере разложения в древесине увеличивается концентрация азота, фиксируемого микроорганизмами (Hendrickson, 1991). Средне- и сильноразложившиеся колоды вследствие изменения формы в результате деструкции имеют большую поверхность соприкосновения с почвой, что способствует проникновению в древесину мицелия почвенных грибов и ускорению высвобождения некоторых элементов подобно азоту и фосфору (Wells, Boddy, 1995). Также по мере разложения значительно увеличивается водопоглотительная и водоудерживающая способность древесных остатков. По нашим данным, влажность КДО сосны через 2 года после вывала дерева в условиях сосняков мшистых (A_2) в среднем составила 66 %, через 5 лет — 105 %, а через 10 лет — 185 %, а влажность валежника 5-й стадии разложения достигала 334 % (Жданович, Пугачевский, 2010). Поэтому растения, произрастающие на таком субстрате, обеспечены влагой даже в засушливые периоды. Более крупные колоды имеют больший запас питательных веществ, обладают лучшей водоудерживающей способностью и меньше подвержены флуктуациям влажности, нежели мелкие древесные остатки. Сравнительно большое количество видов на колодах 2-й стадии разложения в обследованных еловых и ясеневых насаждениях во влажных и сырых условиях местопроизрастания можно объяснить высоким участием здесь среднего (диаметром 21–36 см) и крупного (более 36 см) валежника.

Молодое поколение ели на КДО было отмечено почти во всех (кроме дубравы снытевой) обследованных насаждениях, начиная со 2-й стадии разложения, но доминировал еловый подрост над другими древесными породами только в ельниках. Возобновление древесных пород также было более обильным на крупных среднеразложившихся колодах, при этом если еловый подрост характеризовался различной возрастной структурой (от всходов до 18 лет), то остальные древесные породы были представлены только всходами. Хотя на крупных колодах начальных стадий разложения численность всходов была достаточно велика, их выживаемость была низкой, о чем свидетельствовало большое количество усохших растений, а на колодах 1-й стадии разложения присутствовали только погибшие экземпляры.

Таблица

Постоянство и индекс фитоценотической значимости высших сосудистых растений, произрастающих на валежнике различных стадий разложения

Вид растения	Стадия разложения									
	1		2		3		4		5	
	Постоянство, балл / Индекс фитоценотической значимости									
Дубрава снытевая / $Д_3$										
Acer platanoides L.					II	11.8	I	2.7	II	6.3
Conyza canadensis (L.) Cronq.					II	9.1				
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuch			I	10.7						
Galeobdolon luteum Huds.							I	9.4		
Galeopsis bifida Boenn.			I	2.1						
Galium odoratum (L.) Scop.							I	5.6		
Geranium robertianum L.							I	9.2		
Mycelis muralis (L.) Dumort.			I	6.4			I	19.4		
Oxalis acetosella L.			I	41.4	II	141.8	II	115.9	II	37.5
Populus tremula L.							I	0.4		
Stellaria holostea L.							I	1.8	II	18.8
Stellaria media (L.) Vill.									II	19.7
Taraxacum officinale Wigg.			I	2.1						
Urtica dioica L.							I	1.8		
Viola riviniana Reichenb.			I	2.1						
Ельник папоротниковый / $С_4$										
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.					I	1.6				
Chrysosplenium alternifolium L.					I	1.6				
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuch			I	0.2	I	5.0	I	1.4	I	4.8
Glechoma hederacea L.			I	3.0						
Impatiens noli-tangere L.					I	0.8				
Luzula pilosa (L.) Willd.			I	0.1			I	0.1	I	2.4
Lycopodium annotinum L.			I	0.1						
Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt			I	0.2						
Molinia caerulea (L.) Moench			I	0.2						
Oxalis acetosella L.			I	25.5	II	65.6	II	10.2	II	63.9
Picea abies (L.) Karst.			I	0.9	I	4.1	II	32.8	II	85.3
Rhodococcum vitis-idaea (L.) Avror.							I	0.3		
Solanum dulcamara L.					I	0.8				
Urtica dioica L.					I	0.8				
Vaccinium myrtillus L.			I	2.8	I	0.8	I	0.6		
Veronica officinalis L.							I	8.3		
Ельник черничный / $С_3$										
Athyrium filix-femina (L.) Roth							I	12.2		
Betula pendula Roth			I	2.1						
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth					II	4.3	I	9.5		
Carex digitata L.							I	6.8		
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuch							I	27.1		
Luzula pilosa (L.) Willd.			I	0.6						
Lycopodium annotinum L.			I	4.4						
Oxalis acetosella L.			I	1.3	I	10.8	I	11.3		
Picea abies (L.) Karst.			I	15.5	II	70.5	I	6.8		
Pinus sylvestris L.			I	0.7						
Rhodococcum vitis-idaea (L.) Avror.			I	0.2						
Sorbus aucuparia L.							I	4.1		
Stellaria holostea L.			I	0.6						
Trientalis europaea L.							I	4.1		
Vaccinium myrtillus L.			I	5.6			I	17.1		
Сосняки мшистые / $А_2$										
Betula pendula Roth									I	3.3
Calluna vulgaris (L.) Hull					I	0.3				
Chimaphila umbellata (L.) W. Barton							I	3.9		
Picea abies (L.) Karst.									I	1.6
Pinus sylvestris L.			I	0.1	I	3.4	I	10.4	I	8.2
Rhodococcum vitis-idaea (L.) Avror.			I	0.1	II	57.5	II	40.0	II	72.7
Vaccinium myrtillus L.					II	77.6	II	59.1	II	137.7
Сосняки черничные / $В_3$										
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuch					I	0.1			I	0.9
Picea abies (L.) Karst.							I	0.2		
Pinus sylvestris L.					I	0.1	I	2.0		
Rhodococcum vitis-idaea (L.) Avror.			I	1.0	I	7.1	I	7.3	I	27.5
Trientalis europaea L.					I	0.1				
Vaccinium myrtillus L.			I	0.1	I	45.1	II	22.6	II	68.6
Vaccinium uliginosum L.					I	0.2			I	19.2

Окончание таблицы

Ясенник крапивный / $Д_4$										
Acer platanoides L.			I	1.1	I	3.8				
Athyrium filix-femina (L.) Roth					I	1.4				
Chelidonium majus L.			I	0.2						
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuch			I	1.4			I	5.3		
Fraxinus excelsior L.			I	0.2						
Galeobdolon luteum Huds.			I	3.7	I	8.0	II	18.5	II	36.5
Galium aparine L.					I	0.3				
Geranium robertianum L.			I	4.8	I	15.6				
Geum rivale L.					I	0.1				
Glechoma hederacea L.			I	1.9						
Hepatica nobilis Mill.					I	0.2				
Impatiens noli-tangere L.			I	0.4	I	0.2	I	5.3		
Lycopus europaeus L.			I	0.4	I	0.9				
Oxalis acetosella L.			I	35.6	I	42.7	II	113.6	II	109.4
Picea abies (L.) Karst.			I	0.1						
Rubus idaeus L.			I	0.1			I	42.3		
Stellaria holostea L.			I	0.1	I	2.8	I	7.3		
Urtica dioica L.			I	8.6	I	8.2				
Ясенник папоротниковый / $С_4$										
Aegopodium podagraria L.					I	6.6				
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.			I	0.8						
Athyrium filix-femina (L.) Roth									I	7.8
Betula pendula Roth			I	0.5	I	1.3				
Carex digitata L.					I	13.4				
Chrysosplenium alternifolium L.					I	0.1				
Cirsium arvense (L.) Scop.			I	0.3						
Crepis paludosa (L.) Moench					I	6.2				
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuch			I	1.2	I	1.5	II	116.7		
Equisetum sylvaticum L.					I	2.2				
Fraxinus excelsior L.			I	0.1						
Galeobdolon luteum Huds.			I	2.8	I	4.4				
Geranium robertianum L.			I	1.9	I	4.0				
Geum rivale L.			I	0.2	I	2.2			I	1.6
Glechoma hederacea L.			I	1.0	I	6.6				
Impatiens noli-tangere L.			I	6.2			II	58.3		
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.									I	7.8
Oxalis acetosella L.			I	8.9	I	43.3			I	93.8
Picea abies (L.) Karst.			I	0.1	I	0.4				
Ranunculus lanuginosus L.			I	0.3						
Ranunculus repens L.									I	1.6
Rubus idaeus L.			I	1.2					I	6.3
Rubus saxatilis L.			I	0.2	I	0.4				
Solanum dulcamara L.			I	0.4						
Sorbus aucuparia L.			I	0.1						
Stellaria nemorum L.					I	0.1			I	12.5
Ulmus glabra Huds.			I	0.1						
Urtica dioica L.			I	1.5			II	58.3	I	7.8

Примечание. В ельниках черничных валежник 5 стадии отсутствовал; $Д_3$ — эдафотоп (буква — трофотоп, цифра — гигротоп).

Выводы и заключения. При изучении видового состава высших сосудистых растений, произрастающих на крупных древесных остатках, проведено обследование 748 валежных колод различных стадий разложения в насаждениях, не нарушенных хозяйственной деятельностью, относящихся к 7 типам леса. Всего на КДО выявлено 55 видов высших сосудистых растений, из которых 7 — древесные. Все обнаруженные растения присутствовали в составе травяно-кустарничкового яруса, подроста и подлеска обследованных насаждений. Наиболее подходящим субстратом для поселения данных растений являются крупные (средний диаметр более 36 см) среднеразложившиеся (3-й и 4-й стадии) колоды, что, вероятно, связано более благоприятными по сравнению с другими КДО условиями для прорастания семян и роста растений.

Список литературы

Василевич В. И. 1969. Статические методы в геоботанике. Л. 232 с. — *Жданович С. А., Пугачевский А. В.* 2009. Запасы и структура крупных древесных остатков в малонарушенных насаждениях различных лесных формаций // Ботаника (исследования). Вып. 37. С. 190–198. — *Жданович С. А., Пугачевский А. В.* 2010. Топливно-энергетическая характеристика крупного древесного детрита различной степени разложения в лесах Беларуси // Лесное и охотничье хозяйство. № 4. С. 21–25. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М. 135 с. — *Юркевич И. Д.* 1980. Выделение типов леса при лесоустроительных работах (вспомогательные таблицы). Минск. 120 с. — *Hendrickson O. Q.* 1991. Abundance and activity of N_2-fixing bacteria in decaying wood // Can. J. Bot. № 21. С. 1299–1304. — *Wells J. M., Boddy L.* 1995. Effect of temperature on wood decay and translocation of soil-derived phosphorus in mycelia cord system // New Phytol. № 129. С. 289–297.

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ИЗМЕНЕНИЙ ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ДИАПАЗОНОВ ВИДОВ ПО ЛАНДШАФТНОМУ ГРАДИЕНТУ

Т. И. Житлухина

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник
172521, Тверская обл., Нелидовский р-н, п/о Заповедник. E-mail: zitlukina@rambler.ru

Ключевые слова: *континуум, тип сообществ, экологические факторы.*

Цель данной работы — сравнить эколого-фитоценотические диапазоны (ЭФД) видов в разных ландшафтах, иными словами — проанализировать изменение их присутствия, а также других параметров в различных экотопах в зависимости от изменений физико-географических условий территориальных единиц определенного уровня, а именно — ландшафта.

Физико-географы рассматривают ландшафт как достаточно крупную и генетически цельную территориальную единицу, имеющую естественные природные рубежи. Ландшафт определяется по единству растительных группировок, почвенных разностей, совпадающих с геоморфологическими границами, и характеризуется однотипным климатом (Солнцев, 1949; Сочава, 1978). На то, что границы ландшафта в основном совпадают с рубежами самой дробной категории макроклимата, обращал внимание С. П. Хромов (1968), и в данном случае этот факт будет особенно значимым, так как одним из исходных условий анализа является однородность климатического фона каждого ландшафта.

В качестве методической основы использовалось следующее: сначала исследуемые ландшафты упорядочивались по градиенту улучшения биоклиматических условий. Далее, в пределах каждого ландшафта все фитоценотическое разнообразие с помощью методики Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Методические…, 1985) обобщалось в типы сообществ. Фитоценоны, выделенные таким образом, достаточно крупны и очень четко отличаются по своим экологическим характеристикам. Это важный момент, так как далее следует субъективное упорядочение фитоценонов в моноцентрические схемы по ряду экологических факторов, и они должны быть хорошо различимы «на глаз». В центре каждой из моноцентрических схем находятся типы сообществ, наиболее адекватные фоновым климатическим условиям данного ландшафта, а система рядов упорядочивает фитоценоны по градиентам соответствующих факторов (рис. 1).

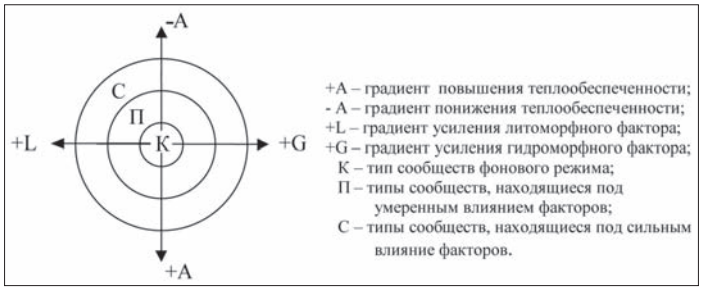


Рис. 1. Схема моноцентрической структуры ландшафта.

Эти моноцентрические схемы можно рассматривать как континуальные поля или пространства, в которых климатический фон, согласно определению ландшафта, однороден. Градиенты экологических факторов в этих полях являются осями координат, а точки расположения типов сообществ — своего рода разметки, имеющие определенные экологические и фитоценотические характеристики (рис. 2). В данном случае в качестве осей координат использовались факторы теплообеспеченности (A), литоморфный (L) и гидроморфный (G). Подробные описания фитоценонов и фитоценотические таблицы приведены в монографии «Законы растительного континуума» (Житлухина, 1995).

Аналогичным образом вместо типов сообществ в экологическом пространстве можно расположить любые присутствующие в них виды с их важнейшими характеристиками: обилием и константностью для каждой точки, и таким образом выделить в континуальном поле области их эколого-фитоценотических диапазонов (ЭФД). Выполнив все эти построения, можно проследить изменения ЭФД видов вдоль ландшафтного градиента.

В качестве объекта изучения использовалась растительность 4 ландшафтных округов, выбор которых был достаточно случаен и обусловливался лишь тем, что автору в определенные годы пришлось там со-

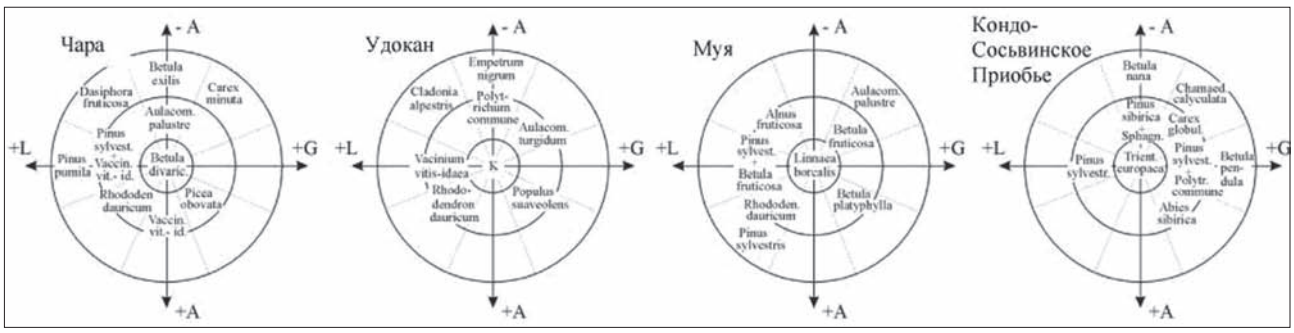


Рис. 2. Типы сообществ в моноцентрических схемах ландшафтного градиента.

бирать полевой материал. Из 4 рассматриваемых ландшафтов 3 находятся в северном Забайкалье — это Чарская и Муйская внутригорные котловины, а также северный макросклон хребта Удокан, и один — в Западной Сибири. В данной статье мы не можем дать подробные характеристики данных ландшафтных округов, и в связи с этим отсылаем к первоисточникам (Природные…, 1962; Некрасов, 1966; Некрасов и др., 1967; Мезенцев, Карнацевич, 1968; Караушева, 1974; Караваева, 1975; Михеев, Дибцев, 1975; Кузьмин, 1976; Дьяконов, 1987; Житлухина, 1995).

По результатам анализа различных климатических параметров ландшафты по степени благоприятности климатических условий ординируются следующим образом: Чарская котловина — северный макросклон хребта Удокан — Муйская котловина — Кондо-Сосьвинское Приобье. Этому ряду соответствует градиент среднегодовой температуры воздуха (табл).

Таблица

Сравнение по ландшафтному градиенту ряда климатических параметров

Гидрометеостанции	**Чара**	**Удокан**	**Леприндо**	**Муя**	**Хангокурт**
Высота над ур. м., м	**708**	**1570**	**982**	**478**	**70**
Климатические параметры					
Средние годовые температуры воздуха, °С	–7.8	–9.0	–7.0	–6.4	–2.4
Среднемесячные температуры воздуха января, °С	–33.7	–28.4	–28.2	–32.6	–21.2
Среднемесячные температуры воздуха июля, °С	16.4	13.0	14.7	18.11	15.8
Сумма температур больше 10, °С	1202	631	903	1438	1296
Средняя годовая амплитуда температуры воздуха, °С	50.1	41.4	42.9	50.7	37.0
Среднегодовое количество осадков, мм	364	767	514	369	505
Длительность безморозного периода, дни	62	58	49	85	79

Примечание. Данные взяты из справочников по климату (см. Список литературы).

Для анализа было отобрано 29 видов различных жизненных форм и общих для 3–4 ландшафтов, и этот анализ показал определенный стереотип изменений ЭФД. Однако проявление этого стереотипа оказалось различным и зависело от того, какую часть ареала того или иного вида пересекает ландшафтный градиент. Были прослежены следующие варианты.

1. В начале ландшафтного градиента виды присутствуют в области континуального поля, соответствующего наиболее благоприятным экотопам. В нашем случае — это таликовые зоны в долинах рек и крупных озер Чарской котловины, там, где нет многолетней мерзлоты. Далее, по мере улучшения фоновых биоклиматических условий, т. е. последовательно: северный макросклон хр. Удокан, Муйская котловина, Кондо-Сосьвинское Приобье — виды расширяют свои ЭФД и экологические оптимумы за счет менее благоприятных экотопов. Из анализируемых видов по такому варианту идут изменения ЭФД и фитоценотических оптимумов *Picea obovata, Rhododendron dauricum, Sorbus sibirica, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Linnaea borealis, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus* (рис. 3, *A*).

2. В начале ландшафтного градиента (в Чарской котловине) виды уже имеют довольно широкие ЭФД в области континуального поля, соответствующей благоприятным условиям. Далее, по ландшафтному градиенту, так же, как и в первом случае, ЭФД видов расширяется за счет менее благоприятных экотопов, а у некоторых из них ЭФД вообще смещаются в область неблагоприятных факторов, вытесняясь из области благоприятных. Это показано на примере таких видов, как *Betula platyphylla, Pinus sylvestris, Populus tremula, Pinus sibirica, P. pumila, Alnus fruticosa, Rosa acicularis, Vaccinium vitis-idaea, Ledum palustre, Chamerion angustifolium, Empetrum nigrum, Pleurozium schreberi, Polytrichum commune, Ptilidium ciliare* (рис. 3, *B*).

3. Виды этой группы уже в начале ландшафтного градиента присутствуют далеко не в самых благоприятных условиях. Однако при этом характер смещения ЭФД по ландшафтному градиенту сохраняется, т. е. происходит дальнейшее смещение ЭФД видов в направлении еще менее благоприятных факторов. Однако при этом ЭФД видов сужаются, а также уменьшаются или исчезают фитоценотические оптимумы. К этой группе относятся *Vaccinium uliginosum, Betula divaricata, Aulacomnium palustre, A. turgidum, Tomenthypnum nitens, Chamaedaphne calyculata* (рис. 3, *C*).

4. В этом случае ЭФД видов слабо проявляет замеченную закономерность, как у *Larix gmelini* (рис. 3, *D*). Это связано с расположением ландшафтного градиента в центральной части ареала распространения вида, где условия для него наиболее оптимальны, и он максимально эвритопен. Чтобы такую закономерность проследить, необходимо продолжить ландшафтный градиент к границам ареала данного вида.

Рассмотренные примеры, позволяют сделать следующие выводы

Во-первых, мы видим, что в каждом ландшафте каждый вид занимает свою часть экологического пространства, т. е. имеет свой ЭФД, отличный не только от ЭФД других видов, но и от своего же ЭФД в других ландшафтах. Из этого следует, что для каждого ландшафта ЭФД любого вида индивидуален. Совокупность ЭФД видов в моноцентрической схеме дадут представление о структуре растительного континуума ландшафта, т. е. об упорядоченной системе континуальных переходов, которая для каждого ландшафта также будет индивидуальна и неповторима. Это положение формулируется как первый закон растительного континуума.

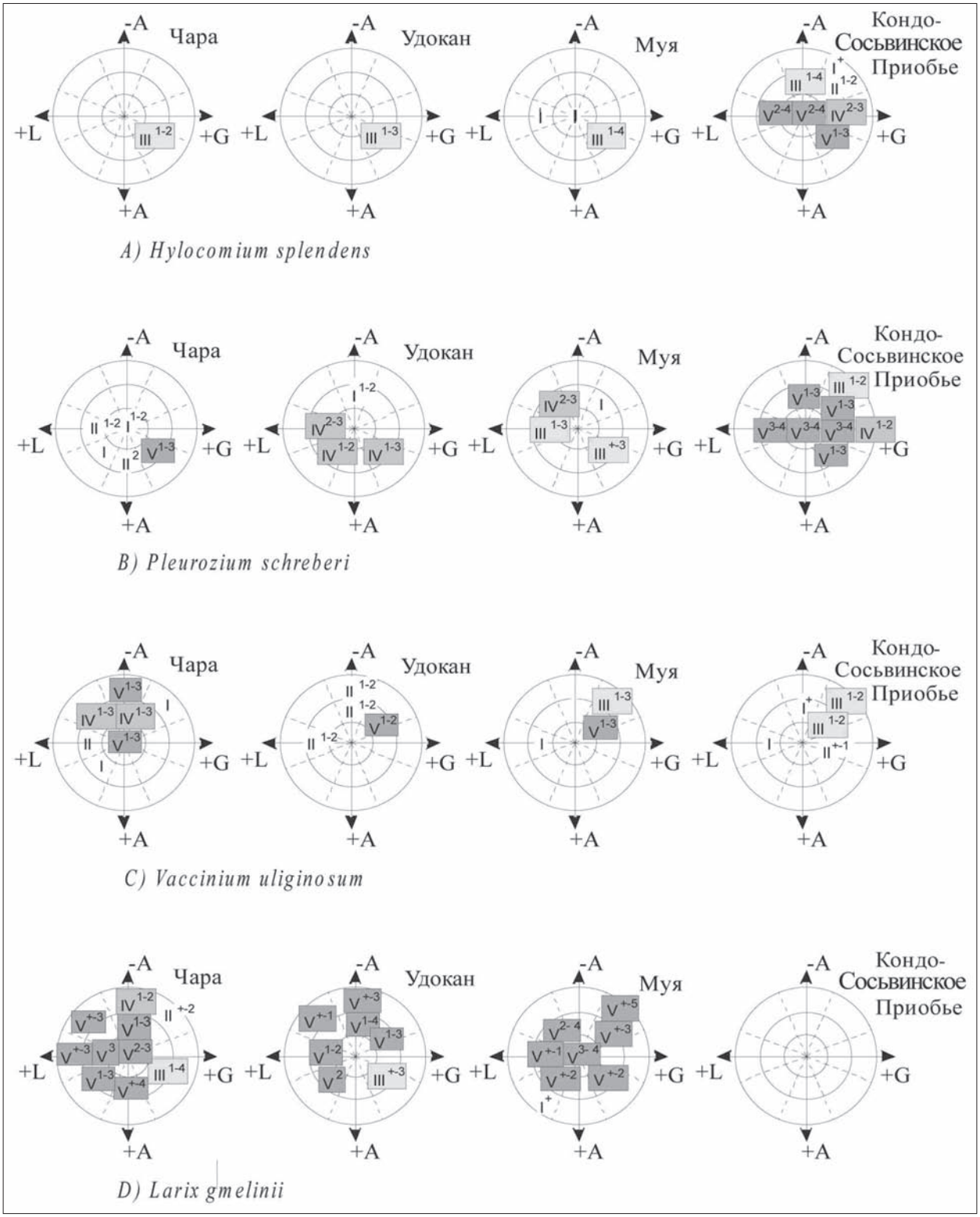


Рис. 3. Примеры изменений эколого-фитоценотических диапазонов видов и их фитоценотических оптимумов по ландшафтному градиенту.

Во-вторых, что же определяет изменение структуры растительного континуума от ландшафта к ландшафту? Известно, что фитоценотическое разнообразие обусловлено разнообразием экотопов. Изменения каких-то экотопических условий приведут к перестройке определенных сообществ, но не повлияют на структуру растительного континуума в целом, которая представляется, как упорядочение видов и сообществ в экологическом пространстве. Изменение структуры, как видно из анализа ландшафтного градиента, обусловлено изменением климатического фона, определяющего коренной тип сообществ и связанную с ним систему факторальных рядов. Следовательно, из всех экологических факторов структура растительного континуума обусловлена только фоновыми климатическими условиями. Это второй закон растительного континуума.

В третьих, изменение ЭФД по ландшафтному градиенту подчиняется определенному стереотипу, который, как было показано, проявлялся в разных вариантах. Эти варианты можно было бы объединить, если построить ландшафтный градиент, пересекающий весь ареал вида от границы самых неблагоприятных климатических условий до границы самых благоприятных. Тогда можно было бы видеть следующее: в начале, т. е. в самых неблагоприятных ландшафтах, вид появляется в наиболее благоприятных экотопах и в большей степени проявляет свойства стенотопности. Далее по ландшафтному градиенту по мере улучшения фоновых климатических условий ЭФД вида расширяется за счет менее благоприятных экотопов, и вид становится более эвритопным. Затем идет вытесение его из области наиболее благоприятных экотопов и перемещение в область менее благоприятных. Наконец, в конце градиента, соответствующего наиболее благоприятным ландшафтам, ЭФД вида снова сужается и при этом ограничивается уже самыми неблагоприятными экотопами, то есть вид снова становится более стенотопным. Стереотип таких изменений ЭФД видов по ландшафтному градиенту составляет третий закон растительного континуума. Следствием данного положения является то, что свойства стенотопности и эвритопности видов, а также их экология могут значительно меняться в зависимости от климатических условий ландшафтов.

Таким образом, уникальность растительного континуума в ландшафте, обусловленность его климатическим фоном и стереотипность изменений ЭФД видов по ландшафтному градиенту составляют три экологических закона, определяющих распределение видов и, соответственно, структуру сообществ. Сформулированные положения позволяют под новым углом зрения рассматривать ряд теоретических вопросов фитоценологии, например, типы стратегии и специализацию видов, фундаментальные и реализованные экологические ниши, непрерывность и дискретность фитоценозов и т. д. (Житлухина, 1995).

Ландшафтные градиенты в пределах ареала распространения вида можно проводить по самым различным направлениям. Тем не менее, тенденция изменений ЭФД будет сохраняться, т. е. по мере улучшения фоновых климатических условий ландшафтов — сдвигаться в области растительного континуума, характеризующиеся менее благоприятными условиями. Конкретный же характер этих изменений, по-видимому, связан со спецификой вида и требует дальнейшего изучения.

Список литературы

Дьяконов А. М. 1987. Особенности климата горного обрамления котловин юга Восточной Сибири (на примере Кодаро-Удоканского района) и климатические аспекты развития экзогенных процессов // Гляциологические исследования в Сибири. Иркутск. С. 80–103. — *Житлухина Т. И.* 1995. Законы растительного континуума. М. 204 с. — *Караваева Н. А.* 1975. Почвенный покров Кондо-Сосьвинского Приобья // Сосьвинское Приобье. Иркутск. С. 215–277. — *Караушева А. И.* 1974. Микроклимат Чарской котловины // Сибирский географический сборник. № 8. С. 145–225. — *Кузьмин В. А.* 1976. Почвы котловин байкальского типа. Иркутск. 143 с. — *Мезенцев В. С., Карнацевич И. В.* 1968. Гидролого-климатическая характристика Западно-Сибирской равнины // Тепловой и водный режим районов Сибири. М.; Л. С. 115–123. — *Методические* указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке (Учеб. пособие). 1985. Уфа. 32 с. — *Михеев В. С., Дибцев Е. Н.* 1975. Ландшафты Сосьвинского Приобья // Сосьвинское Приобье. Иркутск. С. 353–404. — *Некрасов К. А.* 1966. Криолитозона восточной части Южно-Муйского хребта // Геокриологические условия Забайкальского Севера. М. С. 200–213. — *Некрасов И. А., Заболотник С. И., Климовский И. В., Шасткевич Ю. Г.* 1967. Многолетнемерзлые породы Станового нагорья и Витимского плоскогорья. М. 168 с. — *Природные* условия освоения севера Читинской области. 1962. М. 128 с. — *Солнцев Н. А.* 1949. О морфологии природного географического ландшафта // Вопросы географии. М. Сб. 16. С. 61–86. — *Сочава В. Б.* 1978. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск. 318 с. — *Справочник* по климату СССР. 1965. Л. Ч. II. Вып. 17. 276 с.; 1968. Ч. II. Вып. 23. 318 с.; Ч. IV. Вып. 17. 259 с.; Ч. IV. Вып. 23. 328 с. — *Хромов С. П.* 1968. Метеорология и климатология. Л. 491 с. — *Braun-Blanquet J.* 1964. Pflanzensociologie. Grundzuge des Vegetationkunde. Wien; New York. 865 S.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МЕСТООБИТАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

Л. А. Жукова[1], Ю. А. Дорогова[1], Н. В. Турмухаметова[1], М. Н. Гаврилова[1], Т. А. Полянская[2], Е. В. Акшенцев[1]

[1] Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1. E-mail: pinus9@rambler.ru

[2] Федеральное государственное учреждение Национальный парк «Марий Чодра»
425090, Республика Марий Эл, Звениговский р-н, пос. Красногорский, ул. Центральная, 73. E-mail: zamnayki@mail.ru

Ключевые слова: *экологические шкалы, экологическая валентность, экологическое разнообразие.*

В современной фитоценологии все более актуальной становится проблема экологической характеристики условий существования различных растительных сообществ, образованных многочисленными ценопопуляциями (ЦП) или фрагментами популяций растений.

Наличие ЦП того или иного вида является доказательством возможности их существования в условиях конкретного взаимодействия факторов данного экотопа, уровня солнечной радиации, антропогенного

пресса. Тесная взаимосвязь ЦП растений с условиями существования позволяет по особенностям среды судить о потребностях растений и их экологических позициях по шкалам конкретных факторов. Еще более четко экотопы характеризуют фитоценозы в целом, если рассматривать их как совокупность ЦП входящих в них видов растений, которые можно использовать как индикаторы экологических условий.

Эта идея, выдвинутая в начале XX века Л. Г. Раменским, нашла свое воплощение в создании первых диапазонных 5-факторных экологических шкал, появившихся в 1950-е гг. в России (Экологическая…, 1956) и несколько позднее за рубежом — 5-балловые шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1974) и Э. Ландольта (Landolt, 1977). В 1983 г. опубликованы 10-факторные шкалы Д. Н. Цыганова, впоследствии — серия региональных шкал, учитывающих разное число факторов.

Наибольшую трудность в оценке экологических свойств популяций разных видов представляют отсутствие теории синергизма экологических факторов и различные толкования используемых терминов. Прежде всего, термин «экологическая валентность» в экологии определен очень нечетко.

В отличие от ряда авторов (Гребенщиков, 1965; Степановских, 2001), мы рассматриваем потенциальную экологическую валентность (PEV) вида как меру приспособленности популяций конкретного вида к изменению только одного экологического фактора. Тогда экологическую позицию вида можно оценивать диапазоном значений этого фактора, в пределах которого могут существовать популяции изучаемого вида. Для градации шкалы каждого фактора Д. Н. Цыганов (1983) использовал не его конкретные значения, а предложенные им баллы. Тогда экологическую валентность можно рассчитывать как отношение числа баллов (ступеней) конкретной шкалы, занятой видом, к общей протяженности шкалы данного фактора в баллах. Таким образом, мы получаем потенциальное значение экологической валентности вида, равное доле диапазона баллов конкретного вида от всей шкалы фактора: $PEV = (A_{max} – A_{min} + 1) / n$, где A_{max} и A_{min} — максимальные и минимальные значения баллов шкалы, занятых отдельным видом; n — общее число баллов в шкале; 1 — добавляется как 1-е деление шкалы, с которого по данному фактору начинается диапазон вида (Жукова, 2004а, б).

При проведении исследований конкретной ценопопуляции или сообщества реализованную экологическую валентность (REV) также можно представить в виде следующей формулы, показывающей долю использования шкалы конкретного фактора этими популяциями: $REV = (A_{max} – A_{min} + 0.1) / n$.

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ценопопуляциями по каждому фактору оценивается при помощи коэффициента экологической эффективности (К. ec.eff.), который рассчитывается как отношение реализованной валентности к потенциальной валентности (Жукова и др., 2007).

Соотнесение суммы потенциальных экологических валентностей конкретного вида по n-ному числу факторов к числу рассматриваемых шкал, учитывая, что вклад каждой шкалы равен единице, дает индекс толерантности (I_t). Индекс толерантности показывает меру стено-эврибионтности каждого вида (Жукова, 2004а, б, 2005).

В основе определения фракции валентности каждого вида лежит экспертная оценка, согласно которой стеновалентными считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, эвривалентными — более 2/3 шкалы, остальные виды — мезовалентными (Жукова, 2004а, б). Последние могут быть разделены на гемистено-, мезо- и гемиэвривалентные фракции. Популяции стеновалентных видов характеризуются низкой потенциальной экологической валентностью и могут выдерживать лишь ограниченные изменения определенного экологического фактора, а популяции эвривалентных видов — с высокой PEV — способны занимать различные местообитания с чрезвычайно изменчивыми условиями. Распределение видов по группам толерантности имеет тот же принцип, что и для отнесения видов к той или иной фракции экологической валентности. Можно выделить следующие фракции валентности и группы толерантности видов: стеновалентная (СВ) и стенобионтная (СБ) — показатель валентности или индекс толерантности не превышает 0.33; гемистеновалентная (ГСВ) и гемистенобионтная (ГСБ) — от 0.34 до 0.45; мезовалентная (МВ) и мезобионтная (МБ) — от 0.46 до 0.56; гемиэвривалентная (ГЭВ) и гемиэврибионтная (ГЭБ) — от 0.57 до 0.66; эвривалентная (ЭВ) или эврибионтная (ЭБ) — от 0.67 и более. Чем больше I_t, тем теоретически выше возможность использования экологически разнообразных местообитаний популяциями конкретного вида.

Мы исследовали эколого-ценотические группы (ЭЦГ) растений, выделенные О. В. Смирновой и Л. Б. Заугольновой (Оценка…, 2000; Сохранение…, 2002), включающие 411 видов; отдельно более детально рассматривали представителей бореальной ЭЦГ. Нами проанализированы экологические особенности ЦП видов в разных частях их ареала. Для этого были выбраны 13 видов древесной синузии в фитоценозах Московской области и Республики Марий Эл (РМЭ), 2 вида кустарников — дрок красильный (*Genista tinctoria* L.) и ракитник русский (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova), обитающих в сообществах разных районов РМЭ (5 точек ареала), 15 видов травянистых поликарпиков пойменный лугов Северной Двины, Оки и Малой Кокшаги, а также ЦП одного кустарничка — черники (*Vaccinium myrtillus* L.) в 7 точках ареала и 3 видов лесных трав — в 7 точках ареала золотарника обыкновенного (*Solidago virgaurea* L.), в 2 точках ареала одноцветки крупноцветковой (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray), купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) в горных фитоценозах южного Урала и РМЭ.

Для получения экологических параметров местообитаний ЦП модельных видов флористические списки сосудистых растений соответствующих геоботанических описаний обработаны с использованием компьютерной программы EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006; Компьютерная…, 2008).

Расчеты экологической валентности и индексов толерантности видов для 8 ЭЦГ хвойно-широколиственных и широколиственных лесов Европейской России выявили интересную закономерность (Жукова, 2004б). Все доминирующие и содоминирующие виды по величине I_t являются эври-, гемиэври- или мезобионтными с редкими проявлениями стеновалентности по отдельным факторам. Это позволяет предположить, что основными ценозообразователями и доминантами как древесного, так и травяно-кустарничкового яруса могут быть только ЦП видов, проявляющих высокую толерантность к большинству рассмотренных экологических факторов. Стеновалентные позиции у них отсутствуют или встречаются по одному-двум факторам как редкое исключение. Мезо- и гемиэврибионты, составляя большинство в рассмотренных ЭЦГ, объединяют признаки стено- и эвривалентности, причем сочетания их экологических позиций, а, следовательно, и значения экологических валентностей, могут быть различными. Роль ЦП этих видов — заполнение свободных ниш в фитоценозах, способность мирно сосуществовать с ЦП других видов. Это позволяет подтвердить, что экологическая толерантность является значительным преимуществом в межвидовой конкуренции, способствует активному расширению ареала вида, определяет устойчивость при антропогенных и экологических стрессах. С другой стороны, многие стенобионтные и гемистенобионтные виды, приспособленные к существованию в узких диапазонах по ряду экологических факторов, как правило, выступают в роли ассектаторов, становятся редкими и исчезающими видами, так как сочетание необходимых узких диапазонов многих факторов встречается значительно реже и менее устойчиво.

Анализ экологических особенностей видов бореальной группы лесного пояса европейской части России позволил установить преобладание стеновалентных видов по шкалам термоклиматической, омброклиматической, увлажнения почв, солевого режима почв, переменности увлажнения; доминирование мезовалентных растений — по шкалам кислотности почв; господство фракций эвривалентных растений — по шкалам континентальности климата, криоклиматической, богатства почв азотом, освещенности-затенения. Следовательно, представители бореальной ЭЦГ, которые являются доминантами лесных фитоценозов и проявляют высокую толерантность к большинству рассмотренных факторов, относятся к эврибионтам или гемиэврибионтам, реже — мезобионтам, а стеновалентные позиции у них встречаются по одному-двум факторам. Мезобионтные виды, составляющие большинство в рассмотренной эколого-ценотической группе, объединяют признаки стено-, гемистено-, гемиэври- и эврибионтности при различных сочетаниях экологических позиций; эти виды заполняют свободные места в фитоценозах. Принадлежность к различным жизненным формам, как и систематическое положение бореальных видов, не определяет степени их экологических адаптаций. Поэтому выявление экологических позиций по каждой шкале позволит установить для любого вида факторы, ограничивающие его распространение (Экологические..., 2010).

Для подзоны хвойно-широколиственных лесов на примере двух географических районов исследовано экологическое разнообразие 13 видов древесных растений; построены лепестковые диаграммы (рис.) с использованием показателей потенциальных и реализованных экологических валентностей (Дорогова, Жукова, 2009; Экологические…, 2010).

Для некоторых видов растений уточнены потенциальные экологические позиции по шкалам Д. Н. Цыганова. Выявлена следующая закономерность распространения модельных видов древесной синузии по растительным зонам на территории России: чем выше климатический индекс толерантности, тем шире экологические амплитуды видов по отношению к режимам тепла, влажности воздуха, суровости зим, и тем большее число зон охватывают их ареалы, что обуславливает возможность использования рассматриваемых показателей для характеристики экологического разнообразия (Экологические…, 2010).

ЦП 34 изученных модельных видов различных биоморф занимают в разных частях ареала достаточно узкие и сходные диапазоны по климатическим и почвенным факторам. Однако статистическая обработка материалов показала, что экологические характеристики местообитаний ЦП модельных видов в разных частях ареалов достоверно отличаются ($P<0.001$) друг от друга по большинству абиотических факторов даже при использовании узких диапазонов и тем более различаются комплексы анализируемых факторов (Экологические…., 2010). Использование метода главных компонент показало, что наибольший вес имеет первая главная компонента, она положительно скоррелирована со всеми или большинством рассмотренных

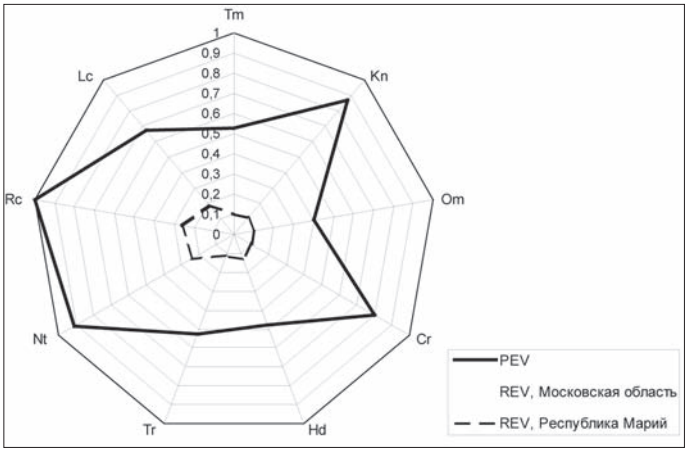


Рис. Потенциальная (PEV) и реализованные (REV) экологические валентности изученных ЦП *Populus tremula* на территории Московской области и РМЭ.

шкал (P<0.001). Следовательно, все факторы оказывают значимое влияние на ЦП изученных модельных видов, что может свидетельствовать о синергизме абиотических факторов среды.

Таким образом, обработка геоботанических описаний по спискам входящих в них ЦП видов растений, выступающих в роли фитометра, с помощью компьютерной программы EcoScaleWin (Грохлина Ханина, 2006) позволяет определить экологическое разнообразие местообитаний ЦП и сообществ, выявить факторы, лимитирующие распространение ЦП видов, играющих разную роль в фитоценозах, наметить меры по их сохранению и реинтродукции. Созданные в различных научных учреждениях и университетах банки геоботанических описаний при использовании компьютерных программ могут способствовать оценке экологического разнообразия видов растений и выявить территории с оптимальным сочетанием экологических факторов для редких и исчезающих видов.

Список литературы

Гребенщиков О. С. 1965. Геоботанический словарь. М. 226 с. — *Грохлина Т. И., Ханина Л. Г.* 2006. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всерос. науч. конф. / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола. С. 87–89. — *Дорогова Ю. А., Жукова Л. А.* 2009. Экологическая характеристика ценопопуляций липы сердцевидной в подзоне хвойно-широколиственных лесов // Вестник Казанского гос. аграр. ун-та. № 2 (12). С. 155–160. — *Жукова Л. А.* 2004а. Методология и методика определения экологической валентности, стеноэврибионтности видов растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар. Ч. 1. С. 75–76. — *Жукова Л. А.* 2004б. Оценка экологической валентности основных эколого-ценотических групп: подходы и методы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М. С. 256–259. — *Жукова Л. А.* 2005. Экологическое разнообразие ценопопуляций модельных видов растений в Национальном парке «Марий Чодра» // Биоразнообразие растений в экосистемах Национального парка «Марий Чодра». Йошкар-Ола. Ч. 2. С. 19–32. — *Жукова Л. А., Турмухаметова Н. В., Акшенцев Е. В.* 2007. Экологическая характеристика некоторых видов растений // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола. Т. 5. С. 318–331. — *Компьютерная* обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWine. 2008 / Е. В. Зубкова, Л. Г. Ханина, Т. И. Грохлина, Ю. А. Дорогова. Йошкар-Ола. 96 с. — *Оценка* и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. 2000 / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина и др. М. 196 с. — *Сохранение* и восстановление биоразнообразия. 2002 / В. Е. Флинт, О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова и др. М. 286 с. — *Степановских А. С.* 2001. Общая экология: Учебник для вузов. М. 510 с. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 198 с. — *Экологическая* оценка кормовых угодий по растительному покрову. 1956 / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипов. М. 472 с. — *Экологические* шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. 2010 / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова, М. Н. Гаврилова, Т. А. Полянская; Под общ. ред. проф. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола. 368 с. — *Ellenberg H.* 1974. Ziegerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropeas // Scripta geobotanica. Gottingen. Vol. 9. 197 p. — *Landolt E.* 1977. Okologische Zeigerwerts zur Sweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. H. 64. S. 1–208.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КАРСТОВЫХ БОЛОТ ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Д. В. Зацаринная[1], А. В. Гудкова[2]

[1] Тульский областной историко-архитектурный и литературный музей
300000, Тула, ул. Советская, 68. E-mail: dvisloguzova@gmail.com

[2] Тульский Государственный Педагогический Университет им. Л. Н. Толстого
300000, Тула, Проспект Ленина, 125

Ключевые слова: *карстово-суффозионные болота, растительные сообщества, уровень болотных вод.*

В настоящее время на территории Тульской обл. известны и в различной степени обследованы 15 комплексов карстово-суффозионных болот (Abich, 1854; Крубер, 1900; Рождественский, 1912; Чикишев, 1979; Волкова и др., 2003, 2008; Волкова, 2004; Волкова, Бурдыкина, 2007; Волкова, Моисеева, 2007; Волкова, Вислогузова, 2008). Несмотря на незначительную площадь, занимаемую болотами этого типа, растительный покров их достаточно разнообразен. Представлены лесные, травяные, травяно-сфагновые и сфагновые растительные сообщества. Такая неоднородность растительного покрова объясняется различиями в экологических условиях. Одними из наиболее важных факторов, влияющих на состав и структуру растительного покрова, являются гидрологические особенности изучаемых объектов. Для выявления этих особенностей нами были организованы наблюдения за уровнем болотных вод (УБВ), pH в различных растительных сообществах. В данной статье мы рассматриваем 11 модельных фитоценозов. Из них 4 фитоценоза находятся в пределах комплекса карстовых болот у пос. Озерный и 7 — в пределах комплексов Кочаки — Ясная Поляна. (Волкова, 2004; Волкова, Бурдыкина, 2007).

Для измерения уровня болотных вод (УБВ) в торфяную залежь по обычной методике (Вомперский и др., 1988; Рождественский, 1912) были установлены трубки PVC диаметром 5.5 см длиной 60 см, пер-

форированные по всей длине через каждые 5 см. Нижние отверстия трубок были закрыты деревянными пробками, а сверху — устья скважин прикрывались пластиковыми крышками. Верхние части трубок были занивелированы относительно репера, расположенного на минеральном берегу. За нулевую отметку была принята поверхность болота. При наличии мохового яруса за поверхность болота принимали поверхность сомкнутых головок сфагновых мхов. В остальных случаях под поверхностью болота понимали уплотненную поверхность, образованную переплетением корневищ растений и торфом.

Измерения УБВ в растительных сообществах на территории комплекса болот у пос. Озерный проводили в течение 3 вегетационных сезонов (май–октябрь с 2006 по 2008 г), а фитоценозов в пределах комплекса Кочаки — Ясная Поляна в течение 2 сезонов (май–октябрь с 2009 по 2010 г). Частота наблюдений составила один раз в 3 дня. В периоды весеннего снеготаяния и летне-осенних дождей измерения проводились чаще (Вислогузова, 2007, 2008; Вислогузова и др., 2008). В данной работе представлены данные по 2-м показателям — среднее значение УБВ и амплитуда колебания УБВ за период наблюдений.

Болота, на которых проводились исследования, располагаются в пределах полосы распространения широколиственных лесов (Тульские Засеки). Эта территория залегает вдоль тектонически активных зон, где наиболее интенсивно протекает процесс образования, а затем — и заболачивания карстовых форм рельефа. Такие болота имеют небольшие размеры (около 1 га), залегают одиночно или собраны в группы. Некоторые болота контактируют посредством ручьев, представляющие собой временные водотоки, состояние которых зависит от количества выпавших осадков. Кроме того, болота могут быть связаны подземным стоком, поскольку уровень залегания грунтовых вод расположен сравнительно неглубоко: средний показатель УГВ за 1988–2008 гг. на данной территории составляет 1.5 м.

Как показало строение торфяных отложений, образование исследуемых болот происходило как по «суходольному» типу, так и через «сплавинное» зарастание (Волкова, Моисеева, 2007. Мощность торфяной залежи в сплавинных болотах варьирует от 40 см до 2–2.5 м. Глубина этих заболоченных депрессий — 3–10 м. В болотах с целостной залежью мощность торфяных отложений составляет более 4 м (Волкова, 2004; Волкова, Бурдыкина, 2007).

Различный характер заболачивания коррелирует с характером растительности: на сплавинных болотах встречаются мезотрофные и мезо-олиготрофные сообщества, в то время как для болот «суходольного» генезиса характерны только эвтрофные ценозы. Для изучения различий в экологических условиях были выбраны наиболее типичные сообщества:

1) кочедыжниково-недотроговое (***Athyrium filix-femina + Impatiens noli-tangere***).

2) березово-камышовое (***Betula pubescens–Scirpus sylvaticus***).

3) березово-вахтово-гипновое (***Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Plagiomnium medium + Calliergon cordifolium***).

4) березово-вахтово-сфагновое (***Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Sphagnum riparium***).

5) кустарничково-тростниково-сфагновое (***Chamaedaphne calyculata + Oxycoccus palustris–Phragmites australis-Sphagnum magellanicum + S. agustifolium***) с березой (***Betula pubescens***).

6) очеретниково-осоково-сфагновое ***(Rhynchospora alba + Carex rostrata–Sphagnum angustifolium).***

7) кустарничково-сфагновое (***Chamaedaphne calyculata + Oxycoccus palustris-Sphagnum magellanicum + S. angustifolium).***

8) березово-пушициево-сфагновое ***(Betula pubescens-Eriophorum vaginatum-Sphagnum agustifolium + S. balticum).***

9) березово-сфагновое ***(Betula pubescens–Sphagnum centrale + S. wulfianum).***

10) черноольхово-папоротниковое ***(Alnus glutinosa–Athyrium filix-femina + Dryopteris carthusiana).***

11) разнотравно-сфагновое ***(Athyrium filix-femina + Calla palustris–Sphagnum squarrosum).***

Представленные 1–4 сообщества относятся к комплексу у пос. Озерный, остальные — к комплексам Кочаки–Ясная Поляна. Необходимо отметить, что сообщества с 1–8 сформированы на сплавине, а 9–11 — на сплошной торфяной залежи.

Рассмотрим зависимость структуры растительного покрова болот от гидрологических особенностей объектов. Сводные данные по модельным сообществам приведены в таблице.

Таблица

Некоторые гидрологические и гидрохимические характеристики модельных растительных сообществ карстовых болот Тульской области

Сообщество	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
УБВср (см)	–1.2	–3	–4.5	–8.7	–43	–20	–18.8	–14.9	–28.7	–16.9	–14.2
Амплитуда УБВ (см)	3	12.6	6.4	7.2	3	10.5	6.5	24	38.5	58	28
pH	5.8	5.4	5.2	5.1	5.7	5.2	4.9	4.7	–	–	5.7

Примечание. Названия сообществ представлены в тексте.

Анализ гидрологических данных показал, что сплавинные сообщества и сообщества, сформированные на сплошной торфяной залежи, отличаются. Первые характеризуются тем, что колебания УБВ в течение вегетационного сезона сравнительно невелики (не превышает 25 см). У второй группы амплитуды коле-

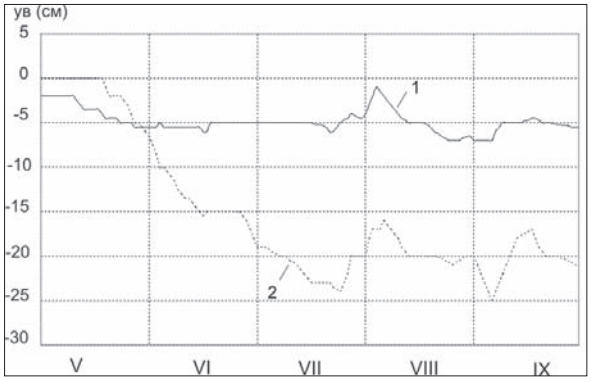


Рис. Изменения уровней болотных и озерных вод на одном из болот комплекса у пос. Озерный (Вислогузова, 2008).

1 — уровень воды в сплавине, 2 — уровень воды в карстовой воронке. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат уровень воды (см).

баний УБВ составляют более 25 см. Это может свидетельствовать о том, у исследуемых болот со сплошной залежью ведущую роль в питании занимают богатые минеральными веществами делювиальные воды, «поток» которых изменяется в течение вегетационного сезона. Сплавинные болота имеют более стабильное питание (рис.), что связано с запасом воды под сплавиной, и обуславливает ее активный вертикальный рост и переход корнеобитаемого горизонта к атмосферному питанию. Из рисунка видно, что характер водного режима в сплавине более устойчив по сравнению с карстовой воронкой, в которой образована эта сплавина. Таким образом, даже в засушливые периоды, когда уровни воды в депрессии, где сформирована сплавина, опускаются на значительные отметки, уровень воды в сплавине изменяется несущественно.

Следует отметить, что сообщества, сформированные на сплавине также неодинаковы. Среди них можно выделить кочедыжниковое (1), березово-камышовое (2), березово-вахтово-гипновое (3), березово-вахтово-сфагновое (4) сообщества, характеризующиеся высокими отметками УБВ, которые не опускаются ниже (–10 см). Кустарничково-тростниково-сфагновый (5), очеретниково-осоково-сфагновый (6), кустарничково-сфагновый (7), березово-пушициево-сфагновый (8) фитоценозы отличаются более низким стоянием УБВ (от –14.9 до –43 см). Средние показатели УБВ в березово-сфагновом (9), черноольхово-папоротниковом (10), разнотравно-сфагновом (11) сообществах отличаются низкими значениями (от 14.2 до –28.7 см).

Начатые наблюдения за УБВ в растительных сообществах карстовых болот позволили выявить интересные закономерности динамики уровней воды. Полученные данные свидетельствуют о более устойчивом характере водного режима сплавин по сравнению со сплошной торфяной залежью исследуемых объектов. Из этого можно сделать вывод, что питание сплавинных болот происходит, в основном, за счет атмосферных и «профильтрованных» через залежь делювиальных вод, а в карстовых болотах со сплошной залежью главная роль в питании принадлежит богатым в минеральном отношении делювиальным водам.

Список литературы

Вислогузова Д. В. 2007. О сезонной динамике болотных вод в карстовых болотах у пос. Озерный, Тульская область // Природа Тульской области. Вып. 1. Тула. С. 3–9. — *Вислогузова Д. В.* 2008. Эколого-гидрологические наблюдения на карстовых болотах Тульской области (на примере системы болот у пос. Озерный) // Исследования природы Тульской области и сопредельных территорий. Вып. 1. Тула. С. 130–133. — *Вислогузова Д. В., Волкова Е. М., Сирин А. А.* 2008. Растительность и мониторинг экологических условий сплавинных карстовых болот в Тульской области // Мониторинг и оценка состояния растительного мира. Матер. междунар. науч. конф. Минск. С. 242–244. — *Волкова Е. М.* 2004. Болота музея-заповедника «Ясная Поляна»: генезис и современное состояние // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. С. 80–91 — *Волкова Е. М., Бурдыкина Е. С.* 2007. Возникновение, развитие и современное состояние карстовых болот у д. Кочаки (Щекинский район, Тульская область) // Природа Тульской области. Вып. 1. Тула. С. 88–105. — *Волкова Е. М., Бурова О. В., Вислогузова Д. В.* 2003. Принципы районирования болот Тульской области // Естественные и технические науки. № 4. С. 34–38. — *Волкова Е. М., Вислогузова Д. В.* 2008. Изменение состояние карстовых провалов и болот у пос. Озерный (Ленинский район, Тульская область) за последние 100 лет // Исследования природы Тульской области и сопредельных территорий. Вып. 1. Тула. С. 134–148. — *Волкова Е. М., Вислогузова Д. В., Барбашов Е. Р.* 2008. О разнообразии болот Белевского района Тульской области // Исследования природы Тульской области и сопредельных территорий. Вып. 1. Тула. С. 149–162. — *Волкова Е. М., Моисеева Е. В*. 2007. О развитии сплавинных карстовых болот у пос. Озерный (Ленинский район, Тульская область) // Природа Тульской области. Вып. 1. Тула. С. 106–115. — *Вомперский С. Э., Сирин А. А., Глухов А. И.* 1988. Формирование и режим стока при гидролесомелиорации. М. 168 с. — *Крубер А. А.* 1990. О карстовых явлениях в России // Землеведение. Кн. 4. Москва. С. 21–34. — *Наставление* гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 8: Гидрометеорологические наблюдения на болотах. Изд. 3-е. Л. 360 с. — *Рождественский Н. В.* 1912. Фалдинские и Тихвинские провалы // Изв. Тульского общества любителей естествознания. Вып. 1. Тула. С. 51–62. — *Чикишев А. Г.* 1979. Проблемы изучения карста Русской равнины. М. 304 с. — *Abich H.* 1854. Uber einen in der Nahe von Toula Stattgefundenen Erdfall // Melanges physiques et chimiques de I'Academie des Sciences" de S.-P. T. II. P. 252–279.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ РАСТЕНИЙ СИБИРИ: МЕТОДИКА КОРРЕКЦИИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СИСТЕМЫ IBIS

А. А. Зверев, А. Ю. Королюк

Томский государственный университет
634050, Томск, пр. Ленина, 36. E-mail: ibiss@rambler.ru

Ключевые слова: *экологические шкалы, фитоиндикация, факторы среды, система IBIS.*

Вопрос о применимости экологических шкал растений для индикации абиотических условий местообитаний в регионах, удаленных от тех, для которых шкалы изначально разрабатывались их авторами, остается дискуссионным (Ниценко, 1957; Самойлов, 1973; Zonneveld, 1983; Дидух, Плюта, 1993; Thompson et al., 1993; Королюк, 2007; Shirokikh, Martynenko, 2009; и др.). Экологические свойства видов не остаются стабильными в пределах их ареала (Работнов, 1958; Diekmann, Lawesson, 1990; Селедец, Пробатова, 2007). Географический сдвиг относительно региона, для которого создавались шкалы, может выражаться в изменении экологических предпочтений растений. Приводя результаты успешного «экстерриториального» применения экологических шкал, многие авторы отмечают необходимость их региональной адаптации. На это есть указания и в работах самих разработчиков фитоиндикационных шкал (Цаценкин, 1967; Цыганов, 1983; Ellenberg et al., 1991).

Работа по совершенствованию шкал может быть организована в двух основных направлениях: (1) коррекция существующих индикаторных статусов видов на основе региональных геоботанических данных и (2) пополнение шкал новыми субъектами индикации — расширение таксономического списка. В случае успешной адаптации существующих экологических шкал в ином пространственном масштабе речь может идти о создании новых региональных индикационных шкал.

Используемый некоторыми европейскими исследователями (Ter Braak, Barendregt, 1986; Diekmann, 1995; Lawesson, 2003; Wamelink et al., 2005; и др.) метод калибровки шкал по факторам среды, условно допускающим прямое измерение (например, кислотность почвенного раствора, освещенность местообитаний), имеет ряд явных ограничений методического характера, а также является исключительно трудоемким при анализе обширных территорий. В случае прямой калибровки шкал мы также лишены возможности использовать фондовые геоботанические описания, для которых отсутствуют данные измерений физических параметров местообитаний.

При калькуляции новых фитоиндикационных статусов используются методы, основными из которых являются взвешенное усреднение и регрессионные методы (Ter Braak, Looman, 1986; и др.) Для оценки качества массива новых фитоиндикационных статусов можно использовать корреляционный анализ, ординационные методы (анализ соответствий, каноническую ординацию) и другие статистические техники (Ter Braak, Gremmen, 1987).

Примером успешного регионального исследования следует считать работу, выполненную М. Хиллом с соавт. для 1791 вида сосудистых растений Великобритании и Ирландии (Hill et al., 1999, 2000). Взяв за основу хорошо известные и востребованные точечные шкалы Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1991), а также обширный фондовый материал, авторы предложили новые расчетные оптимумы для видов Британской флоры по 5 экологическим факторам. Для некоторых таксонов отклонения от оригинальных значений по отдельным факторам достигали трех и даже более ступеней, при том что дробность шкал Элленберга не велика (максимальное число градаций — 12 в шкале увлажнения). Авторы особо отметили, что при определении статусов некоторых видов наряду с объективными вычислительными технологиями использовали и субъективные критерии. Аналогичные работы по коррекции существующих и разработке региональных шкал выполнялись и отечественными исследователями (Селедец, 2000; Комарова, Прохоренко, 2001; Королюк и др., 2005; Королюк, 2006).

Предлагаемая нами технология коррекции экологических шкал основана на применении интегрированной ботанической информационной системы IBIS (Зверев, 2007). Программа предназначена для создания больших фитоценотических и флористических баз данных с возможностью проведения различных видов анализа полевых ботанических данных. В версии 6.1 она была дополнена модулем работы с градиентными шкалами (частным случаем которых являются фитоиндикационные шкалы). Кроме реализации различных вариантов экологического счета и работы с точечными, амплитудно-точечными и амплитудными фитоиндикационными шкалами (Зверев, 2009), модуль позволяет рассчитать новые фитоиндикационные статусы для заданного списка таксонов по массиву описаний-доноров. Важнейшее условие успешной коррекции шкал — таксономическая корректность выборки описаний и ее репрезентативность. При этом данные должны возможно полнее охватывать градиенты выбранных экологических факторов, причем наибольшей чувствительностью к изменению экологических параметров отличаются ценопопуляции в периферической части их экологического ареала (Селедец, Пробатова, 2007).

Для каждого описания-донора по всем таксонам, зарегистрированным в описании и имеющим значения в оригинальной шкале, рассчитывается и сохраняется в базе данных синэкологический статус (фитоиндикационный статус описания растительности) по следующей формуле (Зверев, Бабешина, 2009):

$$SS = \frac{\sum_{j=1}^{M} AS_j * A_j * U_j}{\sum_{j=1}^{M} A_j * U_j},$$

где SS — синэкологический статус; M — число видов в описании, имеющих статусы по выбранному фактору; AS_j — оптимум j-го вида (медиана амплитуды для наибольшего показателя обилия вида в диапазонных шкалах); A_j — индекс толерантности j-го вида (обратная доля градиента, занимаемая его амплитудой); U_j — проективное покрытие j-го вида в процентах.

Включение в формулу индексов экологической толерантности (Зверев, 1990; см. также Селедец, 2000; Экологические шкалы…, 2010: 30–35) позволяет учесть различную индикаторную значимость видов. Индексы толерантности всех видов в случае использования оптимумных (точечных) шкал будут равны, и их учет при расчете синэкологического статуса теряет смысл.

Следующим шагом является выбраковка некачественных данных — маловидовых описаний и описаний с низким значением экологического консенсуса по соответствующим факторам (Зверев, 1995). После этого для каждого таксона составляется выборка статусов описаний-доноров с его участием и вычисляется аутоэкологический оптимум по формуле (Зверев, 2010):

$$AS = \frac{\sum_{i=1}^{N} SS_i * C_i * M_i * K_i^2 * W_i}{\sum_{i=1}^{N} C_i * M_i * K_i^2 * W_i},$$

где AS — расчетный аутэкологический статус таксона; N — количество описаний-доноров; SS_i — синэкологический статус i-го описания; C_i — коэффициент консенсуса i-го описания; M_i — число зарегистрированных таксонов в i-м описании, K_i — коэффициент участия (доля таксонов с оригинальными статусами) в i-м описании; W_i — относительный вес i-го описания, вычисляемый на основании редкости диапазона, в который попадает синэкологический статус, относительно распределения для полного массива описаний.

Непосредственно перед выполнением расчета выборка описаний-доноров подвергается редукции в соответствии с критериями, задаваемыми исследователем: так можно исключить описания с подпороговым общим числом таксонов и описания, в которых слишком мала доля таксонов, имеющих оригинальные статусы по корректируемой экологической шкале.

Алгоритм, реализованный в программе, позволяет изменять в широких пределах значение возведения в степень каждого параметра, используемого в формуле (по умолчанию степень равна единице для всех, кроме доли определенных таксонов, которая возводится в квадрат), делая таким образом акцент на значимости того или иного из них. Учет различной представленности разных диапазонов градиента фактора (параметр W) дает возможность до некоторой степени нивелировать неравномерность выборки описаний-доноров и повысить репрезентативность данных.

Дополнительно можно задавать границы классов обилия или проективного покрытия таксонов в описании — для таких классов будут созданы независимые выборки описаний по каждому таксону и проведены соответствующие расчеты. Это позволяет строить асимметричные амплитудно-оптимумные шкалы по нескольким градациям обилия в архитектуре, предложенной Л. Г. Раменским (1956).

В качестве иллюстрации работы алгоритма можно привести пример расчета нового статуса по фактору увлажнения на основе шкал И. А. Цаценкина с соавт. (Методические указания…, 1978) для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Было использовано две выборки геоботанических описаний с территории Сибири: объемы выборок 1240 и 1595 по двум классам участия сосны в описаниях — до 8% и более 8% покрытия соответственно; данная граница совпадает с переходом к массовому баллу обилия по шкале Л. Г. Раменского (“m”). Оригинальный оптимум *P. sylvestris* (середина амплитуды для массового обилия) составляет 68.0 в ступенях 120-балльной шкалы. Расчет простым усреднением всех синэкологических статусов (т. е. без учета всех дополнительных весовых параметров последней формулы) для массового обилия дает значение 66.9, тогда как учет всех параметров приводит к 69.8, т. е. разница достигает 3 ступеней. А для выборки с меньшим обилием эта разница возрастает до 4.2 ступени. Объясняется это малой представленностью в выборках описаний-доноров, представляющих краевые части градиента увлажнения, в нашем случае — заболоченные местообитания. Учет редкости описаний из “влажного” диапазона шкалы увлажнения позволил откорректировать расчетные статусы.

Изложенные подходы были успешно протестированы при оценке экологических условий местообитаний мхов рода *Sphagnum* на территории Западно-Сибирской равнины (Зверев, Бабешина, 2009; Бабешина, Зверев, 2010а, б). Однако первым полноценным опытом масштабного и всестороннего применения предложенной методики стала разработка региональных фитоиндикационных шкал для территории Республики Якутия (Троева и др., 2010). В качестве основы были использованы экологические шкалы И. А. Цаценкина с соавт. для таежной и тундровой зон Сибири (Методические указания…, 1978) по трем факторам: увлажнения и богатства-засоленности почв, а также пастбищной дигрессии. База данных, включающая

около 5000 геоботанических описаний, позволила рассчитать и охарактеризовать региональные фитоиндикационные оптимумы для 1390 таксонов местной флоры (77 видов лишайников, 89 мохообразных и 1224 сосудистых растений), а также провести комплексный экологический анализ флоры сосудистых растений Якутии.

Использование предлагаемых методик на обширном материале, представляющем растительность Сибири, позволит уточнить экологические оптимумы видов и определить пределы их толерантности. Разработка оптимумно-амплитудных шкал растений Сибири является приоритетной задачей, решение которой позволит в значительной степени расширить возможности экологического анализа растительного покрова.

Список литературы

Бабешина Л. Г., Зверев А. А. 2010а. Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины: фактор увлажнения // Вестник Том. гос. ун-та. № 331. С. 185–192. — *Бабешина Л. Г., Зверев А. А.* 2010б. Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины: фактор трофности // Вестник Том. гос. ун-та. № 338. С. 188–194. — *Дидух Я. П., Плюта П. Г.* 1993. Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкалы увлажнения почвы) // Экология. № 5. С. 32–40. — *Зверев А. А.* 1990. О создании региональных фитоиндикационных шкал // Материалы 44 студенч. науч. конф. Томск. С. 72. — *Зверев А. А.* 1995. Применение коэффициентов экологического согласия в численных методах исследования растительного покрова // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск. С. 233–235. — *Зверев А. А.* 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск. 304 с. — *Зверев А. А.* 2009. Фитоиндикационный анализ: компьютерный подход // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы VIII Междунар. науч.-практич. конф. Барнаул. С. 344–347. — *Зверев А. А.* 2010. Методика коррекции фитоиндикационных шкал с использованием системы IBIS // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии. Материалы Всерос. конф. Иркутск. СО РАН, С. 666–669. — *Зверев А. А., Бабешина Л. Г.* 2009. Оценка экологических условий местообитаний мхов рода *Sphagnum* Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: материалы и методические подходы // Вестник Том. гос. ун-та. № 325 С. 167–175. — *Комарова Т. А., Прохоренко Н. Б.* 2001. Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесов полуострова Муравьев-Амурский // Бот. журн. Т. 86. № 7. С. 101–114. — *Королюк А. Ю., Троева Е. И., Черосов М. М. и др.* 2005. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск. 108 с. — *Королюк А. Ю.* 2006. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Вып. 12 / Под. ред. А. Н. Куприянова. Барнаул; Кемерово. С. 3–28. — *Королюк А. Ю.* 2007. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. Петрозаводск. С. 176–197. — *Методические* указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. 1978. М. 302 с. — *Ниценко А. А.* (рец.). 1957. Л. Г. Раменский, И. И. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову // Бот. журн. Т. 42. № 7. С. 1110–1114. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. И., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с. — *Работнов Т. А.* 1958. К методике составление экологических шкал // Бот. журн. Т. 43. № 4. С. 518–527. — *Самойлов Ю. И.* 1973. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Бот. журн. Т. 58. № 5. С. 646–655. — *Селедец В. П.* 2000. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток 248 с. — *Селедец В. П., Пробатова Н. С.* 2007. Экологический ареал вида у растений. Владивосток 98 с. — *Троева Е. И., Зверев А. А., Королюк А. Ю., Черосов М. М.* 2010. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии // Флора Якутии: географические и экологические аспекты / Отв. ред. А. А. Егорова. Новосибирск. 188 с. — *Цаценкин И. А.* 1967. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе. 226 с. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 196 с. — *Экологические* шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений 2010. / Под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола. 368 с. — *Diekmann M.* 1995.Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the Boreo-nemoral zone in Sweden // Ecogeography. Vol. 18. P. 178–189. — *Diekmann M., Lawesson J. S.* Shifts in ecological behaviour of herbaceous forests along a transect from Northern Central to North Europe // Folia Geobotanica. 1999. Vol. 34. P. 127–141. — *Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al.* 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. Vol. 18. S. 1–248. — *Hill M. O., Mountford J. O., Roy D. B., Bunce R. G. H.* 1999. Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT Vol. 2 Technical Annex. Huntingdon, Inst. of Terrestrial Ecology, 46 p. — *Hill M. O., Roy D. B., Mountford J. O., Bunce R. G. H.* 2000. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // J. Applied Ecology. N. 37. P. 3–15 — *Landolt E.* 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich. Vol. 64. S. 1–208. — *Lawesson J. E.* 2003. pH optima for Danish forest species compared with Ellenberg reaction values // Folia Geobotanica. Vol. 38. P. 403–418. — *Shirokikh P. S., Martynenko V. B.* 2009. Comparison of different ecological scales with respect to efficiency in assessing ecological conditions in forests of the Southern Ural region // Russian Journ. of Ecology, Vol. 40. № 7. P. 457–465. — *Ter Braak C. J. F., Barendregt L. G.* 1986. Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration // Math. Biosci. Vol. 78. P. 57–72. — *Ter Braak C. J. F., Gremmen N. J. M.* 1987. Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenberg's indicator values for moisture // Vegetatio. Vol. 69. P. 79–87. — *Ter Braak C. J. F., Looman C. W. N.* 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model // Vegetatio. Vol. 65. P. 79–87. — *Thompson K., Hodgson J. G., Grime J. P. et al.* 1993. Ellenberg numbers revisited // Phytocoenologia. Vol. 23. P. 277–289. — *Wamelink G. W. W., Goedhart P. W., Van Dobben H. F., Berendse F.* 2005. Plant species as predictors of soil pH: replacing expert judgements with measurements // J. Veg. Sci. Vol. 16. P. 461–470. — *Zonneveld S.* 1983. Principles of bio-indication // Environmental Monitoting and Assessment. N 2. P. 207–217.

СРАВНЕНИЕ ВЛИЯНИЯ НА ТРАВОСТОЙ 3 ВИДОВ-ЭДИФИКАТОРОВ ЛУГОВОЙ СТЕПИ

Е. А. Злотникова, Д. М. Мирин

Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9. E-mail: czl@rambler.ru, mirin_denis@mail.ru

Ключевые слова: *виды-эдификаторы, взаимодействие между растениями.*

Состав и строение фитоценозов определяется системой взаимоотношений растений в конкретном диапазоне экологических условий. Основные взаимодействия в растительном сообществе связаны с преобразованием условий среды. Изучение взаимодействий между особями является одной из центральных проблем геоботаники и экологии. В то время как трансформация условий среды деревьями изучается давно, на средообразующие функции трав внимания обращается недостаточно. Между тем, в травяных сообществах с высокой мозаичностью изучение взаимодействий между растениями способно существенно облегчить понимание структуры таких фитоценозов. В травяных сообществах обычно нет ярко выраженных эдификаторов, поэтому изучение функциональной структуры таких типов фитоценозов методически сложно. В луговых степях над общим пологом травостоя выделяются крупные травянистые растения видов рода коровяк (*Verbascum*), хатьма тюрингская (*Lavatera thuringiaca*), зопник клубненосный (*Phlomis tuberose*),а также кустарники и полукустарники, например представители рода ракитник (*Chamaecytisus*).

Для проведения исследования были выбраны представители трех жизненных форм: крупное травянистое растение *Verbascum lychnitis* L., полукустарник *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link и кустарник *Chamaecytisus ruthenicus* Fischer. Изучение влияния крупного травянистого растения на произрастающие рядом виды интересно в первую очередь с точки зрения получения новых сведений о механизмах формирования структуры фитоценозов луговых степей. Исследование взаимодействия кустарников и полукустарников с травянистой растительностью позволяет оценить темпы и значимость процесса закустаривания конкретной степной территории, оно важно для сохранения степных фитоценозов,

Исследование проводилось на участке «Острасьевы яры» государственного природного заповедника «Белогорье» (Белгородская обл., Россия) в 2005–2009 гг.

«Острасьевы яры» — типичный элемент ландшафта лесостепной зоны, растительность которого представлена характерным комплексом лугов и кустарников в верховьях балки байрачных лесов, в средней части остепененных лугов и луговой степи в низовьях, водно-болотной растительностью на днище яра. При небольших размерах участка видовой состав растений богат и разнообразен. Здесь встречается 362 вида растений, принадлежащих к 207 родам и 62 семействам. Отмечено 35 видов растений редких для лесостепной зоны (информационный ресурс www.belogor.zapoved.ru).

Для исследования были отобраны одиночные особи *Verbascum lychnitis*, расположенные в степных фитоценозах на склонах яра, средняя высота растений — 150 см. От стебля каждого из растений были крестообразно заложены трансекты (вверх, вниз и 2 поперек склона) из 4 учетных площадок размером 13×13 см. Таким образом, в каждом направлении охарактеризовано 4 зоны, различающиеся расстоянием от коровяка. Небольшие размеры пробных площадей были взяты исходя из предположения, что размеры фитогенного поля травянистого растения не будут превышать 50 см. Такие же данные о размере фитогенного поля получены А. В. Галаниным с соавт. (1979) для щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa*). При использовании данной методики площадка № 4 (зона 4) является фоном.

Для исследования фитогенного поля одиночных особей ракитников применялась та же методика крестообразно заложенных трансект, однако, ввиду морфологических особенностей представителей данного вида порядок закладки учетных площадок был изменен. Если при работе с одиночными особями коровяка описание трансекты начиналось с площадки № 1, заложенной непосредственно возле стебля растения, то при работе с одиночными особями ракитника описание трансекты начинали с площадки № 2, которая закладывалась таким образом, чтобы граница между площадками № 2 и № 3 соответствовала краю проекции кроны кустарника. В отличие от коровяка, который встречается только в виде отдельных особей, ракитники часто образуют плотные группы — синузии из нескольких десятков особей. Для изучения таких синузий были использованы 2 метода выполнения геоботанических описаний. При дальнейшей обработке данных площадка № 4 принималась в качестве фона.

1. Метод трансект. Трансекты из 6 учетных площадок 13×13 см закладывались таким образом, чтобы площадка № 3 соответствовала границе синузии. Таким образом, площадки № 1 и № 2 находились внутри синузии, площадки № 4–6 — в фоне.
2. Метод учетных площадок, заложенных по регулярной сетке. По 25 учетных площадок размером 0.1 м^2 закладывались внутри каждой синузии и на фоне.

Также были проведены описания фитоценозов (луговая степь), каждое на 30 учетных площадках размером 0.1 м^2.

Геоботанические описания выполнены по стандартной методике (Понятовская, 1964).

В дополнение к геоботаническим описаниям были выполнены измерения различных параметров среды: температуры почвы и воздуха, влажности почвы, уровня освещенности, при помощи аппликационно-

го метода была оценена микробиологическая активность почвы, выполнена оценка распределения корневых систем в почвенном монолите. Все измерения параметров среды были выполнены на тех же учетных площадках, на которых были сделаны геоботанические описания, для последующего совместного анализа всех полученных данных.

Полученные результаты свидетельствуют о наличии влияния на травостой всех 3 видов-эдификаторов. Все они оказывают негативное воздействие на травостой, что проявляется в отчетливом увеличении общего проективного покрытия по мере удаления от стебля коровяка, одиночных особей ракитника и синузий ракитника. Также выявлено негативное воздействие на отдельные виды растений. Так, коровяк оказывает неблагоприятное воздействие на 15 из 70 видов, отмеченных в зоне фитогенного поля — *Achillea millefolium, Artemisia campestre, Bromopsis inermis*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia intermedia, E. repens, Festuca valesiaca*, *Fragaria viridis*, *Koeleria glauca, Medicago falcata*, *Plantago media*, *Poa angustifolium*, *Salvia nemorosa*, *S. nutans*, *S. pratensis*.

1. Отсутствие изменений, проективное покрытие достоверно не отличается в разных зонах.
2. Максимальное значение проективного покрытия наблюдается в третьей зоне фитогенного поля, что соответствует краю проекции «кроны». На фоне (четвертая зона) отмечается незначительное снижение
3. Максимального значения проективное покрытие достигает в третьей зоне, но последующего снижения не происходит
4. Происходит постепенное увеличение проективного покрытия от первой зоны фитогенного поля к фону, максимальное значение достигается на фоне.

Ниже приведена табл., отражающая распределение видов по типам реакции

Таблица

Распределение видов в соответствии с типом реакции на присутствие *Verbascum lychnitis*

Вид	Тип 1	Тип 2	Тип 3	Тип 4
Achillea millefolium	++	–	–	+
Artemisia campestre	–	–	+	+
Bromopsis inermis	–	–	+	+
Convolvulus arvensis	+	+	–	–
Elytrigia intermedia	–	–	–	+
E. repens	–	+	–	+
Festuca valesiaca	–	–	+	+
Fragaria viridis	+	–	++	–
Koeleria glauca	–	–	–	+
Medicago falcata	–	+	+	+
Plantago media	+	+	–	++
Poa angustifolia	+	+	+	+
Salvia nemorosa	–	–	+	+
S. nutans	+	–	–	+++
S. pratensis	–	–	+	+
Число видов, имеющих реакцию данного типа	9	5	7	12
Число реакций данного типа за весь период исследования (2005–2009 гг.)	13	5	9	17

Примечание. Число плюсов означает количество проявлений видом реакции данного типа. Данные 2005 и 2006 гг. анализировали совместно, данные 2007–2009 гг. в отдельности по каждому году, таким образом, максимально возможное число реакций для каждого вида равно 4, однако поскольку не все виды отмечались на учетных площадках ежегодно, то число плюсов может быть менее 4.

Из приведенных данных в табл. видно, что наиболее часто встречается тип реакции 4. Число видов, для которых была отмечена реакция данного типа также больше, чем у других типов.

Не отмечено ни одного вида, который бы демонстрировал реакцию на коровяк ежегодно. Однако если для каждого вида проанализировать только те годы, когда была отмечена негативная реакция на присутствие коровяка, то оказывается, что все виды демонстрировали различные типы реакции в разные годы. Единственный вид, который если проявляет реакцию, то только одного типа — четвертого, это *Salvia nutans*, крупное растение со стержневой корневой системой, один из доминантов исследуемого фитоценоза. При этом реакция данного вида, в случаях, когда она присутствовала (3 случая из 4 возможных), была очень отчетливой, можно сказать, показательной.

Приведенные типы были выделены для работы с данными о проективных покрытиях видов, однако можно отметить, что во многом это справедливо и в отношении встречаемости, так как эти 2 параметра в нашем случае оказались связанными. Не всегда, но во многих случаях, изменение встречаемости в фитогенном поле повторяет изменение проективного покрытия, по крайней мере, в виде тенденции.

Если говорить о влияния на травостой ракитников, то необходимо отметить следующее:

1. В целом ракитники оказывают негативное воздействие на окружающую растительность.
2. На присутствие ракитника южного реагируют 9 видов: *Achillea millefolium, Agrimonia pilosa, Artemisia campestre, Festuca valesiaca, Jurinea arachnoidea, Medicago falcata, Plantago media, Poa angustifolia, Salvia nutans*.

3. На присутствие ракитника русского реагируют 5 видов: *Elytrigia intermedia, E. repens, Festuca valesiaca, Plantago media, Salvia nutans*.

В фитогенном поле одиночных особей ракитников реагирующие виды проявляют такие реакции, которые соответствуют классификации типов реакций, предложенной при работе с фитогенным полем коровяка.

Несмотря на то, что итоговое число видов, негативное воздействие на которые было отмечено, больше для коровяка, чем для обоих ракитников, нам кажется, что существенной разницы в силе фитогенных полей этих видов нет. Мы полагаем, что разница в числе видов связана в первую очередь с тем, что работа с коровяком проводилась в течение более длительного периода. В целом же, те различия, которые отмечены для интегральных характеристик растительности в фитогенных полях всех 3 видов, очень схожи.

Следует отметить, что во многих исследованиях, посвященных проблеме взаимодействия между растениями приводятся примеры положительных взаимодействий, однако в нашем случае ни одного примера положительного воздействия вида-организатора не наблюдается, несмотря на то, что влажность почвы в зоне фитогенного поля выше, чем на фоне, и это могло бы благоприятствовать увеличению покрытия отдельных видов.

Говоря о причинах негативного воздействия видов-организаторов на окружающую растительность на первое место, очевидно, стоит поставить создаваемое ими затенение. Анализ распределения корневых систем в почвенном монолите, а также тот факт, что среди видов, на которые оказывается негативное воздействие, присутствуют длиннокорневищные злаки (пыреи) и стержнекорневые растения (шалфеи) позволяет предположить, что корневая конкуренция также является фактором, обусловливающим негативное воздействие на окружающую растительность.

Список литературы

Галанин А. В., *Неугодова Г. И.*, *Шушкова С. Ф.* 1979. Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (*Poaceae*) // Бот. Журн. Т. 64. № 8. С. 1073–1080. — *Понятовская В. М.* 1964. Учет обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 209–299.

СТРУКТУРА ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКИХ ОСОБЕЙ И ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA* (L.) GAERTN. В СОСНЯКАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Н. В. Илюшечкина

Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1. E-mail: nellybiol@list.ru

Ключевые слова: *популяционная ботаника, онтогенез.*

Вегетативно-подвижные особи, особенно такие, которые четко отграничены в пространстве, обладают способностью быстро перемещаться в благоприятные условия и осваивать территорию: для них характерны повышенная пластичность и клоновое долголетие. Полицентрические особи входят в состав популяционных локусов ценопопуляций. Поэтому вопросы, касающиеся структуры вегетативно-подвижных растений, являются актуальными.

Antennaria dioica (L.) Gaertn. — кошачья лапка двудомная — наземно-ползучее многолетнее поликарпическое травянистое растение, образующее специальные «плети» с зелёными ассимилирующими листьями, гемикриптофит или активный хамефит.

A. dioica — широко распространенный вид, растущий в лесной и тундровой зонах, в горах — до альпийского пояса (Паленова, 2000). Почти циркумполярный вид Северного полушария, замещающийся в Северной Америке рядом близких видов (Губанов и др., 2004). Местообитания — открытые каменистые, песчаные участки, опушки лесов, встречается на сухих и открытых склонах, на речных террасах и сухих лугах (Паленова, 2000), на обнажениях гранита и известняка (Цвелев, 2000). Типичный боровой вид, встречающийся почти исключительно в суховатых и светлых сосновых лесах, но неизменно — на открытых и сухих участках латками и куртинами различного размера (Паленова, 2000), реже в сосново-дубовых лесах (Благовещенский, 1984).

Нами изучены ценопопуляции (ЦП) *A. dioica* в Республике Марий Эл в следующих сообществах: сосняк с осиной разнотравный (ЦП 1), сосняк с березой разнотравный (ЦП 2), сосняки разнотравные (ЦП 3, ЦП 4), сосняки лишайниково-брусничные (ЦП 5, ЦП 6).

Анализ изученных нами местообитаний проведен по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983). Для каждой особи вегетативного происхождения (раметы) определены онтогенетические состояния. Определение онтогенетических состояний растений проводили согласно критериям, предложенным Т. А. Работновым (1950), А. А. Урановым (1975), дополненным Л. А. Жуковой (1995), и описанию онтогенеза М. М Паленовой (2000). При анализе онтогенетической структуры рассчитывали следующие характеристики: индекс восстановления (Iв), индекс замещения (Iз) (Жукова, 1995), индекс возрастности (Δ) (Ура-

нов, 1975), энергетическую эффективность популяции (ω) (Животовский, 2001). Определяли экологическую валентность (EV) и индекс толерантности вида (It) (Жукова, 2004; Жукова, Юскова, 2006).

Анализ экологического ареала *A. dioica* по шкалам Д. Н. Цыганова (1983) показал, что *A. dioica* произрастает в следующем диапазоне условий: по шкале увлажнения — от среднестепного до влажно-лесолугового увлажнения; по богатству почв — от особо бедных почв до довольно богатых; по кислотности — от очень кислых до слабокислых почв; по богатству азотом — от безазотных до достаточно обеспеченных азотом почв. Изучаемый вид произрастает при слабо переменном увлажнении — умеренно переменном увлажнении, на открытых — полуоткрытых пространствах.

Для анализа изученных местообитаний *A. dioica* мы использовали следующие экологические шкалы: увлажнения (Hd), солевого режима (Tr), кислотности (Rc), богатства почв азотом (Nt), освещенности (Lc) (табл. 1).

Все изученные ценопопуляции произрастали на сухолесолуговых почвах со слабопеременным увлажнением. ЦП 1 и 2 произрастали на бедных почвах, остальные (ЦП 3, 4, 5, 6) на небогатых и довольно богатых почвах. Сосняк с березой разнотравный (ЦП 2) отличался сильнокислыми почвами, в остальных местообитаниях почвы были кислые–слабокислые. В сосняках разнотравных (ЦП 3 и ЦП 4) почвы бедные азотом, в остальных изученных местообитаниях — очень бедные азотом.

Экологические характеристики изученных местообитаний *A. dioica* находятся в пределах диапазонных оценок экологических шкал Д. Н. Цыганова и занимают середину экологической амплитуды. По значениям экологической валентности *A. dioica* по шкалам увлажнения, солевого режима почв и освещенности относится к стеновалентной, по шкалам кислотности и богатства почв азотом — к мезовалентной фракции. Индекс толерантности *A. dioica* равен 0.35, вид относится к мезовалентной группе видов (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика экологического ареала и изученных местообитаний *A. dioica* по шкалам Д. Н. Цыганова (1983)

Экологические шкалы	Диапазон шкалы	Видовая амплитуда экологического ареала	Экологическая валентность	Амплитуда экологического пространства местообитаний	Доля экологического пространства от экологического ареала вида (%)
Увлажнение	0.0–23.0	7.0–13.0	0.22	10.0–13.0	60.00
Солевой режим	0.0–19.0	1.0–7.0	0.32	5.0–6.0	16.67
Кислотности	0.0–13.0	1.0–7.0	0.46	5.0–6.0	16.67
Богатство почв азотом	0.0–11.0	1.0–7.0	0.54	3.0–5.0	33.33
Освещенность	0.0–9.0	1.0–3.0	0.22	2.0–3.0	50.00

A. dioica — наземно-ползучий летнезеленый вегетативно подвижный многолетник–поликарпик, с розеточными или полурозеточными побегами. Побеги *A. dioica* диагеотропные. Вначале они развиваются как плагиотропные, затем верхушка побега принимает ортотропное положение, побег укореняется, развиваясь дальше как укороченный (розеточный — до перехода в генеративное состояние, полурозеточный после перехода в генеративное состояние). Таким образом, у *A. dioica* побеги дифференцированы на ортотропные и плагиотропные, но не очень глубоко: как правило, это связано лишь со сменой форм роста одного и того же побега. Нарастание системы побегов симподиальное (Паленова, 2000).

У *A. dioica* нами выделено 3 периода и 9 онтогенетических состояний: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), средневозрастные генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (ss), сенильные (s) и отмирающие (sc) растения. Онтогенез по классификации Л. А. Жуковой (1995) относится к Г-типу, $Г_2$-подтипу, когда возникающие партикулы сильно омолаживаются до имматурного и виргинильного онтогенетических состояний.

A. dioica — вегетативно-подвижное растение и относится к видам, которые могут возобновляться с помощью вегетативных зачатков. Вегетативное размножение начинается в виргинильном состоянии и сопровождается глубоким омоложением дочерних рамет. Вегетативное потомство представлено ювенильными, имматурными и виргинильными раметами. Максимума вегетативное размножение достигает в виргинильном состоянии. Быстрое размножение кошачьей лапки двудомной с помощью лежачих столонообразующих побегов — приспособление, дающее возможность вегетативно размножаться рано весной, когда почва еще влажная.

A. dioica относится к типу явнополицентрических биоморф, взрослые особи которых имеют несколько чётко выраженных центров (рамет), соединенных между собой коммуникациями. Они одновременно выступают как центры разрастания особей и характеризуются относительной автономностью, так как обладают собственной корневой системой, т. е. могут самостоятельно существовать и давать новые центры при естественном или искусственном отделении.

Многолетняя побеговая часть взрослого растения состоит из эпигеогенных корневищ, образованных базальными частями розеточных побегов, связанных постепенно разрушающимися корневищами — бывшими плагиотропными побегами. По данным М. М. Паленовой (2000), такие корневища разрушаются в

течение 1–3 сезонов. Наши исследования показали, что корневища в течение длительного времени могут сохранять связь с материнской раметой, образуя компактные куртины (Илюшечкина, 2009). В таких куртинах отчетливо видна старая (центральная) часть этой куртины и молодые дочерние особи (периферическая часть куртины). Длина плагиотропных побегов одной раметы может изменяться (Любарский, Полуянова, 1984) от 3.0 до 24.7 см, по данным М. М. Паленовой (2000) — розеточные ортотропные побеги достигают высоты 5–7 см, плагиотропные — до 10–12 см длины.

Количество укоренившихся дочерних побегов у одной раметы может изменяться от 1 до 4 (Любарский, Полуянова, 1984), по нашим данным до 14 ramet. Ветвление в таких куртинах может достигать 10 и более порядков (Илюшечкина, 2009).

Численность ramet, составляющих такую куртину, варьирует от 10 до 362. Максимальная доля приходится на раметы прегенеративного и постгенеративного периодов онтогенеза. Доля генеративных ramet незначительна (от 1 до 11 ramet). Генеративные раметы могут полностью отсутствовать в структуре таких полицентрических особей.

Индексы восстановления, показывающие, какую часть генеративных особей после их отмирания может восстановить подрост, имеют нулевые значения в сосняках лишайниково-брусничных и достигают высоких значений до 1050.00 в сосняке разнотравном. Индексы замещения, показывающие, какую долю взрослой части куртины может заместить подрост, также достигают максимальных значений в сосняке разнотравном — 2350.00 (табл. 2).

Анализ онтогенетической структуры полицентрических особей по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) показал, что полицентрические особи в сосняках лишайниково-брусничных (ЦП 5, ЦП 6) молодые и переходные неполночленные, в сосняке разнотравном (ЦП 4) — переходные и старые неполночленные.

Таблица 2

Популяционные характеристики полицентрических особей *Antennaria dioica*

Популяционные характеристики	**Местообитания**		
	сосняк лишайниково-брусничный (ЦП 5)	**сосняк лишайниково-брусничный (ЦП 6)**	**сосняк разнотравный (ЦП 4)**
I в, %	0.00	0.00–700.00	0.00–1050.00
I з, %	1000.00–1900.00	3.50–450.00	1.80–2350.00
Δ	0.27–0.33	0.24–0.41	0.40–0.80
ω	0.12–0.16	0.22–0.27	0.10–0.30
Типы полицентрических особей	молодая неполночленная	молодая, переходная неполночленная	переходная, старая неполночленная
Тип онтогенетического спектра	двухвершинный		

Примечание. I в — индекс восстановления, I з — индекс замещения, Δ — индекс возрастности популяции, ω — средняя энергетическая эффективность популяции, или индекс эффективности.

Онтогенетические спектры полицентрических особей двухвершинные. Базовый онтогенетический спектр полицентрических особей содержит две модальные группы (так называемые бимодальные спектры): одна из них относится к молодой, другая — к старой части полицентрической особи.

Анализ онтогенетической структуры ценопопуляций показал следующее. В связи с особенностями в онтогенезе, когда преобладает вегетативный способ самоподдержания над семенным, нами в изученных ценопопуляциях не обнаружены проростки. В ЦП 1 (сосняк с осиной разнотравный), ЦП 3 (сосняк разнотравный) не выявлены ранние генеративные раметы. В ЦП 5 (сосняк лишайниково-брусничный) отсутствовали раметы генеративного периода.

Во всех изученных местообитаниях преобладают раметы прегенеративного и постгенеративного периодов. Онтогенетические спектры всех ценопопуляций являются двухвершинными.

Анализ основных характеристик ценопопуляций (табл. 3) показал следующее. Общая плотность ramet в ценопопуляциях изменяется от 68.33 в сосняке с березой разнотравном (ЦП 2) до 249.50 в сосняке разнотравном (ЦП 4). Максимальные плотности ramet по периодам перегенеративному (92.50), генеративному (21.50), постгенеративному (135.50) также отмечены в сосняке разнотравном (ЦП 4), произрастающем на достаточно обеспеченных азотом почвах.

Индекс восстановления изменяется от 394.7 в сосняке с березой разнотравном (ЦП 2) до 1028.1 в сосняке разнотравном (ЦП 3). Индекс замещения изменяется от 68.3 в сосняке разнотравном (ЦП 4) до 166.7 в сосняке с осиной разнотравном (ЦП 1). В целом высокие значения индексов восстановления и замещения говорят о том, что подрост может восстанавливать значительную часть генеративной фракции и заместить большую долю взрослой части ценопопуляции.

Анализ онтогенетической структуры всех рассматриваемых ценопопуляций по классификации «дельта — омега» (Животовский, 2001) показал, что все ценопопуляции являются зрелыми неполночленными.

Минимальная доля особей генеративного периода во всех ценопопуляциях свидетельствует об определенной фитоценотической обстановке и них, которая препятствует семенному размножению. Наличие мак-

симума в базовом онтогенетическом спектре на особях прегенеративного и постгенеративного периодов и их высокая плотность обусловлены наибольшей продолжительностью этих периодов онтогенеза, а также особенностью самоподдержания ценопопуляций *A. dioica*, когда оно осуществляется вегетативным путем и глубоко омоложенными партикулами.

Таблица 3

Характеристики ценопопуляций *Antennaria dioica*

Популяционные характеристики		№ ценопопуляции				
		1	2	3	4	5
Общая плотность особей на 1 м^2, шт		77.00	68.33	149.00	249.50	137.00
Плотность по периодам, шт.	Прегенеративный	45.00	32.89	82.25	92.50	71.67
	Генеративный	5.00	8.33	8.00	21.50	0.00
	Постгенеративный	27.00	27.11	57.50	135.50	65.33
I в, %		900.00	394.700	1028.100	430.20	0.00
I з, %		166.70	121.30	143.00	68.30	109.70
Δ		0.43	0.53	0.46	0.62	0.48
ω		0.27	0.32	0.27	0.22	0.13
Тип онтогенетического спектра		Двухвершинный				
Тип ценопопуляции		Зрелая, неполночленная				

Примечание. 1 — сосняк с осиной разнотравный (ЦП 1), 2 — сосняк с березой разнотравный (ЦП 2), 3 — сосняк разнотравный (ЦП 3), 4 — сосняк разнотравный (ЦП 4), 5 — сосняк лишайниково-брусничный (ЦП 5); I в — индекс восстановления, I з — индекс замещения, Δ — индекс возрастности популяции, ω — средняя энергетическая эффективность популяции, или индекс эффективности.

Несмотря на схожесть онтогенетических спектров в исследуемых ценопопуляциях *A. dioica*, сравнение всех ценопопуляций между собой показало, что они статистически значимо различаются ($P < 0.001$). А также различаются онтогенетические спектры внутри ценопопуляций по учетным площадкам ($P < 0.001$).

Наличие четко обособленных куртин *Antennaria dioica*, способность длительное время нарастать и удерживать территорию является сходным в разных местообитаниях. Наличие в онтогенетических спектрах полицентрических особей и ценопопуляций значительной доли молодых и старых особей объясняется типом онтогенеза, когда происходит значительное омоложение потомства, а также значительным преобладанием вегетативного способа самоподдержания над семенным.

Список литературы

Благовещенский В. В. и др. 1984. Определитель растений Среднего Поволжья. Л. — *Губанов И. А., Киселёва К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н.* 2004. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М. — *Животовский Л. А.* 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. № 1. С. 3–7. — *Жукова Л. А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. — *Жукова Л. А.* 2004. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов Всерос. Науч. конф. Йошкар-Ола. С. 13–14. — *Жукова Л. А., Юскова Т.* 2006. Сравнительный анализ экологических валентностей и толерантности видов лесных и луговых эколого-ценотических групп (ЭГЦ), входящих в состав фитоценозов Республики Марий-Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов II Всерос. Науч. конф. Йошкар-Ола. С. 158–160. — *Илюшечкина Н В.* 2009. Структура полицентрических особей *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. // Известия СПбГАУ. Вып. 17. С. 47–53. — *Любарский Е. Л., Полуянова В. И.* 1984. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань. — *Палёнова М. М.* 2000. Онтогенез кошачьей лапки двудомной (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола. Т. 2. С. 221–224. — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. М.; Л. Вып. 6. С. 179–196. — *Уранов А. А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. № 2. С. 7–34. — *Цвелёв Н. Н.* 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.

СОСТОЯНИЕ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕМЛИКА ЗИМОВНИКОВОГО (*EPIPACTIS HELLEBORINE*) В ТЮМЕНИ

М. Н. Казанцева

Институт проблем освоения Севера СО РАН
625003, Тюмень, ул. Малыгина, 86. E-mail: MNKazantseva@yandex.ru

Ключевые слова: *город, дремлик зимовниковый, ценопопуляции, устойчивость.*

Растения семейства Орхидных (*Orchidaceae*) всегда привлекали к себе особое внимание исследователей. Многие представители этого семейства отличаются высокой уязвимостью при антропогенной трансформации экосистем. Однако известны случаи поселения орхидей рядом с человеком, в трансформированных местообитаниях. Некоторые виды проявляют при этом удивительную стойкость к условиям постоянного техногенного пресса.

Дремлик зимовниковый (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz) — травянистый поликарпик из семейства орхидных, наиболее широко распространенный представитель своего рода. В литературе неоднократно отмечалась его способность заселять антропогенно нарушенные участки, проникать на территорию городов и поселков (Вахрамеева и др., 1991; Копытина, Елесова, 1999; Казанцева, 1999; и др.). Тем не менее, этот вид занесен в списки редких и охраняемых растений ряда регионов России, в том числе и Тюменской области (Красная…, 2004).

Нами обнаружено 8 локальных местообитаний дремлика зимовникового в северо-западной части г. Тюмени и в лесопарковой зоне, численностью от 5 до 450 особей. Они располагаются на расстоянии от 0.5 до 2.5 км друг от друга, отличаются достаточно компактным размещением растений по занятой площади и входят в состав территориально обособленных биоценозов, являясь по определению, принятому в фитоценологии (Корчагин, 1964), отдельными ценопопуляциями данного вида.

Большая часть отмеченных ценопопуляций находится в составе антропогенных растительных сообществ и лишь одна — в березняке естественного происхождения, на территории лесопарковой зоны Тюмени. Любопытно, что почти все поселения дремлика в антропогенных местообитаниях приурочены к посадкам тополя бальзамического (*Populus balsamifera*). Большая часть освоила защитные лесополосы вдоль автомагистралей. Две популяции обнаружены в тополевых культурах на территории парка отдыха и в дендрарии Сибирской лесной опытной станции (СибЛОС). Краткая характеристика ценопопуляций и их местообитаний приводится в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика городских ценопопуляций дремлика зимовникового

№	Расположение	Биотоп	Площадь, м²	Число особей, шт.	Плотность, шт./м²
1	Рощинский тракт	Лесополоса	140 (156)	9 (19)	0.06 (0.12)
2	Ирбитский тракт	Лесополоса	750 (540)	450 (225)	0.60 (0.42)
3	Ул. Институтская	Лесополоса	55 (400)	6 (87)	0.11 (0.22)
4	Ул. Авторемонтная	Газон	36 (152)	21 (146)	0.58 (0.96)
5	Ул. Барнаульская	Лесополоса	270	41	0.15
6	Дендрарий СибЛОС	Лесные культуры	75	7	0.09
7	Затюменский парк	Лесные культуры	50	16	0.32
8	Лесопарковая зона	Лиственный лес	25	5	0.20

Примечание. В скобках указаны данные на 2001 г.

За состоянием первых 4 популяций мы проводим наблюдения в течение 9 лет. В дальнейшем речь пойдет именно о них. Три из них находятся в многорядных придорожных лесополосах из тополя бальзамического с хорошо развитым кустарниковым ярусом из яблони ягодной (*Malus baccata*), рябины (*Sorbus sibirica*) и шиповника (*Rosa acicularis*), и проективным покрытием травянистой растительностью от 60 до 95 %. Четвертая — на широком газоне между тополевой аллеей и стеной производственного корпуса электромеханического завода. В работе представлены результаты обследования этих популяций, проведенные летом 2010 г. в сравнении с данными 2001 г.

Все без исключения исследованные популяции дремлика испытывают на себе внешние воздействия негативного характера. При этом роль естественных факторов (поражение тлей, объедание листьев филлофагами, обкусывание и случайное вытаптывание животными и т. д.) не велика и не столь фатальна, как антропогенных, обуславливающих 82 % всех случаев повреждения и гибели растений. Наиболее разрушительной за время наших наблюдений была деятельность, связанная с реконструкцией дорог в 2008 г. и регулярным последующим обкашиванием обочин, а также строительные работы, проводимые в местах произрастания дремлика. Последним было обусловлено самое значительное по масштабу негативное воздействие на одну из популяций (№ 4), когда песком было засыпано более 50 % занятой ею площади. В ырезультате этих причин три из обследованных популяций, значительно сократили свою численность и занимаемую территорию. Единственная популяция (№ 2) показала положительную тенденцию развития,

благодаря относительной удаленности и, как следствие, менее существенному антропогенному воздействию на нее. Реконструкция дороги здесь не проводилась. Основной действующий фактор — нерегулярное обкашивание обочин.

Показательно, что практически не отмечаются случаи сбора или выкапывания растений, не смотря на их доступность. К примеру, популяция № 3 располагается рядом с автобусной остановкой; цветущие растения здесь выходят прямо к полотну дороги. По-видимому, достаточно скромные по величине и окраске цветы дремлика не имеют для населения особого интереса.

Существенные перемены за время наблюдений произошли в возрастной структуре ценопопуляций. Обычно она иллюстрируется с помощью возрастных спектров, отражающих соотношение растений различных возрастных состояний или их групп. В своей работе мы использовали упрощенные, но достаточно наглядные спектры, состоящие из трех основных возрастных групп: *а* — ювенильная группа (молодые растения); *б* — вегетативная группа (взрослые растения, еще не цветущие или пропускающие цветение); *в* — генеративная группа (взрослые цветущие растения). Возрастные спектры ценопопуляций за 2001 и 2010 гг. приводятся на рис. 1 и 2.

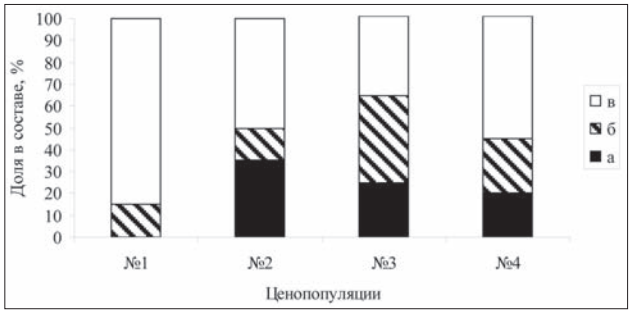


Рис. 1. Возрастной спектр ценопопуляций дремлика зимовникового в 2001 г.

Возрастные группы: *а* — ювенильная, *б* — вегетативная, *в* — генеративная.

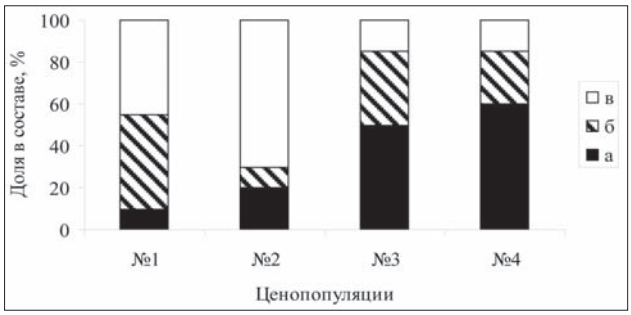


Рис. 2. Возрастной спектр ценопопуляций дремлика зимовникового в 2010 г.

Возрастные группы: *а* — ювенильная, *б* — вегетативная, *в* — генеративная.

Дремлик зимовниковый — долгоживущий вид. Продолжительность жизни его особей достигает 25–30 лет. Первые годы своей жизни проросток ведет подземное существование за счет симбиотической связи с мицелием гриба. Только на 9-й год появляется первый облиственный побег. Еще через 3–4 года растение зацветает. При наличии благоприятных условий, оно цветет практически ежегодно в течение 10–15 лет. Как правило, дремлик зимовниковый минует стадию сенильности и отмирает сразу после своего последнего цветения. Отсутствие в составе популяций старых неплодоносящих экземпляров является характерной чертой большинства видов семейства орхидных, произрастающих в умеренных широтах (Вахрамеева и др., 1991).

Возрастные спектры ценопопуляций дремлика за 2001 г. вполне согласуются с характером онтогенеза данного вида, свойственным ему в естественных условиях произрастания. Максимум численнности, приходящийся на взрослую часть популяции (группы *б* и *в*) связан с наибольшей продолжительностью этого состояния и с наименьшей элиминацией в данной группе особей. При этом популяции № 2, 3, 4 включают в себя весь набор возрастных состояний, являясь, по определению, полночленными. Согласно классификации по спектру возрастного состава (Ценопопуляции…, 1988), они относятся к нормальным, дефинитивным популяциям, для которых характерна независимость от заноса зачатков извне, т. е. способность к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, или и тем и другим одновременно.

Отличительной особенностью популяции дремлика на участке № 1 в 2001 г. было полное отсутствие в ее возрастном спектре ювенильных растений, что объяснялось молодостью популяции, осваиваюшей обочину относительно недавно построенной дороги. На момент обследования здесь присутствовали только взрослые растения, выросшие из занесенного семенного материала. Молодое поколение, формирующееся из собственных семян, очевидно, еще проходило в это время подземный этап своего развития.

В 2010 г. во всех ценопопуляциях, испытывающих значительный антропогенный пресс (№ 1, 3, 4), произошло относительное увеличение доли молодых растений и сокращение количества генеративных особей. Такая картина связана как с одномоментным уничтожением большого количества растений при реконструкции дорог, так и с последующим регулярным обкашиванием обочин, в результате чего постоянно уничтожаются наиболее крупные цветущие экземпляры, развивающиеся ближе к дорожному полотну, в благоприятных условиях светового режима. Растения, освоившие менее подходящие для роста участки, под пологом древостоя и в зарослях кустарников, отличаются меньшими размерами, слабым и нерегулярным цветением, но при этом лучше защищены от механического уничтожения. Ювенильные особи в силу своих небольших размеров до определенного момента могут сохраняться и на открытых участках обочин.

В наименее пострадавшей от действия дорожных служб ценопопуляции № 2 наряду с общим ростом численности отмечается увеличение доли цветущих растений дремлика, что указывает на вполне благоприятные условиях существования этого вида в пределах освоенного им биотопа.

Селективная выборка наиболее крупных экземпляров привела к общему измельчанию растений в ценопопуляциях, снижению их средних морфометрических показателей. В табл. 2 приводится сравнение размерных характеристик генеративных особей дремлика за 2001 и 2010 гг. Размерные показатели листьев даны для 2-го снизу листа.

Из данных таблицы видно, что изменение таких показателей, как общая высота растений и длина соцветия, имеет наиболее выраженный характер. Эти показатели снизились во всех популяциях, но наиболее существенно в № 3 и 4, где разница по высоте растений за разные годы составила более 20 см, а по длине соцветия — более 8. Даже при условии, что сезон 2010 г. был менее благоприятен для роста, все равно наблюдаемые изменения очень существенны. В меньшей степени выражены изменения размерных характеристик листьев. Отмечена интересная тенденция к увеличению средней длины листа при уменьшении его ширины и, как следствие, изменение формы листовой пластинки, которая стала более вытянутой. Это может быть связано с возрастанием доли растений, обитающих в условиях затенения. Визуальные наблюдения показывают, что такая форма листьев для них является характерной. При этом общая площадь листовой пластинки меняется несущественно. Объяснение физиологических причин этого явления может быть интересной темой для отдельного исследования.

Таблица 2

Морфометрическая характеристика генеративной группы растений

№ популяции	Высота растения, см		Длина соцветия, см		Длина листа, см		Ширина листа, см	
	2001 г.	2010 г.	2001 г.	2010 г.	2001 г.	2010 г.	2001 г.	2010 г.
1	78.0±3.3 65–94	48.3±8.6 35–73	19.9±1.6 13–30	8.5±3.1 3–17	7.6±0.4 5–10	9.0±0.2 8–13	4.9±0.3 4–7	3.8±0.3 3–4
2	56.2±1.8 19–102	48.6±1.9 22–69	15.2±0.7 2–31	12.5±0.9 4–18	5.0±0.5 2–8	8.1±0.2 5–10	3.6±0.1 2–6	4.8±0.3 2–8
3	57.3±3.3 32–90	36.1±11.0 25–47	14.4±1.1 6–25	6.3±3.5 3–10	5.8±0.4 3–8	7.5±0.5 2–8	3.9±0.3 2–7	3.5±0.5 3–4
4	63.7±2.3 30–110	40.5±7.0 29–60	16.9±1.0 2–39	7.3±2.6 4–15	6.6±0.3 2–12	6.6±0.7 6–9	4.6±0.2 2–7	3.8±0.3 4–5

Примечание Над чертой — среднее значение признака с ошибкой, под чертой — предельные значения.

Важным моментом является снижение общей репродуктивной способности ценопопуляций, которая обусловлена не только уничтожением части генерирующих растений, но относительно более низким репродуктивным потенциалом оставшихся особей. С уменьшение средней длины соцветия связано снижение количества формирующихся на них плодов. Коэффициент корреляции (R) между этими показателями составляет 0.94+0.12 (при P<0.001). Среднее число плодов, образованных одним растением в 2010 г. значительно снизилось во всех популяциях, кроме № 2 (рис. 3).

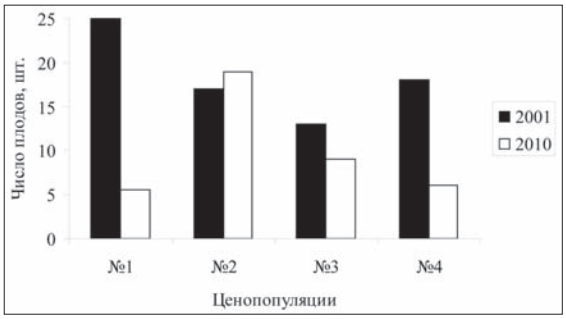


Рис. 3. Среднее число сформировавшихся плодов на одном растении.

Потери, связанные с невызреванием и невсхожестью семян, очевидно сопоставимы с таковыми для растений, развивающихся в естественных условиях. Об этом может свидетельствовать успешное семенное возобновление дремлика во всех обследованных популяциях, наличие относительно большого количества ювенильных и вегетирующих особей.

В целом же нужно отметить, что средние значения и пределы изменчивости морфометрических показателей дремлика зимовникового городских популяций Тюмени вполне соответствуют таковым, приводимым в литературе для естественных природных популяций этого вида из близких географических районов (Флора Сибири…, 1987; Вахрамеева и др., 1991; Определитель…, 1994; и др.). Это может свидетельствовать об удовлетворительном жизненном состоянии растений. Очевидно, сами по себе негативные влияния города (химическое загрязнение воздуха и почв, радиационный фон, электромагнитные излучения и др.) дремлик зимовниковый переносит неплохо. Основной лимитирующий фактор его городского существования — механическое уничтожение растений и мест их обитания. Меры охраны этого вида должны строиться на исключении подобных воздействий. Это достаточно проблематично, так как трудно ожидать от работников служб по благоустройству города индивидуального подхода к участкам, на которых произрастают редкие виды растений. Наиболее реальным является охрана таких растений в условиях особо охраняемых природных территорий города.

Список литературы

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. 1991. Орхидеи нашей страны. М. 224 с. — *Казанцева М. Н.* 1999. Орхидные в условиях антропогенного ландшафта // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов: Материалы IV региональной науч.-практ. конф. Барнаул. С. 189–

191. — *Копытина Т. М., Елесова Н. В.* 1999. Редкие растения Рубцовского района // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов: Материалы IV региональной науч.-практ. конф. Барнаул. С. 191–192. — *Корчагин А. А.* 1964. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Л. Т. 3. С. 39–131. — *Красная* книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. 2004 / Отв. ред. О. А. Петрова. Екатеринбург. 496 с. — *Определитель* сосудистых растений Среднего Урала. 1994 / П. Л. Горчаковский, Е. А. Шурова, М. С. Князев и др. М. 525 с. — *Флора* Сибири. *Aracea — Orchidaceae* 1987 / Сост. Н. В. Власова, В. М. Доронькин, Н. И. Золотухин и др. Новосибирск. 247 с. — *Ценопопуляции* растений. 1988 / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова. М. 184 с.

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ, НАХОДЯЩИХСЯ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ: МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Н. М. Казнина, А. Ф. Титов, Г. Ф. Лайдинен, Ю. В. Батова

Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Ключевые слова: *ценопопуляции, многолетние злаки, загрязнение, тяжелые металлы.*

Среди многочисленных загрязнителей окружающей среды наиболее токсичными для живых организмов, включая растения, являются тяжелые металлы. Их концентрация в природных условиях, как правило, невысока, а значительное ее повышение в почве обычно связано с теми или иными видами хозяйственной деятельности (Merrington, Alloway, 1994; Титов и др., 2007). При этом важно, что хотя техногенное загрязнение почв тяжелыми металлами имеет преимущественно локальный характер, определенная часть промышленных выбросов может переноситься с пылью и в виде аэрозолей на достаточно большие расстояния, во много раз увеличивая площадь загрязненных ими территорий. Как показывают исследования, даже в радиусе более 10 км от источника загрязнения наблюдается заметное превышение содержания тяжелых металлов в почве по сравнению с фоновым уровнем (Hovmand et al., 1983). Оказывая негативное влияние на рост и развитие, снижая продуктивность и способность растений к репродукции, высокие концентрации тяжелых металлов могут приводить к необратимому нарушению естественного растительного покрова (Алексеев, 2008). Поэтому оценка состояния растительных сообществ и составляющих их ценопопуляций видов растений, произрастающих на загрязненных территориях, представляет как научный, так и практический интерес. Исходя из вышеизложенного, задачей настоящего исследования явилось изучение влияния промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на состояние ценопопуляций дикорастущих злаков на примере тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.) и ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) по ряду морфологических и физиологических показателей.

Поскольку на территории Республики Карелия основными источниками загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами являются Костомукшский горно-обогатительный комбинат (ГОК) ОАО «Карельский окатыш» и Кондопожский целлюлозно-бумажный комбинат (ЦБК) ОАО «Кондопога» (Государственный доклад..., 2010), для исследований были выбраны участки, расположенные в 0.5, 4 и 8 км (Методические рекомендации.., 1981) от этих предприятий. Отбор почвенных образцов для химического анализа осуществляли по стандартной методике (Методические рекомендации..., 1981). Содержание тяжелых металлов определяли атомно-абсорбционным методом, используя спектрофотометр АА–6800 (Shimadzu, Япония).

Объектами исследования служили многолетние дикорастущие злаки — *Phleum pratense* и *Dactylis glomerata*, являющиеся видами-содоминантами в травянистых сообществах северной и южной Карелии, соответственно. О влиянии промышленного загрязнения почвы на растения судили по изменению высоты побега, размеров листовой пластинки (длина и ширина) подфлагового листа и длины соцветия у растений, находящихся в фазе цветения. Объем выборки в пределах одного участка составлял не менее 10 растений (Методические указания..., 1979). Площадь листовой пластинки вычисляли по формуле S=2/3ld, где l — длина, d — ширина листовой пластинки (Аникиев, Кутузов, 1961). Содержание фотосинтетических пигментов определяли в ацетоновой вытяжке с помощью спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия).

Химический анализ почвы показал, что на исследованных участках содержание тяжелых металлов превышает фоновый уровень, характерный для почв северной и южной Карелии (Федорец и др., 2008). При этом в районе ГОКа по мере приближения к предприятию содержание всех изученных металлов увеличивается, достигая наибольших значений на участках, расположенных в 0.5 км от комбината (табл. 1).

В отличие от этого, в районе ЦБК наиболее высокие концентрации металлов (за исключением свинца) обнаружены на участках, удаленных от предприятия на 4 и 8 км (табл. 2).

В результате проведенного исследования было выявлено, что с повышением концентрации тяжелых металлов в почве у обоих видов злаков наблюдается уменьшение абсолютных значений большинства изученных нами морфологических признаков главного побега. Так, у растений тимофеевки наименьшая вы-

сота побега и размеры листовой пластинки подфлагового листа отмечены на участках, расположенных в непосредственной близости от ГОКа, а у растений ежи — в 4 и 8 км от ЦБК, где обнаружены наиболее высокие концентрации тяжелых металлов (табл. 3). Анализ морфологических признаков также показал, что устойчивость разных ростовых показателей к почвенному загрязнению неодинакова. В частности, на самых загрязненных участках в наибольшей степени снижались (по сравнению с наименее загрязненными участками) площадь листовой пластинки и высота побега, в меньшей степени — длина и ширина листа. Самым устойчивым признаком оказалась длина соцветия, достоверное уменьшение которой отмечалось только у растений ежи.

Таблица 1

Содержание тяжелых металлов в почве в районе Костомукшского ГОКа
в зависимости от расположения участков по отношению к источнику загрязнения

Металл	Фоновый уровень, мг/кг сухого веса почвы*	Содержание тяжелых металлов в почве, мг/кг сухого веса		
		0.5 км	4 км	8 км
Cr	18.0	50.1± 10.0	43.1±10.8	35.4±8.9
Cu	9.1	16.1 ± 1.6	15.2±1.6	9.1±0.9
Pb	5.9	15.8 ± 1.6	9.6±1.0	7.4±0.8
Zn	19.2	43.7 ± 7.0	42.1±6.8	22.7±3.7

Примечание. * — фоновый уровень для почв, распространенных на севере Карелии (по: Федорец и др., 2008).

Таблица 2

Содержание тяжелых металлов в почве в районе Кондопожского ЦБК
в зависимости от расположения участков по отношению к источнику загрязнения

Металл	Фоновый уровень, мг/кг сухого веса почвы*	Содержание тяжелых металлов в почве, мг/кг сухого веса		
		0.5 км	4 км	8 км
Cr	11.9	22.8 ± 5.7	40.0 ± 10.0	36.5 ± 9.1
Mn	37.0	103.0 ± 4.9	116.0 ± 3.2	118.0 ± 2.7
Pb	6.4	19.8 ± 2.0	7.4 ± 0.8	7.5±0.8
Zn	6.0	44.0 ± 7.1	46.6 ± 7.5	47.3±7.6

Примечание. * — фоновый уровень для почв, распространенных на юге Карелии (по: Федорец и др., 2008).

Из литературы известно, что негативное влияние тяжелых металлов на рост злаков связано с их прямым действием на деление и растяжение клеток (Van Assche, Glijsters, 1990; Haag-Kerver et al., 1999). Возможно также и их опосредованное влияние, обусловленное ингибированием роста корневой системы и, как следствие, нарушением водного режима и минерального питания (Poschenrieder, Barcelo, 1999; Ali et al., 2000; Khudsar et al., 2004). Вместе с тем показано, что уменьшение размеров надземных органов растений вследствие загрязнения почвы может являться адаптационным механизмом, который характерен для более металлоустойчивых ценопопуляций (Ernst, 1976; Cox, Hutchinson, 1981). Отсутствие отрицательного воздействия металлов на размер соцветия, как нам представляется, связано с невысокой (по сравнению с корнем и побегом) концентрацией металлов в генеративных органах (Vassilev et al., 1996) и/или наличием у растений ряда защитных механизмов, направленных на сохранение их репродуктивного потенциала в неблагоприятных условиях среды (Ильин и др., 1985).

Таблица 3

Влияние загрязнения почвы тяжелыми металлами на морфологические признаки
генеративного побега растений *Phleum pratense* и *Dactylis glomerata*

Расстояние от источника загрязнения, км	Морфологические признаки				
	высота побега, см	длина листа, см	ширина листа, см	площадь листа, см^2	длина соцветия, см
Phleum pratense					
0.5	77.3±3.2*	13.3±0.6*	0.87±0.02*	7.70±0.6*	5.16±0.31
4.0	87.6±1.9*	14.5±0.7	0.91±0.02	8.79±0.6*	4.73±0.32
8.0	111.4±3.1	16.1±0.9	0.93±0.02	9.98±0.7	4.62±0.30
Dactylis glomerata					
0.5	154.7±3.3*	29.4±1.2*	0.97±0.3*	19.0±0.6*	15.6±1.2*
4.0	143.3±2.5	26.2±2.0	0.87±0.3	15.9±1.4	13.5±0.8
8.0	133.3±3.8	25.4±1.1	0.90±0.4	15.3±1.1	14.4±0.9

Примечание. * — различия между вариантами достоверны при $P < 0.05$.

Среди физиологических процессов, определяющих рост растений и формирование их продуктивности, наиболее важным является фотосинтез. Поддержание фотосинтетической активности на высоком уровне способствует росту и развитию растений в неблагоприятных условиях среды и может служить показателем их устойчивости (Krupa, Baszynski, 1995). Поэтому в качестве дополнительных критериев при оценке состояния ценопопуляций тимофеевки и ежи в условиях почвенного загрязнения мы использовали такие

параметры, характеризующие фотосинтетический аппарат растений, как количество зеленых и желтых пигментов в листьях. Анализ их содержания показал, что у тимофеевки наиболее высокие концентрации хлорофиллов и каротиноидов наблюдаются у растений, произрастающих на самом загрязненном участке, расположенном в 0.5 км от ГОКа (табл. 4). У ежи, наоборот, с увеличением степени загрязнения почвы содержание хлорофиллов достоверно снижалось, а значимых изменений в содержании каротиноидов не происходило.

Таблица 4

Влияние загрязнения почвы тяжелыми металлами на содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений *Phleum pratense* и *Dactylis glomerata*

Расстояние от источника загрязнения, км	Содержание пигментов, мг/г сырого веса			
	chl *a*	chl *b*	chl *a*+*b*	car
		Phleum pratense		
0.5	1.191±0.003*	0.394±0.002*	1.585±0.005*	0.565±0.003*
4.0	1.024±0.002	0.337±0.030	1.361±0.023	0.484±0.001
8.0	1.003±0.007	0.292±0.001	1.295±0.02	0.479±0.002
		Dactylis glomerata		
0.5	0.953±0.001*	0.247±0.001*	1.200±0.002*	0.379±0.003
4.0	0.900±0.010	0.226±0.007	1.126±0.017	0.377±0.006
8.0	0.901±0.002	0.220±0.006	1.121±0.007	0.394±0.002

Примечание. * — различия между вариантами достоверны при $P < 0.05$.

Уменьшение количества зеленых пигментов в листьях под влиянием высоких концентраций тяжелых металлов зафиксировано многими авторами. Оно может быть связано как с изменениями в анатомической структуре листа, в частности, с уменьшением числа и размеров хлоропластов (Molas, 1997), так и с подавлением биосинтеза хлорофилла и усилением его деградации (Burzynski, 1985; Мельничук, 1990; Horvath et al., 1996). Увеличение же содержания хлорофиллов и каротиноидов, обнаруженное нами на загрязненных территориях у тимофеевки, может рассматриваться в качестве компенсаторной реакции растений данного вида на уменьшение площади листа, т. е. площади ассимиляционной поверхности, и свидетельствует об относительной устойчивости их фотосинтетического аппарата к загрязнению почвы тяжелыми металлами. Интересно, что более высокая устойчивость тимофеевки по сравнению с ежой отмечена в литературе и по отношению к другим неблагоприятным факторам среды, в частности, к низким температурам (Минина, 1972), недостатку света (Корякина, 1964), дефициту элементов минерального питания (Егорова, 1976).

Таким образом, проведенное нами исследование показало, что техногенное загрязнение почвы тяжелыми металлами приводит к уменьшению абсолютных значений большинства морфологических признаков генеративного побега у растений тимофеевки и ежи. При этом выявлена неодинаковая металлоустойчивость различных показателей роста, которая снижается в ряду: длина соцветия > ширина листа > длина листа > площадь листа > высота побега. Наименее устойчивыми показателями у растений обоих видов оказались высота побега и площадь листа. Следовательно, эти признаки могут быть использованы для диагностики состояния ценопопуляций многолетних злаков, произрастающих в условиях загрязнения почвы тяжелыми металлами.

Устойчивость фотосинтетического аппарата, оцененная по содержанию в листьях растений фотосинтетических пигментов, оказалась у изученных злаков различной. У тимофеевки уменьшение площади листа под влиянием загрязнения почвы сопровождалось увеличением содержания пигментов, что, очевидно, может рассматриваться в качестве своеобразной компенсаторной реакции, способствующей повышению металлоустойчивости растений, тогда как у ежи содержание хлорофиллов, наоборот, снижалось.

В целом, явных признаков деградации у изученных ценопопуляций *Phleum pratense* и *Dactylis glomerata* нами не выявлено, что говорит о достаточно высоком адаптивном потенциале этих видов, благодаря которому они не только способны произрастать в условиях промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами без существенных нарушений в жизнедеятельности растений, но и сохранять свое содоминирующее положение в фитоценозе.

Список литературы

Алексеев Ю. В. 2008. Тяжелые металлы в агроландшафте. СПб. 216 с. — *Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф.* 1961. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. Т. 8. № 3. С. 375–377. — *Государственный* доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2009 году. 2010. Петрозаводск. 296 с. — *Егорова В. Н.* 1976. Ежа сборная // Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М. С. 90–104. — *Ильин В. Б., Гармаш Г. А., Гармаш Н. Ю.* 1985. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур // Агрохимия. № 6. С. 90–100. — *Корякина В. Ф.* 1964. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. Л. 287 с. — *Мельничук Ю. П.* 1990. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений. Киев. 148 с. — *Методические* рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. 1981. М. 109 с. — *Методические* указания по изучению многолетних кормовых трав. 1979. Л. 43 с. — *Минина И. П.* 1972. Луговые травосмеси. М. 288 с. — *Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф.* 2007. Устойчивость растений к тяжелым метал-

лам. Петрозаводск. 172 с. — *Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К.* 2008. Почвы Карелии: геохимический атлас. М. 47 с. — *Ali G., Srivastava P. S., Iqbal M.* 2000. Influence of cadmium and zinc on growth and photosynthesis of *Bacopa monniera* L.cultivated *in vitro* // Biol. Plant. Vol. 43. № 4. P. 599–601. — *Burzyński M.* 1985. Influence of lead on the chlorophyll content and on initial steps of its synthesis in greening cucumber seedlings // Acta Soc. Bot. Pol. Vol. 54. №. 1. P. 95–105. — *Cox R. M., Hutchinson T. S.* 1981. Multiple and co-tolerance to metals in the grass *Deshampsia cespitosa*: adaptation, preadaptation and «cost» // J. Plant Nutr. Vol. 3. № 1. P. 731–741. — *Ernst W.* 1976. Physiological and biochemical aspects of metal tolerance // Effects of air pollutants on plants. Cambridge etc. P. 115–133. — *Haag-Kerwer A., Schäfer H. J., Heiss S., Walter C., Rausch Th.* 1999. Cadmium exposure in *Brassica juncea* causes a decline in transpiration rate and leaf expansion without effect on photosynthesis // J. Exp. Bot. Vol. 50. № 321. P. 1827–1835. — *Horváth G., Droppa M., Oravecz A., Raskin V. I., Marder J. B.* 1996. Formation of the photosynthetic apparatus during greening of cadmium-poisoned barley leaves // Planta. Vol. 199. P. 238–243. — *Hovmand M. F., Tjell J C., Mosbaek H.* 1983. Plant uptake of airborne cadmium // Environ. Pollut. Vol. 30. P. 27–32. — *Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M., Sairam R. K.* 2004. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // Biol. Plant. V. 48. № 2. P. 255–260. — *Merrington G., Alloway B. J.* 1994. The flux of Cd, Cu, Pb and Zn in mining polluted soils // Water Air Soil Pollut. Vol. 73. P. 333–344. — *Molas J.* 1997. Changes in morphological and anatomical structure of cabbage (*Brassica oleracea* L.) outer leaves and in ultrastructure of their chloroplasts caused by an *in vitro* excess of nickel // Photosynthetica. Vol. 34. № 4. P. 513–522. — *Poschenrieder C., Barceló J.* 1999. Water relation in heavy metals stressed plants // In: Heavy Metal Stress in Plants. From Molecules to Ecosystems. Berlin–Heidelberg–New York: Springer. P. 207–231. — *Van Assche F., Glijsters H.* 1990. Effects of metals on enzyme activity in plants // Plant Cell Environ. V. 13. № 1. P. 195–206. — *Vassilev A., Kerin V., Atanassov P.* 1996. Effect of cadmium pollution of soil upon productivity and seedling qualities of two winter barley (*H. vulgare* L.) cultivars // Bulg. J. Agric. Sci. Vol. 2. P. 333–340.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

А. Ю. Калинин[1, 2], Т. А. Рубцова[1, 2]

[1] Государственный природный заповедник «Бастак»

[2] Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
679016, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4. E-mail: ecolicarp@mail.ru

Ключевые слова: *растительность, экологические функции, особо охраняемые природные территории.*

Растительность Еврейской автономной области (ЕАО) характеризуется разнообразным флористическим и фитоценотическим составом. Наряду с широтной зональностью и вертикальной поясностью растительности встречается большое количество интразональных группировок, создающих пестроту и мозаичность растительного покрова. Здесь наблюдается значительное разнообразие условий местообитания, определяющееся расположением и высотой горных хребтов, неравномерным распределением влаги и тепла на склонах гор в зависимости от их экспозиции и господствующих ветров, расположением гидрографической сети, близостью крупного экологического коридора, по которому осуществлялся обмен видов — р. Амур, разнообразием почв, а также связанное с деятельностью человека.

Большая часть ЕАО входит в северную подзону зоны смешанных хвойно-широколиственных лесов, лишь крайний север — в южно-таежную подзону зоны хвойных лесов (Колесников, 1969). В соответствии с ботанико-географическим районированием (Ливеровский, Колесников, 1949) южная часть Малого Хингана и территория Среднеамурской низменности относится к Амуро-Уссурийскому округу Дальневосточной хвойно-широколиственной лесной области, а северная часть — к Амурско-Сихотэ-Алиньскому темнохвойно-лесному округу Амурско-Охотской темнохвойно-лесной подобласти Евразиатской хвойно-лесной области. На основе геоботанических исследований Г. Э. Куренцова (1967) предложила природное районирование ЕАО, выделив 7 геоботанических районов: *Сутарско-Помпеевский* широколиственно-елово-кедровых лесов и их производных; *Верхне-Каменушкинский* темнохвойных лесов; *Хингано-Кульдурский* мелколиственных редколесий и горных вейниковых лугов на месте темнохвойных лесов; *Приамурский* низкогорный широколиственных лесов с преобладанием дубовых лесов; *Низинный Ино-Бирский* заболоченных лиственничных редколесий в сочетании с марями, болотами и мокрыми вейниково-осоковыми лугами; *Равнинный Приамурский* влажных и мокрых вейниковых лугов, сочетающихся с редколесьями лиственных пород, кустарниковыми зарослями и болотами; *Низинный Урми-Амурский* зарослей ерника в сочетании с болотами и мокрыми вейниково-осоковыми лугами.

Особо охраняемые природные территории (ООПТ) неравномерно представлены в природных (геоботанических) районах (рис.). Проведенный анализ местонахождений ООПТ позволил выявить, что максимальное их количество (10) находится в Равнинном Приамурском, причем 8 из них приходится на памятники природы; в Приамурском — 9 (5 — памятники природы). В Сутарско-Помпеевском районе 6 ООПТ, из них 2 — памятники природы, 3 — заказники и 1 — заповедник, в Низинном Ино-Бирском — 3 (заповедник, заказник, дендропарк), в Низинном Урми-Амурском — одна ООПТ (часть заказника Забеловский). В двух северных районах (Верхне-Каменушкинский и Хингано-Кульдурский) охраняемые территории отсутствуют.

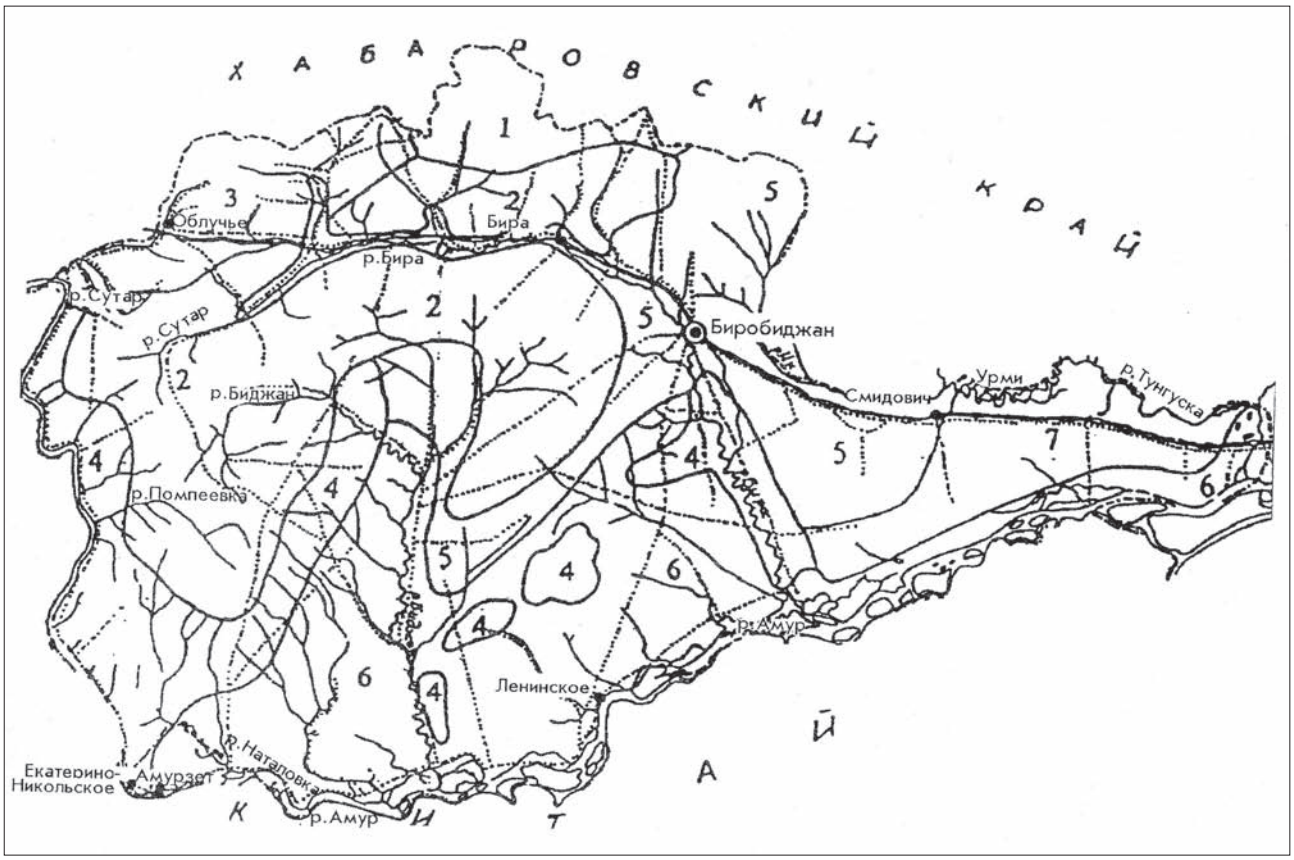


Рис. Картосхема природного районирования Еврейской автономной области (по: Куренцова, 1967).

Сплошная линия — границы районов, линия из точек — основные маршруты; 1–7 — номера районов: 1 — Верхне-Каменушкинский — темнохвойных лесов; 2 — Сутарско-Помпеевский — широколиственно-елово-кедровых лесов и их производных; 3 — Хингано-Кульдурский — мелколиственных редколесий и горных вейниковых лугов на месте темнохвойных лесов; 4 — Приамурский — широколиственных лесов с преобладанием дубовых; 5 — Низинный Ино-Бирский — заболоченных лиственничных редколесий в сочетании с марями, болотами и мокрыми вейниково-осоковыми лугами; 6 — Равнинный Приамурский — влажных и мокрых вейниковых лугов, сочетающихся с редколесьями лиственных пород, кустарниковыми зарослями и болотами; 7 — Низинный Урми-Амурский — зарослей ерника в сочетании с болотами и мокрыми вейниково-осоковыми лугами.

Эффективность функционирования ООПТ тесно связана с устойчивостью растительного покрова ее территории (Шлотгауэр, 2007а). Сбалансированное развитие территории невозможно без экологических функций лесной растительности, которая в результате нерегламентируемых концентрированных рубок, горнопромышленного производства и катастрофических пожаров утрачивает свои позиции в горных структурах Притихоокеанья (Шлотгауэр, 2007б). Это в полной мере распространяется и на другие районы, в том числе — Приамурье.

Все растительные формации выполняют важные экологические функции, способствующие поддержанию экологического баланса территории, однако в разных ценозах они не одинаковы. Кустарничково-мелкотравно-зеленомошные, зеленомошно-разнотравно-папоротниковые ельники выполняют водорегулирующую, водоохранную, противоэрозионную экологические функции, горно-тундровые или подгольцовые растительные сообщества способствуют поддержанию устойчивости. Экологические функции мелколиственных лесов, расположенных на горных склонах, — средообразующая, биотопическая, водорегулирующая, водозапасающая, от которых зависит экологический баланс между всеми составляющими экосистем, их состояние и развитие. В центральной части области находятся основные локусы кедрово-широколиственные лесов. Именно на территории ЕАО проходит северная граница распространения сосны корейской и данных лесов. Для кедрово-широколиственных лесов характерны многообразие видового состава и сложность строения. Экологические функции их также многообразны — средообразующая, ландшафтно-стабилизирующая (противоэрозионная, почвозащитная), биостационная и др. Дубняки имеют высокое видовое разнообразие, их экологические функции — почвозащитная, биотопическая, водоохранная и др. По мере продвижения к югу растительный покров области становится более ксерофитным. Здесь наблюдается наибольшая концентрация видов, относящихся к даурской флоре. Основные экологические функции растительного покрова с преобладающими широколиственными лесами — средоформирующая, биотопическая, почвозащитная, водорегулирующая и др. На переувлажненных глеево-торфянистых и торфянистых почвах широких речных долин коренным типом растительного покрова являются лиственничники, черноберезово-дубовые леса паркового типа, ильмово-ясеневые, тополевые, а также осиново-белоберезовые,

смешанные широколиственные леса с примесью мелколиственных хвойных пород на склонах. На равнинных участках распространены осоково-разнотравно-вейниковые, разнотравно-вейниково-осоковые кочковатые с влаголюбивым разнотравьем, разнотравно-вейниково-осоковые кочковатые закустаренные луга. В наиболее влажных местообитаниях с хорошей аэрацией почвы и проточным увлажнением отмечены почти чистые вейниковые травостои с небольшой примесью гигромезофитного разнотравья или разнотравные луга с примесью осок и вейника. Их биотопические функции — водозапасающая, водорегулирующая. Луговые и болотные биотопы нередко деградируют в результате понижения уровня воды и систематических пожаров, превращаясь в сухие луга с кустарниковыми зарослями. Такие изменения произошли за последние десятилетия с рядом водно-болотных угодий региона. Для предотвращения их дальнейшей деградации целесообразно сохранившиеся участки взять под особую охрану. Вдоль русел рек, проток простираются ивовые заросли. Несмотря на низкий уровень видового богатства (менее 100 видов), они имеют огромное значение и выполняют также важные экологические функции, прежде всего — водоохранную и биотопическую.

Таким образом, растительный покров ЕАО, сохраняя высокое биоразнообразие лесных, скальных, луговых, прибрежно-водных формаций, выполняет важнейшие экологические функции — средообразующую, водорегулирующую, водоохранную, мерзлотостабилизирующую, противоэрозионную, биотопическую, санитарно-гигиеническую и др. Для устойчивого существования территории необходимо сохранение, расширение и структурирование системы ООПТ. Отмечаемые в последние десятилетия нарастание антропогенной трансформации, деградация экосистем, унификация видового состава растительных сообществ приводят к падению водности, иссушению болот и водоемов, развитию эрозии и дефляции почвенного покрова. Все эти процессы ведут к нарушению экологического баланса территории. Для сохранения растительного покрова и устойчивого развития территории ЕАО необходимо совершенствование системы охраняемых природных территорий, в частности, создание кластерных участков заповедника «Бастак» — «Помпеевский» и «Забеловский», природного парка «Кульдур», охранной зоны кластера «Забеловский» — «Большая падь», охраняемого ландшафта «Кедровостланиковый» и точечных, но очень важных для сохранения редких видов растений природоохранных объектов — памятников природы. Эти территории мы рекомендуем включить в эконет ЕАО для сохранения как редких видов растений, так и растительных сообществ из всех природных районов ЕАО, в том числе не представленных в существующих ООПТ (Калинин, 2009).

Список литературы

Калинин А. Ю. 2009. Оптимизация сети особо охраняемых природных территорий Еврейской автономной области: Автореф. дис…. канд. биол. наук. Владивосток. 23 с. — *Колесников Б. П.* 1969. Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М. С. 206–250. — *Куренцова Г. Э.* 1967. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток. 61 с. — *Ливеровский Ю. А., Колесников Б. П.* 1949. Природа южной половины Советского Дальнего Востока — физико-географическая характеристика. М. 380 с. — *Шлотгауэр С. Д.* 2007а. Антропогенная трансформация растительного покрова тайги / Отв. ред. Б. А. Воронов. М. 178 с. — Шлотгауэр С. Д. 2007б. Особо охраняемые природные территории Приамурья и пути их оптимизации // География и природные ресурсы. № 1. С. 69–75.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ РЯД СИНТАКСОНОВ АСС. *NYMPHOIDETUM PELTATAE* (ALL. 1922) OBERD. ET MÜLLER 1960

Г. А. Карпова

Институт гидробиологии НАН Украины
03210, Украина, Киев, пр. Героев Сталинграда, 12. E-mail: galakarpova@yahoo.com

Ключевые слова: *нимфейник щитолистный, экологическая приуроченность синтаксонов.*

При классификации водной и прибрежно-водной растительности многие исследователи отдают предпочтение подходам школы Браун-Бланке. Это позволяет, по мнению R. H. Whittaker (1962), сообщать такое количество информации о связях видов, типах сообществ и условиях местообитания, которые вряд ли можно получить, используя другие методы. Однако некоторые авторы отмечают, что подход к выделению растительных ассоциаций бывает формальным (Бобров, Чемерис, 2003). Объем растительной ассоциации применительно к макрофитной растительности велик и часто соответствует объему формации доминантной классификации; при этом синтаксон ранга ассоциации уже не способен отражать специфику конкретных экологических условий, что было выигрышным моментом флористической классификации. В этом случае важным становится выделение внутри ассоциации более мелких синтаксономических единиц (субассоциаций, вариантов), которые могли бы адекватно отображать конкретные условия среды. Это позволит выявить как их разнообразие в природе, так и тонкие региональные и экологические различия между ними.

Интересным при установлении синтаксономической структуры ассоциации представляется динамический подход, при котором выделяются стадии развития сообществ, отражающие трансформацию мелко-

водной зоны водоемов — от формирующихся мелководий до прибрежных экотопов. Такие динамические стадии развития отличаются друг от друга не только приуроченностью ценозов к различным типам экотопов, но и флористическим составом, а также долей участия различных видов в их сложении.

Нимфейник щитолистный (*Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze) — реликтовый вид с дизъюнктивным ареалом. Ценозы асс. ***Nymphoidetum peltatae*** (All. 1922) Oberd. et Müller 1960 относительно редко встречаются как в Европе в целом, так и в Украине, их местонахождения локальны и немногочисленны. Для Украины известны местонахождения вида в реках и пойменных водоемах Десны, Южного Буга, Днестра, реках бассейна Припяти, водохранилищах Днепра, а также в устье Днепра и Дуная, реках Закарпатской низменности (Балашов, 1969; Дубина, Мороз, 1977). Наиболее массивные его заросли расположены в устьевых участках рек Дуная, Днепра, Днестра, Южного Буга, где имеются большие площади мелководий с сохранившимся естественным гидрологическим режимом. Нами были исследованы местонахождения нимфейника щитолистного в Украине: устьевые области Дуная, Днепра, Южного Буга, дельта Днестра, днепровские водохранилища (Каховское, Запорожское), реки Десна, Случь. На основе имеющихся 75 описаний фитоценозов для различных физико-географических зон Украины (Полесье, Лесостепь, Степь) в рамках ассоциации были выделены субассоциации и варианты, которые отражают региональные и экологические особенности мест произрастания вида (табл.).

Таблица

Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Oberd. et Müller 1960

Синтаксон	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
Число описаний	**19**	**6**	**9**	**16**	**13**	**12**
Местонахождение	**Ду Дн Юб Де Дв**	**Ду**	**Ду**	**Ду Дн Дс Сл Юб**	**Ду Дн Дс**	**Дн Дс Де Сл**
Диагностические виды синтаксонов						
Nymphoides peltata	V $^{2–5}$	V $^{4–5}$	V $^{3–5}$	V $^{3–5}$	V $^{3–5}$	V $^{3–5}$
Д. в. subass. ***Nymphoidetum peltatae trapetosum natantis***						
Trapa natans	.	V $^{+–2}$	V $^{1–3}$	I $^{r–1}$	.	.
Д. в. subass. ***Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae***						
Nuphar lutea	.	II $^{+–1}$	.	V $^{1–3}$	V $^{+–2}$	I $^{+–1}$
Д. в. var. ***Scirpus triqueter***						
Scirpus triqueter	.	.	V $^{+–1}$	.	I ^{1}	.
Д. в. var. ***Sparganium erectum***						
Sparganium erectum	I $^{+}$	.	III $^{+–1}$	.	V $^{+–3}$	.
Д. в. subass. ***Nymphoidetum peltatae amphibiae***						
Sagittaria sagittifolia	.	.	.	.	I +	II $^{+}$
Sparganium emersum	.	.	.	.	.	II $^{+–1}$
Glyceria maxima	.	.	.	.	.	II $^{+–2}$
Alisma plantago-aquatica	.	.	.	.	.	II $^{+}$
Butomus umbellatus	.	.	.	.	.	III $^{+–1}$
Диагностические виды класса ***Lemnetea***						
Ceratophyllum demersum	III $^{r–2}$	III $^{r–2}$	III $^{r–2}$	IV $^{+–2}$	III $^{+–5}$	I $^{+}$
Lemna minor	.	.	II $^{1–2}$	.	I $^{r–3}$	III $^{r–2}$
Lemna trisulca	.	.	I $^{+–3}$	.	I ^{1}	I $^{+}$
Spirodela polyrhiza	.	.	II $^{r–2}$	I $^{+}$	I $^{r–2}$	I ^{2}
Salvinia natans	I $^{+}$	I $^{+}$	I $^{+}$	II ^{1}	III $^{+–3}$	.
Hydrocharis morsus-ranae	.	.	II ^{1}	I $^{+}$	.	I $^{+}$
Stratiotes aloides	.	.	I $^{+}$	.	I ^{1}	.
Utricularia vulgaris	.	II $^{1–2}$	III $^{1–2}$	.	I $^{+–2}$	.
Диагностические виды класса ***Potametea***						
Potamogeton perfoliatus	.	I^{+}	.	I $^{+}$	.	I $^{+}$
Myriophyllum spicatum	III $^{+–2}$	.	III $^{1–2}$	II $^{+–2}$	II $^{r–2}$	I $^{+}$
Myriophyllum verticillatum	I $^{+–1}$	I ^{3}	II $^{1–2}$	.	II $^{+–3}$	.
Batrachium circinatum	I $^{+–3}$	I ^{2}	I $^{3–4}$	.	I $^{2–5}$	.
Najas marina	I $^{+}$	.	.	II ^{1}	I ^{1}	.
Vallisneria spiralis	I $^{1–3}$	.	.	II ^{1}	I ^{1}	.
Nymphaea alba		II $^{+–1}$		I ^{2}	I $^{+–2}$	
Диагностические виды класса ***Phragmitio-Magnocaricetea***						
Typha angustifolia	.	.	.	.	I $^{+–1}$	.
Scirpus lacustris	.	.	.	.	II $^{+–2}$	
Bolboschoenus maritimus	.		.	.	.	II $^{+–2}$

Примечание. Синтаксоны: 1 — subass. ***Nymphoidetum peltatae typicum***, 2 — subass. ***Nymphoidetum peltatae trapetosum natantis,*** 3 — var. ***Scirpus triqueter,*** 4 — subass. ***Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae,*** 5 — var. ***Sparganium erectum,*** 6 — subass. ***Nymphoidetum peltatae amphibiae.*** Местонахождения: Ду — Килийская дельта Дуная, Дн — Днепровская устьевая область, Дв — днепровские водохранилища, Дс — дельта Днестра, Де — Десна, Сл — Случь (приток Припяти), Юб — устьевая область Южного Буга. С невысоким постоянством отмечены: *Potamogeton nodosus* 4(+); *Chara sp.* 4(5); *Persicaria amphibia* 1(+), 6(+); *Sium latifolium* 6(1); *Oenanthe aquatica* 6(1); *Eleocharis palustris* 6(1); *Rorippa amphibia* 6(1).

Первой в этом своеобразном экологическом ряду развития ассоциации является инициальная субассоциация (subass. ***typicum***). Ее ценозы отмечены для формирующихся аллювиальных мелководий преимущественно крупных водоемов со сложными гидродинамическими процессами (авандельтовые участки устьевых областей Днепра, Дуная, Днестра, мелководья днепровских водохранилищ, главное русло среднего течения Десны, устьевая область Южного Буга), где они могут занимать значительные площади. Для экотопов характерны самые большие для ассоциации глубины (до 2.2 м), слабо заиленные песчаные донные отложения, сравнительно высокие скорости течения (до 1 м/с). Флористический состав крайне обеднен (8 видов), характерно практически полное отсутствие видов из союзов ***Lemnion***, ***Hydrocharition*** (вследствие напряженности гидродинамических процессов: течение, ветро-волновая активность). Обычно выражен только ярус растений с плавающими листьями, в отдельных случаях имеется ярус погруженных растений, сложенный ограниченным числом видов с небольшим проективным покрытием. Субассоциация отражает ранние стадии сингенетического зарастания формирующихся аллювиальных мелководий. Ее ценозы не характерны для водоемов Западной Европы, некоторый аналог приводится в работе R. Pott (1980), который описывает такие ценозы, как фрагментные, флористически обедненные образования, сложенные в основном *Nymphoides peltata*.

Ценозы subass. ***Nymphoidetum peltatae trapetosum natantis*** (Клоков, Карпова, 1988) были выявлены исключительно в Килийской дельте Дуная, хотя раньше ценозы аналогичного состава отмечались и в устьевой области Днепра (Зеров, 1971). На сокращение ареала и уменьшение обилия водяного ореха плавающего (*Trapa natans* L.) в дельте Днепра повлияло заметное осолонение устьевой области реки, изменение гидрологического режима в связи с зарегулированием Днепра и уменьшением его водного стока. Ценозы такого состава приурочены к местообитаниям с более ограниченным водообменом, илистыми донными отложениями, интервалом глубин 1.0–1.5 м (вершины заливов, плесы в окружении воздушно-водной растительности), приближаясь по своей экологии и флористическому составу к ценозам, описанным для стран Западной Европы (Sanda, Popescu, 1973; Oberdorfer, 1977; Otahel'ova, 1980; Pott, 1980). В составе этой субассоциации был выделен var. ***Scirpus triqueter***, который можно считать региональным, так как его диагностический вид *Scirpus triqueter* L. среди изученных регионов встречается только на Дунае. Ценозы варианта характеризуются наличием яруса воздушно-водных растений, представленного, кроме камыша трехгранного, в некоторых случаях и ежеголовником прямым (*Sparganium erectum* L.). Среди экологического ряда выделенных синтаксонов они эдифицируют большую степень изоляции мелководий и приурочены к изолированным вершинам заливов дельты Дуная. Ценозы этого регионального варианта более флористически насыщены (15 видов), преобладают виды евтрофно-болотного комплекса, хорошо выражен ярус погруженных растений. Вследствие большей изоляции и развития процессов заболачивания отмечается постоянное присутствие, иногда со значительным развитием, видов из союзов ***Lemnion***, ***Hydrocharition*** (8 видов).

В состав subass. ***Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae*** входят ценозы, в которых содоминантом *Nymphoides peltata* выступает *Nuphar lutea* (L.) Smith; их E. Oberdorfer (1977) также выделяет в ранг субассоциации. Однако G. Philippy (1969) понимает их как термофильную расу ассоциации ***Myriophyllo-Nupharetosum*** Koch 1926, а H. Krausch (1959) — как термофильную расу ассоциации ***Spirodelo-Salvinietum*** Slavnic 1956. Наибольшего выражения эта субассоциация достигает в устьевой области Днепра, Днестра, Южного Буга, реках Десна, Случ; в Килийской дельте Дуная известно только 4 ее местонахождения (Клоков, Карпова, 1988). Ценозы занимают участки прибрежных мелководий рек, а также аллювиальные косы крупных рукавов дельт, для которых характерно постоянное отложение аллювия, развиваются в пойменных водоемах с хорошим водообменом. Интервал глубин — 0.8–1.7 м, заилено-песчаные донные отложения, скорость течения ослабевает, но еще достаточно выражена (до 0.3 м/с). Флористический состав насчитывает 14 видов, в нем умеренное участие принимают погруженные и свободноплавающие виды. Ценозы имеют 2-ярусное строение, первый ярус растений с плавающими листьями образован *Nymphoides peltata* с содоминантом *Nuphar lutea*, ярус погруженных растений не всегда выражен хорошо, сложен видами *Vallisneria spiralis* L., *Najas marina* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Ceratophyllum demersum* L.

Для более изолированных местообитаний в рамках этой субассоциации выделен var. ***Sparganium erectum***, ценозы которого наиболее выражены в устьевой области Днепра, дельте Днестра, реже — дельте Дуная. Они наиболее флористически насыщены среди всех синтаксонов ассоциации (18 видов), имеют 3-ярусное строение, развиваются на мелководьях с ограниченным водообменом (пойменные водоемы, вершины заливов) в диапазоне глубин 0.7–1.2 м.

Завершает экологический ряд ассоциации земноводная субассоциация (subass. **amphibiae**), которая характерна для прибрежий водоемов со значительным колебанием уровня воды (дельты Дуная, Днестра, русла Десны, Случи). Необходимым условием для развития таких ценозов является наличие мощных илистых отложений в прибрежной зоне, которые дают возможность сохранения зарослей нимфейника при понижении уровня воды и осушения мелководий. На таких участках с глубинами 0–0.2 м в сложении травостоя принимают участие многочисленные виды аллювиофильного комплекса — *Butomus umbellatus* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium emersum* Rehm, которые являются диагностическими для этой субассоциации. Виды класса ***Potametea*** практически не выражены, в то время как виды

класса ***Lemnetea*** довольно многочисленны, хотя и не развиваются в большом количестве. В этих условиях переменного уровня воды и возможного пересыхания нимфейник щитолистный может образовывать наземную форму (Доброхотова, 1940; Зеров, 1971; Sanda, Popescu, 1973). В работах западноевропейских авторов есть аналоги выделенной земноводной субассоциации, ценозы которых приурочены к водоемам с сильным колебанием уровня воды. Однако дифференциальным видом для синтаксона является *Polygonum amphibium* L., который для описанных нами ценозов не характерен (встречается два раза).

Таким образом, примененный динамический подход при изучении конкретной ассоциации позволяет рассмотреть развитие ее ценозов в контексте изменений условий среды, в данном случае — от формирующихся мелководий до мелководий переменного уровня воды вплоть до их пересыхания. Синтаксономическая структура ассоциации для Украины выглядит следующим образом:

Nymphoidetum peltatae (All. 1922) Oberd. et Müller 1960
- subass. ***Nymphoidetum peltatae typicum***
- subass. ***Nymphoidetum peltatae trapetosum natantis***
  - var. ***Scirpus triqueter***
- subass. ***Nymphoidetum peltatae nupharetosum luteae***
  - var. ***Sparganium erectum***
- subass. ***Nymphoidetum peltatae amphibiae***

Список литературы

Балашов Л. С. 1969. Плавун щитолистий (*Nymphoides peltata* (S. Gmel.) Kuntze) та асоціації з його участю у водоймах верхів'їв Південного Бугу// Укр. ботан. журн. Т. 26. № 2. С. 72–74. — *Бобров А. А., Чемерис Е. В.* 2003. Описание растительных сообществ в водоемах и водотоках и подходы к их классификации методом Браун-Бланке// Гидроботаника: методология, методы: Материалы школы по гидроботанике (пос. Борок 8–12 апр. 2003 г.) Рыбинск. С. 105–117. — *Доброхотова К. В.* 1940. Ассоциации высшей водной растительности как фактор роста дельты Волги // Тр. Астраханского гос. заповедника. Вып. 3. С. 13–84. — *Дубина Д. В., Мороз С. А.* 1977. *Nymphoides peltata* (S. Gmel.) Kuntze на Україні // Укр. ботан. журн. Т. 34. № 4. С. 398–402. — *Зеров К. К.* 1971. Рослинність Дніпро-Бузького лиману і можливий вплив на неї забирання дніпровської води // Дніпро-Бузький лиман. Вплив гідробудівництва на гідрохімію, біологію водяних організмів та їх чисельність. Київ. С. 14–31. — *Клоков В. М., Карпова Г. А.* 1988. Применение методов школы Браун-Бланке для классификации сообществ болотноцветника щитолистного (*Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze) на Украине // Бот. журн. Т. 73. № 6. С. 845–849. — *Krausch H. D.* 1959. Verbreitungskarten brandenburgischer Leitpflanzen // Wis. Z. Pädagog. Hochschule Potsdam, Math.-Nat. Reihe. № 4. S. 105–150. — *Oberdorfer E.* 1977. Süddeutsche Pflanzengessellschaften // Pflanzensoziologie, Jena. № 10. 311 S. — *Otahel'ova H.* 1980. Makrofytné spoločenstvá otvorených vid Podunajskej roviny (Trieda ***Lemnetea***, ***Potamogetonetea***) // Biol. Pl. Vol. 26. № 3. 175 p. — *Philippy G.* 1969. Laichkraut und Wasserlinsengesellschaften des Oberrheingebietes zwischen Strassburg und Mannheim // Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden Würtemberg. Bd 37. S. 102–172. — *Pott R.* 1980. Die Wasser- und Simpfvegetation eutropher//Abhand. Landesmuseum. Bd 42. Hf 2. 280 S. — *Sanda V., Popescu A.* 1973. Cercĕtari privind flora si vegetatia din Delta Dunări // Stud. Cercet/ Ser. Bot. T. 25. № 5. P. 309–424. — *Whittaker R. H.* 1962. Classification of natural communities // Bot. Rev. Vol. 28. № 1. P. 17–25.

ОСНОВНЫЕ ПРИРОДНЫЕ ГРАДИЕНТЫ СРЕДЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ВОДНОЙ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ЛЕСОСТЕПНОЙ И СТЕПНОЙ ЗОН ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Л. М. Киприянова

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал
630090, Новосибирск, Морской пр., 2. E-mail: kipr@iwep.nsc.ru

Ключевые слова: *градиенты среды*, *водная и прибрежно-водная растительность, видовое и ценотическое богатство, Западная Сибирь.*

Территория юга Западной Сибири в пределах Новосибирской области распределена между несколькими геоморфологическими структурами: Салаирский кряж, Приобское плато, Барабинская низменность и Кулундинская равнина (Западная Сибирь, 1963). На изученной территории представлены различные типы водных объектов: реки, пресные пойменные озера Приобского плато и Салаирского кряжа, озера равнинной части Обь-Иртышского междуречья с минерализацией от 0.1 до более, чем 300 г/дм^3. Такое разнообразие естественных природных объектов на относительно небольшой территории позволило исследовать изменения характерных черт водной и прибрежно-водной растительности на трех естественных градиентах среды. Первый — комплексный градиент, связанный с ростом трофности вод и аллювиальности грунтов в горно-равнинном водотоке, второй — градиент, связанный со степенью заболоченности пойменных озер, третий — комплексный градиент минерализации в озерах.

В 1995–1997 гг. было сделано 390 геоботанических описаний, собрано 470 гербарных листов сосудистых растений в бассейне р. Бердь, пешеходными и лодочными маршрутами пройдено около 264 км. Кро-

ме того, с лодки и с берега обследовано 14 пойменных озер (стариц). В 2001–2009 гг. на территории Барабинской низменности и Кулундинской равнины обследованы более 65 озер в пределах Новосибирской области, сделано более 300 полных геоботанических описаний, собрано более 500 гербарных листов сосудистых растений. Полученные данные в определенной степени отражены в публикациях автора (Киприянова, 2006; Киприянова, 2008; Лащинский, Киприянова, 2009).

1. Комплексный градиент трофности-аллювиальности в горно-равнинном водотоке

От верхнего течения горно-равнинной реки к нижнему происходит уменьшение скоростей течения, возрастает трофность вод, увеличиваются площади экотопов с аллювием мелких фракций. В верхнем течении прозрачность вод в июле по данным непосредственных измерений не превышала 40 см, воды олигосапробные. В среднем течении прозрачность вод в июле — до 100 см, возрастает сапробность (воды олиго-бета-мезосапробные). Содержание в воде биогенов растет не только в связи с увеличением площади водосбора, но и в связи с тем, что прибрежная зона находится под влиянием пастбищной нагрузки. В нижнем течении по сравнению со средним прозрачность уменьшается и не превышает 70 см, сапробность вод возрастает до уровня бета-мезосапробных.

Вслед за изменением наборов экотопов от верхнего течения реки к нижнему меняются наборы доминирующих видов, комплекты ценозов и видов, общее видовое и ценотическое богатство.

1.1. Смены ценотического состава, наборов доминантов. На перекатах верхнего течения реки преобладают сообщества с доминированием *Petasites radiatus* площадью 100 м^2 и более, на плесах довольно обычны сообщества ассоциаций ***Scirpo lacustris–Nupharetum luteae*** и ***Scirpetum lacustris***, небольшие по площади (обычно не более 10 м^2), с бедным видовым составом (1–4 вида). Один раз было отмечено сообщество асс. ***Naumburgietum thyrsiflorae***.

В среднем течении реки встречаемость сообществ ассоциаций ***Nardosmietum laevigatae***, ***Scirpetum lacustris*** и ***Scirpo lacustris–Nupharetum luteae*** остается прежней, только площади зарослей камыша и кубышки заметно возрастают. Появляются сообщества ассоциаций, не отмеченные в верхнем течении, — ***Potamogetonetum crispi***, ***Potamogetonetum tenuifolii***, ***Potamogetonetum lucentis***, но если ***Potamogetonetum tenuifolii*** редка, то ***Potamogetonetum crispi*** и ***Potamogetonetum lucentis*** довольно обычны. Отмечены ассоциации класса ***Phragmito-Magnocaricetea***, индицирующие скопления мелкообломочного и глинистого аллювия (***Equisetetum fluviatilis***, ***Sagittario–Sparganietum emersi*** субасс. ***typicum***) а также сообщества обсыхающих в межень галечников и гравия (***Eleocharitetum austriacae***, ***Eleocharito palustris–Agrostietum stoloniferae***). Экотопы с вязкими глинисто-песчаными грунтами занимает и ассоциация с доминированием *Naumburgia thyrsiflora*, которая становится обычной на этом участке.

На участке нижнего течения реки вовсе не отмечены редкие в среднем течении сообщества асс. ***Potamogetonetum tenuifolii***. Так же, как и в среднем течении р. Бердь, обычными в нижнем течении являются такие ассоциации класса ***Potamogetonetea***, как ***Scirpo lacustris–Nupharetum luteae***, ***Potamogetonetum crispi***, ***Potamogetonetum lucentis***. Впервые появляются на этом участке и становятся обычными сообщества с доминированием бета-мезосапробных видов — ассоциации ***Ceratophylletum demersi, Potamogetonetum pectinati***, ***Polygonetum amphibii***. Впервые появляется в нижнем течении и такая очень редкая в Берди ассоциация, как ***Myriophylletum spicati***. Вследствие обилия аллювиальных отложений мелких фракций стали более частыми по сравнению со средним течением Берди сообщества ассоциаций ***Sagittario–Sparganietum emersi*** субасс. ***typicum***, ***Equisetetum fluviatilis***, ***Eleocharito palustris–Agrostietum stoloniferae***. Впервые на этом участке появились и стали довольно обычными на наносных грунтах ценозы ассоциаций ***Sagittario–Sparganietum emersi*** субасс. ***sagittarietosum***, ***Eleocharitetum palustris***, ***Sparganietum erecti***, а на сырых песчаных отмелях — сообщества пойменного эфемеретума асс. ***Cypero-Limoselletum***. По сравнению с верхним и средним течением Берди очень редко стали встречаться сообщества асс. ***Nardosmietum laevigatae***, причем в нижнем течении они никогда не бывают большими по площади и часто поражены грибковыми болезнями.

1.2. Видовое и ценотическое богатство на градиенте трофности-аллювиальности. В составе водных сообществ[1] верхнего течения реки было зарегистрировано 12 видов. Общее количество видов в водных сообществах вниз по течению Берди увеличивается и достигает в среднем течении — 32, в нижнем течении — 42 видов.

Фитоценотическое разнообразие водной и прибрежно-водной растительности верхего течения горно-равнинной реки невысокое — 6 ассоциаций, что обусловлено низким содержанием в воде биогенов и бедностью набора экотопов. Ценотическое богатство в среднем течении Берди по сравнению с верхним течением возрастает и достигает 16 синтаксонов ранга ассоциации. Особенно заметно увеличение разнообразия сообществ класса ***Potamogetonetea*** (с 1 до 6), что связано с ростом трофности вод, а также появление сообществ аллювиальных отложений порядка ***Oenanthetalia*** (3 ассоциации), которые невелики по площади и довольно редки, как и предпочитаемые ими экотопы. Фитоценотическое разнообразие водной и прибрежно-водной растительности в нижнем течении по сравнению со средним течением возрастает и достигает 20 ассоциаций. При этом разнообразие сообществ аллювиальных отложений (порядка ***Oenan-***

1 В расчет брались только водные описания, т. е. описания, не включающие сушу.

thetalia aquaticae) становится максимальным (4 ассоциации) в связи с обилием соответствующих местообитаний, а разнообразие синтаксонов класса ***Potamogetonetea*** возрастает до 7 ассоциаций, что обусловлено возросшей в нижнем течении трофностью вод.

1.3. Особенности зарастания. Зарастание верхнего течения горно-равнинной реки — самое значительное по сравнению со средним и нижним течением Берди — составляет около 20–30 % площади акватории русла. Местами на сотни метров вдоль русла простираются густые заросли сообществ асс. ***Nardosmietum laevigatae***, полностью закрывающие водное зеркало.

Сообществами водной и прибрежно-водной растительности покрыто приблизительно 10–20 % площади акватории среднего течения Берди. Фитоценозы асс. ***Scirpetum lacustris*** тяготеют к перекатам, а ассоциации ***Scirpo lacustris–Nupharetum luteae*** и ***Potamogetonetum lucentis*** — к глубоководным участкам плесов. *Potamogeton crispus* и *P. tenuifolius* не образуют длинных побегов, и поэтому заросли с их доминированием приурочены к относительно мелководным участкам плесов. Для сообществ асс. ***Nardosmietum laevigatae*** перекаты этого отрезка Берди, по-видимому, слишком глубоки, поэтому они часто тяготеют к прибрежной мелководной части перекатов и образуют заросли бордюрного типа.

Зарастание нижнего течения Берди — минимальное по сравнению с другими участками — составляет менее 5 % площади акватории. В наибольшей степени это связано с тем, что на данном отрезке воды Берди несут значительные количества наносов, что, в свою очередь, обусловлено легкой размываемостью лессовидных суглинков — основной почвообразующей породы на исследуемой территории.

2. Градиент, связанный со степенью заболоченности стариц

Особенности изменения характерных черт водной и прибрежно-водной растительности по градиенту роста степени заболоченности рассмотрены на примере растительности пойменных озер (стариц) бассейна р. Бердь.

Для стариц характерны колебания уровня воды в течение периода вегетации растений, высокая прогреваемость и прозрачность вод, илистые грунты. Нами условно выделены и используются в обсуждении результатов два типа пойменных водоемов — слабо заболоченные (относительно регулярно промываемые в половодье, на которых сплавинообразованию подвергнуто менее половины периметра озера) и сильно заболоченные (сплавинообразованию подвергнуто более половины периметра) старицы. В сильно заболоченных старицах бассейна Берди более заметно выражены признаки, характерные для дистрофных водоемов: коричневый цвет вод вследствие высокого содержания гуминовых кислот, торфянистые отложения на дне. По мере дистрофирования вод в озерах увеличиваются значения pH, уменьшается прозрачность вод. Прозрачность вод в сильно заболоченных старицах по данным непосредственных измерений была не выше 120 см, что меньше, чем в слабо заболоченных старицах (220 см). Поскольку во всех старицах представлены, а почти во всех старицах обильны индикаторы β-мезосапробных вод *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor* и т. д., старицы бассейна Берди можно отнести к β-мезосапробным водоемам. Индекс Пантле и Букк в слабо заболоченных старицах равен 1.69, в сильно заболоченных старицах — 1.79.

2.1. Смены ценотического состава, наборов доминантов. Так же как и в русле Берди, в слабо заболоченных старицах обычны ценозы роголистника и кубышки желтой, но полностью отсутствуют такие русловые ассоциации, как ценозы рдеста курчавого, рдеста блестящего, горца земноводного и урути колосистой. Зато хорошо представлены озерные сообщества класса ***Potamogetonetea*** — ассоциации ***Myriophylletum verticillati***, ***Hydrilletum verticillati***, ***Potamogetonetum perfoliati***. Среди сообществ класса ***Phragmito-Magnocaricetea*** характерно полное отсутствие преимущественно русловых сообществ ассоциаций ***Scirpetum lacustris***, ***Sparganietum erecti***, ***Nardosmietum laevigatae***, ***Eleocharito palustris–Agrostietum stoloniferae***. Сохраняется та же встречаемость асс. ***Equisetetum fluviatilis***, уменьшается встречаемость обеих субассоциаций асс. ***Sagittario-Sparganietum emersi*** и асс. ***Eleocharitetum palustris***, появляются ассоциации союза ***Cicution virosae***: ***Cicuto-Caricetum pseudocyperi*** и др. Самой яркой особенностью стариц по сравнению с руслом нижнего течения р. Бердь является хорошая представленность сообществ ассоциаций класса ***Lemnetea***, объединяющего фитоценозы с доминированием неукорененных плейстофитов: ***Lemno minoris-Spirodeletum polyrhizae***, ***Hydrocharito-Stratiotetum aloidis***, ***Lemnetum trisulcae***.

В сильно заболоченных старицах остается такой же, как и в слабо заболоченных, встречаемость ассоциаций класса ***Lemnetea*** и ассоциаций союза ***Nymphaeion*** — сообществ гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями. Полностью отсутствуют сообщества союза ***Potamogetonion*** — ценозы растений с погруженными в толщу воды листьями, наиболее чувствительных к отрицательному влиянию возрастания дистрофности, причем, задолго до полного зарастания водоема. Из всего набора сообществ класса ***Potamogetonetea*** остается всего лишь 3 ассоциации видов с плавающими на поверхности воды листьями. Сообщества союза ***Cicution virosae*** становятся обычными, появляются и новые по сравнению с предыдущим типом стариц ассоциации этого союза.

2.2. Видовое и ценотическое богатство на градиенте заболоченности стариц. Всего в водных сообществах слабо заболоченных стариц зарегистрировано 47 видов, что больше, чем в русле нижнего течения Берди. Общее количество видов, зарегистрированных в водных сообществах сильно заболоченных стариц, по сравнению со слабо заболоченными старицами уменьшается до 38.

Фитоценотическое разнообразие водной и прибрежно-водной растительности слабо заболоченных стариц по сравнению с руслом нижнего течения Берди возрастает до 24 синтаксонов ранга ассоциации за счет появления сообществ свободноплавающих растений — класса ***Lemnetea*** (3 ассоциации), увеличения до 9 синтаксонов разнообразия сообществ класса ***Potamogetonetea*** и появления ценозов (2 ассоциации и 1 сообщество) союза ***Cicution virosae*** — специфического набора сообществ заболачивающихся водоемов, часто образующих сплавины. Фитоценотическое разнообразие сильно заболоченных стариц составляет 16 синтаксонов ранга ассоциации.

2.3. Особенности зарастания. Серийное расположение сообществ в сильно заболоченных старицах выражено четче, чем в слабо заболоченных, благодаря хорошо выраженной зоне сплавин, которая замещает зону осок с возрастанием глубины. Сплавины лишь иногда прерываются зарослями укорененных на грунте воздушно-водных растений — фитоценозами ассоциаций ***Equisetetum fluviatilis***, ***Cicuto-Calletum palustris*** и др. За зоной сплавин располагаются комплексы сообществ с доминированием растений с плавающими листьями. В связи с полным отсутствием сообществ растений с погруженными в толщу воды листьями, оставшееся водное пространство занято сообществами неукорененных плейстофитов.

3. Комплексный градиент минерализации

3.1. Смены ценотического состава, наборов доминантов. Самой низкой минерализацией отличаются пресные сукцессионно старые озера севера лесостепной зоны (озера Большой Агучак, Кугалы, Маук, Кислы) с минерализацией 0.148–0.222 г/дм^3. На этих озерах хорошо представлен блок видов, характерных для сплавин, гигрогелофитов *Carex pseudocyperus, C. diandra, Cicuta virosa, Comarum palustre.* Только в этих озерах были отмечены ценозы, образованные телорезом (***Hydrocharito–Stratiotetum aloidis***), кубышкой желтой (***Nymphaeo–Nupharetum luteae***)**,** кувшинкой чисто-белой **(**асс. ***Nymphaeetum albo–candidae***).

Сукцессионно относительно молодые озера с минерализацией в пределах 0.222–1.843 г/дм^3 отмечены нами по всей лесостепной и изредка в степной зоне. Если в сукцессионно старых озерах севера лесостепи преобладали ценозы растений с плавающими листьями, то в этой группе озер обычны ценозы погруженных макрофитов: ***Najadetum marinae, Potamogetonetum lucentis, Potamogetonetum perfoliati***, ***Myriophylletum sibirici***, ***Lemno minoris–Ceratophylletum demersi***, ***Lemnetum trisulcae***, ***Lemno minoris–Ceratophylletum submersi***, ***Lemno minoris–Utricularietum vulgaris.***

Мезогалинные (5–18$^0/_{00}$) озера характеризуется хорошей выраженностью бордюрных зарослей тростника, бедным видовым составом погруженной растительности. Из погруженных видов растений массово представлен рдест гребенчатый. Кроме ценозов с доминированием *Phragmites australis*, на озерах этого типа обычны ценозы *Typha laxmannii*, *Scirpus tabernaemontani*, *Bolboschoenus planiculmis*.

При минерализации свыше 10.0 г/дм^3 до 42.3 г/дм^3 (полигалинные озера (18–30 $^0/_{00}$), эугалинные (30–40 $^0/_{00}$) и гипергалинные (более 40 $^0/_{00}$)) в роли гидрофитов, как правило, выступают представители рода руппия. Ценозами-компаньонами выступают сообщества нитчатых водорослей.

3.2. Особенности зарастания. Пресные озера характеризуются выраженным сплавинообразованием и преимущественно ковровым (по Корсакову, Смиренскому, 1956) зарастанием акватории (с преобладанием гидрофитов с плавающими листьями). Степень зарастания таких озер высокая — 60–95 %. За зоной сплавин, образованной сообществами союза ***Cicution virosae*** классификации Браун-Бланке, располагается мозаика из ценозов асс. ***Nymphaeetum albo-candidae***, ***Nymphaeo–Nupharetum luteae***, ***Hydrocharito–Stratiotetum aloidis***.

Олигогалинные озера характеризуются хорошей выраженностью бордюрных зарослей тростника и преимущественно подводно-луговым (по Корсакову, Смиренскому, 1956) зарастанием акватории (с преобладанием укорененных или заякоренных гидрофитов с погруженными в толщу воды вегетативными частями).

Зарастание мезогалинных озер, как правило, не превышает 20 %, но иногда достигает 80 % (оз. Абушкан).

Полигалинные, эугалинные и гипергалинные озера зарастают в разной степени. В озерах Фатеево и Горькое у с. Польяново руппиевые ценозы занимают практически всю акваторию. Довольно обыкновенно в озерах с руппией ценозы тростника не оконтуривают берег, а располагаются островами в центральной части озера.

3.3. Видовое и ценотическое богатство. Ценотическое разнообразие пресных озер севера лесостепи составляет от 5 до 7 синтаксонов ранга ассоциации классификации Браун-Бланке, видовое богатство сосудистых растений — 15–25 видов. Для пресных и олигогалинных озер центральной лесостепи характерно от 2 до 11 синтаксонов ранга ассоциации классификации Браун-Бланке, видовое богатство — 7–15 видов. Ценотическое богатство мезогалинных озер составляет 3–6 синтаксонов ранга ассоциации, видовое — 3–9 видов. В полигалинных, эугалинных и гипергалинных соленых озерах отмечены 1–4 синтаксона ранга ассоциации (включая ценозы низших растений), видовое разнообразие сосудистых растений — 1–3 вида.

Обобщая полученные данные, резюмируем, что на всех трех градиентах происходят смены видов-доминантов, комплектов видов и ценозов, меняются общее видовое и ценотическое богатство. По градиенту трофности-аллювиальности средней горно-равнинной реки наблюдается рост ценотического богатства (6–

16–20); количество видов, зарегистрированных в водных сообществах, изменяется в данном ряду сходным образом (12–32–42). По градиенту заболоченности стариц, а также по градиенту минерализации происходит уменьшение видового и ценотического богатства водной и прибрежно-водной растительности.

Список литературы

Западная Сибирь. 1963 / Г. Д. Рихтер и др. Отв. ред. *Г. Д. Рихтер*. М. 488 с. — *Киприянова Л. М.* 2006. Ботаническая классификация лесостепных и степных озер Новосибирской области // Материалы VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника–2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск. С. 271–273. — *Киприянова Л. М.* 2008. Растительность реки Берди и ее притоков (Новосибирская область, Западная Сибирь) // Растительность России. № 12. С. 21–38. — *Корсаков Г. К., Смиренский А. А.* 1956. Зарастающие водоемы и их использование для ондатроводства. М. 136 с. — *Лащинский Н. Н., Киприянова Л. М.* 2009. Водная и прибрежно-водная растительность // Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск. С. 188–215.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В РАЗНЫХ РЕГИОНАХ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Т. А. Комарова, Е. В. Жабыко

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022, Владивосток, пр. Столетия Владивостока, 159. E-mail: komarova@ibss.dvo.ru, evzhabyko@mail.ru

Ключевые слова: *Дальний Восток, амплитуда толерантности, зоны оптимума.*

Среди методов экологической оценки земель, основанных на увязке растительного покрова и ведущих факторов среды, широко распространены методы индикации с балльной оценкой градиентов среды и аналогичными оценками пределов толерантности видов. При этом сведения об экологии видов сводятся в диагностические экологические таблицы или экологические шкалы. Такие региональные экологические шкалы по трем основным экологическим факторам (увлажнению, активному богатству почв и температурному режиму местообитаний) с использованием модифицированного для компьютерной программы метода Л. Г. Раменского (1938) были разработаны с участием авторов для высших сосудистых растений 6 регионов Дальнего Востока (Комарова и др., 2003). Названия растений даны по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996).

Районы исследований находятся на территории Приморского края в пределах среднего и верхнего горных поясов Южного и Среднего Сихотэ-Алиня (43°09′–44°01′ с. ш. и 133°09′–134°03′ в. д.), п-ова Муравьев-Амурский (42°00′–43°07′ с. ш. и 130–132° в. д.), Уссурийского заповедника (43°33′–43°47′ с. ш. и 132°16′–132°47′ в. д.); в Амурской области — на территории Хинганского заповедника (49°2′41′′ с. ш. и 131°12′19′′ в. д.); в Хабаровском крае — на территории Хальдже-Амурского междуречья (51°37′–51°49′ с. ш. и 139°58′–140°19′ в. д.).

В составленных экологических шкалах указаны пределы распространения растений разных видов при 5 уровнях их проективного обилия согласно Л. Г. Раменскому (1938): массовое (m), обильное (c), умеренное (n), малое (p) и единичное (s), а также соответствующие им балльные оценки градиентов температурного режима, увлажнения и активного богатства почв. При составлении экологических шкал были отобраны 19 ступеней увлажнения, соответствующие следующим условиям местообитаний: мезоксерофитные с сухими, периодически свежими почвами (58–60); ксеромезофитные со свежими, периодически сухими почвами (61–62); мезофитные со свежими почвами (63–65); гигромезофитные со свежими, периодически влажными почвами (66–67); мезогигрофитные с влажными, периодически свежими почвами (68–69); гигрофитные с влажными почвами (70–71); гигрофитные с влажными, периодически сырыми почвами (72–73); гигрофитные с сырыми, периодически влажными почвами (74–75); гигрофитные с сырыми, периодически мокрыми почвами (76).

Для характеристики активного богатства (трофности) почв были отобраны 8 ступеней (6–13), охватывающих местообитания с олиготрофными (6), мезоолиготрофными (7–8), олигомезотрофными (9), мезотрофными (10), мегамезотрофными (11), мезомегатрофными (12) и мегатрофными (13) почвами.

Экологический ряд температурного режима был составлен на основе шкалы терморежима Д. Н. Цыганова (1983). При этом из 8 экологических свит, выделенных им для подзоны хвойно-широколиственных лесов, нами были отобраны 7, и им были присвоены соответствующие баллы: арктобореальная (4), эубореальная (5), мезобореальная (6), суббореальная (7), бореонеморальная (8), эунеморальная (9) и термонеморальная (10).

Составленные экологические шкалы по разным экологическим факторам позволяют выявить у всех представленных в них видов растений зоны оптимума, нормальной жизнедеятельности и зону угнетения, за чертой которой наступает гибель растений. Так, зоне оптимума, или центру эколого-ценотического ареала, в котором популяции каждого вида отличаются наибольшей активностью жизнедеятельности, соответствует используемая в экологических таблицах категория проективного обилия «m». Зоне нормальной жизнедеятель-

ности отвечают категории проективного обилия «c» и «n», а зоне угнетения — категории «r» и «s». Категория проективного обилия «s» характеризует также амплитуду толерантности растений по соответствующему экологическому фактору.

Сравнительный анализ показателей региональных экологических шкал выявил существенные различия в экологическом распределении растений на разных территориях Дальнего Востока. Зоны оптимума и амплитуда толерантности у растений одних и тех же видов в разных географических районах и высотных поясах значительно различаются, что обусловлено действием региональных факторов среды (общего температурного режима, суммы осадков и т. д.). Климатические особенности рассматриваемых регионов характеризуют приведенные в таблице средние метеорологические показатели.

Таблица

Средние метеорологические данные для шести регионов Дальнего Востока

Метеорологические показатели	П-ов Муравьев-Амурский	Уссурийский заповедник	Южный Сихотэ-Алинь		Хинганский заповедник	Хальдже-Амурское междуречье
			Средний горный пояс	Верхний горный пояс		
Среднегодовая температура воздуха, ºС	5.3	2.8	Около 0	–1.9	–0.9	–1.7
Среднегодовая сумма осадков, мм	760–830	750–800	700–750	750–850	640–710	400–500
Продолжительность вегетационного периода, дней	185–210	190–220	180–185	120–130	150–165	145–160

Анализ климатических данных показывает, что самая наименьшая продолжительность вегетационного периода и низкая среднегодовая температура воздуха характерны для территорий Хальдже-Амурского междуречья, расположенного значительно севернее остальных рассматриваемых регионов, а также для верхнего горного пояса Южного Сихотэ-Алиня, расположенного выше 850 м над ур. м. Общая тенденция к снижению среднегодовой температуры воздуха проявляется также по мере удаления территории от морского побережья к западу. Наиболее высокая среднегодовая температура воздуха характерна для п-ова Муравьев-Амурский, находящегося южнее других районов. Общегодовое количество осадков последовательно снижается по направлению с севера на юг и постепенно возрастает по высотному градиенту, достигая максимума в верхнем горном поясе Сихотэ-Алиня. Плювиометрический градиент для большей части горных районов Приморского края составляет 60 мм на каждые 100 м подъема (Жильцов, 2008).

На всех обследованных территориях преобладает лесная растительность. При этом леса с преобладанием сосны корейской (*Pinus koraiensis*) представлены 3 климатическими фациями (Колесников, 1956). Северные кедровники с участием темнохвойных пород и лиственницы встречаются в северной части своего распространения и отмечены на территории Хальдже-Амурского междуречья только на одном участке, находящемся в барьерной тени гор. Кроме того, северные кедровники произрастают на верхнем пределе своего распространения в верхнем горном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. В ниже расположенном среднегорном поясе (450–850 м над ур. м.) широкое распространение получили леса климатической фации собственно кедрово-широколиственных лесов. Типичные кедрово-широколиственные леса также произрастают в Хинганском заповеднике, где проходит западная граница их распространения. Приурочены они здесь к теплым и достаточно увлажненным местообитаниям в нижних частях горных склонов. В более прохладных местообитаниях узких долин горных рек небольшими островными участками встречаются северные кедровники с елью аянской (*Picea ajanensis*) и пихтой белокорой (*Abies nephrolepis*).

В Уссурийском заповеднике широко представлены кедрово-широколиственные леса с пихтой цельнолистной (*Abies holophylla*) и грабом (*Carpinus cordata*), относящиеся к южной климатической фации. Достаточно широко распространены здесь находящиеся на северном пределе своего распространения чернопихтово-широколиственные леса, образованные пихтой цельнолистной (*Abies holophylla*) и разнообразными широколиственными породами.

Темнохвойные пихтово-еловые леса, образованные елью аянской (*Picea ajanensis)* и пихтой белокорой (*Abies nephrolepis*), представлены также 3 климатическими фациями. Темнохвойные леса, относящиеся к северотаежной фации, отличаются абсолютным преобладанием в древостоях ели аянской и распространены на территории Хальдже-Амурского междуречья и в верхнем горном поясе Сихотэ-Алиня. Среднетаежные пихтово-еловые леса произрастают в сравнительно прохладных местообитаниях узких горных долин среднегорного пояса, а также широко распространены в верхнем горном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. Для пихтово-еловых лесов, относящихся к южнотаежной фации, характерна примесь неморальных видов (*Pinus koraiensis, Tilia taquetii, Acer barbinerve* и др.). Произрастают они на широких террасах, горных плато и склонах северных румбов в среднем горном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня, а также в Уссурийском и Хинганском заповедниках.

Во всех обследованных районах распространены дубовые леса, образованные дубом монгольским (*Quercus mongolica*). При этом наибольшее распространение вторичных послепожарных дубняков характерно для п-ова Муравьев-Амурский и в меньшей степени — для Хинганского заповедника. Самое узкое распространение дубняков характерно для Хальдже-Амурского междуречья и верхнего горного пояса Сихотэ-Алиня. При этом на этих территориях были обнаружены изолированные участки дубняков семенного

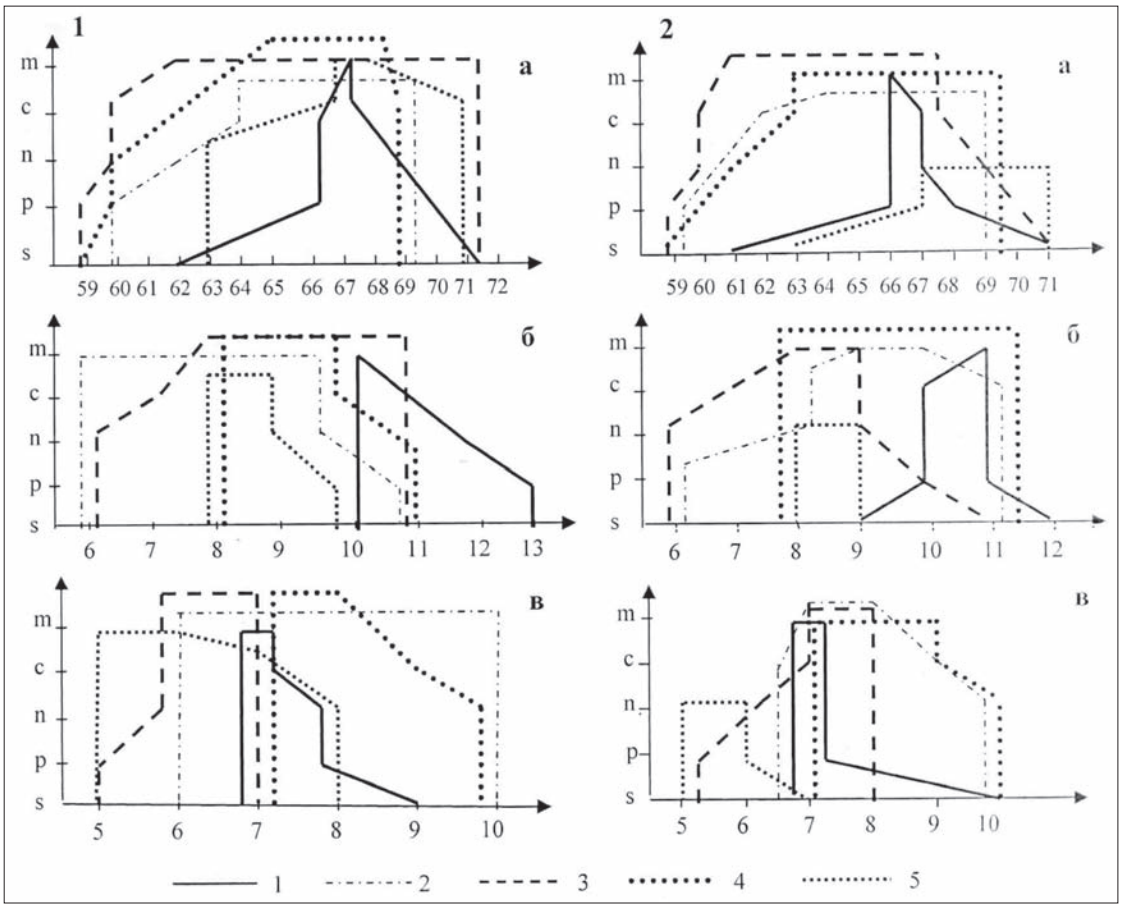


Рис. Изменение обилия растений ели аянской (1) и пихты белокорой (2) в зависимости от степени увлажнения, активного богатства почвы и температурного режима местообитаний.

1 — Уссурийский заповедник, 2 — средний горный пояс Южного Сихотэ-Алиня, 3 — верхний горный пояс Южного Сихотэ-Алиня, 4 — Хинганский заповедник, 5 — Хальдже-Амурское междуречье. По оси абсцисс — шкалы увлажнения (а), активного богатства (б) и температурного режима местообитаний (в); по оси ординат — проективное обилие.

происхождения, сохранившиеся в экологических убежищах в барьерной тени горных склонов, не испытывающих влияния холодных ветров.

Составленные нами региональные экологические шкалы позволяют охарактеризовать у представленных в них видов растений диапазоны экологического распространения при разных уровнях активности их жизнедеятельности. В качестве иллюстрации могут служить кривые изменения уровней активности жизнедеятельности растений ели аянской и пихты белокорой (рис.) в зависимости от характера увлажнения (а), активного богатства почв (б) и температурного режима местообитаний (в) в разных регионах.

Как следует из этих рисунков, у обоих видов характерен сравнительно сходный диапазон распространения во всех регионах по рассматриваемым экологическим факторам при единичном обилии. Однако при более высоких показателях проективного обилия диапазоны их распространения значительно отличаются. Ель имеет более широкий диапазон распространения в зонах оптимума и нормальной жизнедеятельности по факторам увлажнения и произрастает с достаточно высоким обилием в гигрофитных местообитаниях с влажными почвами, тогда как пихта в таких местообитаниях встречается лишь в качестве единичной примеси. Зона оптимума по фактору увлажнения у пихты белокорой не выходит за пределы мезогигрофитных местообитаний с влажными, периодически свежими почвами. По температурному режиму пихта более требовательна к теплу, чем ель, и зона оптимума начинается в суббореальных местообитаниях, тогда как у ели — в эубореальных.

Амплитуда толерантности и зона оптимума у обоих видов охватывают наиболее широкие диапазоны по всем экологическим факторам в среднем и верхнем горных поясах Южного и Среднего Сихотэ-Алиня, а самые узкие — на территории Уссурийского заповедника, где они произрастают в самых прохладных для этого региона суббореальных местообитаниях со свежими, периодически влажными почвами. В Хинганском заповеднике растения ели и пихты встречаются в пределах от мезоксерофитных до мезогигрофитных местообитаний по градиентам увлажнения, а по температурному режиму охватывают диапазон от суббореальных до термонеморальных местообитаний. В верхнем горном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня растения ели и пихты распространены по градиенту увлажнения от мезоксерофитных до гигрофитных местообитаний, а по температурному градиенту избегают только самые холодные арктобореальные местообитания с господством стелющихся лесов из кедрового стланика (*Pinus pumila*). На территории Хальдже-Амурского междуречья пихта принимает участие в северотаежных лесах лишь как примесь к ели и

не имеет своей зоны оптимума. На п-ове Муравьев-Амурский растения этих видов встречаются единичными экземплярами лишь в городских посадках, а в естественных условиях не произрастают.

У основного лесообразователя неморальных кедрово-широколиственных лесов — *Pinus koraiensis* — наиболее широкая зона оптимума и амплитуда толерантности характерны по всем рассматриваемым экологическим факторам для территорий Уссурийского заповедника и среднегорного пояса Сихотэ-Алиня, где еще сохранился естественный лесной покров. При этом наиболее оптимальные эколого-ценотические условия для произрастания *P. koraiensis* создаются в южных кедровниках с пихтой цельнолистной и грабом, а в среднегорном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня — в типичных кедрово-широколиственных лесах и субформации темнохвойно-кедровых лесов.

Для развития *Quercus mongolica* наиболее благоприятные эколого-ценотические условия создаются на п-ове Муравьев-Амурский, где их амплитуда толерантности и зона оптимумов охватывают почти весь диапазон рассматриваемых факторов. Господствующие здесь производные дубняки возникли преимущественно после пожаров на месте кедрово-широколиственных и чернопихтово-широколиственных лесов. В лесах среднегорного пояса Южного и Среднего Сихотэ-Алиня и в Уссурийском заповеднике *Q. mongolica* избегает влажные и прохладные местообитания. В верхнем горном поясе дубняки были отмечены только на одном участке в самых теплых для этого региона бореонеморальных местообитаниях с ксеромезофитными и олигомезотрофными почвами.

Наиболее узкие диапазоны экологической толерантности при невысоких показателях обилия у *Pinus koraiensis* и *Quercus mongolica* характерны для Северного Сихотэ-Алиня и верхнего горного пояса Южного и Среднего Сихотэ-Алиня, где находится северный и верхний пределы их распространения. При этом высокогорный дубняк нами был описан только на одном участке хребта «Уссурийский Арарат» на высоте 850–870 м над ур. м., который соответствует бореонеморальному местообитанию с ксеромезофитными и олигомезотрофными почвами. Предельная же высота распространения дубовых лесов на территории Южного Сихотэ-Алиня составляет в среднем 600 м над ур. м.

К основному лимитирующему фактору для распространения растений *Quercus mongolica*, *Pinus koraiensis* и других неморальных видов относится температурный режим. При этом *Quercus mongolica* более чувствителен к этому фактору, чем *Pinus koraiensis*. Об этом свидетельствует приуроченность растений *Quercus mongolica* к наиболее теплым местообитаниям во всех регионах, за исключением п-ова Муравьев-Амурский. Для *Pinus koraiensis* характерны более широкие диапазоны распространения по тепловому режиму при разных уровнях проективного обилия.

В целом, для неморальных видов разных биоморф (*Pinus koraiensis*, *Schisandra chinensis, Bupleurum longiradiatum, Cypripedium calceolus* и др.), присутствующих во всех регионах, характерна общая закономерность — по мере продвижения от южных к более северным территориям происходит сужение амплитуды толерантности и зоны оптимумов по всем градиентам. По градиенту увлажнения отмечается смещение экологических оптимумов от сухих (мезоксерофитных и ксеромезофитных) к более увлажненным (мезофитным и гигромезофитным) местообитаниям.

Для бореальных видов (*Picea ajanensis, Abies nephrolepis, Oxalis acetosella, Circaea alpina, Gymnocarpium dryopteris* и др.) характерна противоположная тенденция — по мере перехода к более северным территориям и по высотному градиенту происходит расширение амплитуды толерантности и зоны оптимумов по всем рассматриваемым градиентам.

Таким образом, наши исследования подтверждают, что экологическая толерантность видов не остается постоянной в пределах их ареалов и значительно различается в разных регионах Дальнего Востока. Именно поэтому необходимо адаптировать индикаторные значения растений разных видов к условиям конкретного региона, где предполагается использование экологических шкал в целях фитоиндикации.

Список литературы

Жильцов А. С. 2008. Гидрологическая роль горных хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья. Владивосток. 332 с. — *Колесников Б. П.* 1956. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л. 261 с. — *Комарова Т. А., Тимощенкова Е. В., Прохоренко Н. Б., Ащепкова Л. Я.* 2003. Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока. Владивосток. 277 с. — *Раменский Л. Г.* 1938. Введение в комплексное геоботаническое исследование земель. М. 620 с. — *Сосудистые* растения Советского Дальнего Востока. 1985–1996. Т. 1–8. СПб. — Цыганов Д. Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 197 с.

РЕПРОДУКЦИЯ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЛУГОВОГО РАЗНОТРАВЬЯ В ПОЙМЕ РЕКИ ПСЁЛ (ЛЕСОСТЕПНАЯ ЗОНА УКРАИНЫ)

Т. А. Коровякова

Сумский национальный аграрный университет
40021, Украина, Сумы, ул. Кирова, 160. E-mail: k_tatyana_a@bk.ru

Ключевые слова: *луговое разнотравье, репродукция, пастбищная, сенокосная дигрессия.*

Луговая растительность в структуре растительного покрова Украины занимает 8.5–9.0 млн га (Григора, Соломаха, 2005). В Сумской области природные кормовые угодья, которые используются для пастьбы животных и заготовки сена, составляют около 21 % от общей площади. Наибольшую представленность на природных кормовых угодьях по количеству видов имеет хозяйственно-ботаническая группа разнотравье, ее доля в луговых сообществах р. Псёл составляет 69.5 %. Среди разнотравья есть виды высокого кормового достоинства, а также растения этой группы являются основным источником витаминов, микроэлементов и соединений, оказывающих лечебное воздействие. Многие виды разнотравья необходимы скоту как ароматизирующая диетическая добавка к злакам и бобовым. Хозяйственно-ботаническая группа разнотравье мало исследована, в основном изучались лекарственные и редкие растения (Губанов и др., 1990; Пименова и др., 2003; Родінка, 2004; Мніарченко, 2007), меньше внимания уделялось комплексным популяционным исследованиям лугового разнотравья. В настоящее время, когда остро стоит проблема нерационального использования природных кормовых угодий, всестороннее изучение популяций луговых сообществ является основным ее решением. Мероприятия по рациональному использованию пастбищ и сенокосов должны базироваться на основных закономерностях популяционной жизни растений, среди которых особую роль играет устойчивость луговых сообществ, связанная с генеративным размножением.

Achillea millefolium L.*, Prunella vulgaris* L.*, Carum carvi* L. — виды разнотравья, которые имеют кормовое значение и улучшают усвоение сена. Они входят в состав многих луговых сообществ поймы Псла. В качестве кормовой и лекарственной составной луговой травы эти виды имеют большое значение как при пастбищном содержании крупного рогатого скота, так и при заготовке сена. Целью проведенного исследования явилось изучение репродуктивного процесса названных 3 видов разнотравья, наиболее характерных для пойменных лугов р. Псёл, при разных уровнях пастбищных и сенокосных нагрузок. Исследование динамики основных параметров репродуктивной сферы популяций этих видов на лугах хозяйственного пользования является актуальной научной проблемой.

Achillea millefolium — евразийский вид, гемикриптофит, многолетнее травянистое растение с тонким ползучим корневищем. Стебли одиночные или их несколько, высотой 10 — 80 см, с 2–3 перисторассеченными ланцетными листьями и укороченными облиственными побегами в их пазухах. Соцветие собрано в сложные щитки, отдельные корзинки которого от 4 до 10 мм в диам. Вид не требователен к почвам, светолюбивый. На лугах с другими травами *A. millefolium* хорошо поедается крупным рогатым скотом, в фазе бутонизации растения содержат 20–22 % сырого протеина, азулены, сложные эфиры, камфору, фитонциды, органические кислоты, каротин, витамин С, минеральные соли и т. д. Трава тысячелистника обыкновенного улучшает процессы пищеварения у животных, повышая выработку желудочного сока и стимулируя желчеотделение. Существуют данные о том, что примесь растений этого вида до 10 % улучшает качество сена (Губанов и др., 1990; Пименова и др., 2003).

Prunella vulgaris — многолетнее травянистое растение с ползучим корневищем, стебли 8–20 см выс., листья яйцевидные или продолговатые. Цветы собраны в головчатые или колосовидные соцветия. Каждая особь образует от 1 до 10 и более прямых вертикальных генеративных побегов, цветущий побег несёт единственное верхушечное соцветие или несколько пазушных. Плоды у *P. vulgaris* — яйцевидные или трёхгранные орешки. Цветет и плодоносит с июня до поздней осени. Вид светолюбивый, не требователен к богатству почвы, но любит влагу. Трава черноголовки обыкновенной среднего кормового достоинства, в ней содержатся дубильные вещества, смолы, эфирные масла, витамины С, К, каротин и т. д. *P. vulgaris* хорошо поедается скотом на пастбищах и в сене. Траву данного растения издавна использовали в народной медицине: для лечения болезней органов дыхания, при кровопотерях, также траву *P. vulgaris* считают тонизирующим зрение средством (Губанов и др., 1990; Абрамова, 1996).

Carum carvi — евроазиатский вид, гемикриптофит, монокарпическое травянистое растение, дву-, реже одно- или малолетник. Главный корень хорошо развит, входит глубоко в почву, веретеновидный, мясистый, до 1 см в диам. Стебли прямостоячие, в верхней части ветвистые. Листья продолговатые, дважды-трижды перисторассеченные, с линейно-ланцетными или линейными конечными дольками, прикорневые и нижние стеблевые листья черешковые, верхние — сидячие или на коротких черешках. Цветы собраны в сложные зонтики, образующие метельчатую синфлоренцию. *C. carvi* не требователен к климатическим условиям. Вид встречается в диапазоне от бедных до богатых почв; светолюбив, растёт на открытых участках. *C. carvi* — ценное кормовое растение, которое содержит до 18.1 % протеина, витамины, микроэлементы, эфирные масла, флаваноиды и т. д. Тмин обыкновенный считается желательным в виде небольшой примеси (до 5 %) на природных кормовых угодьях, так как растение способствует поеданию трав, пищеварению

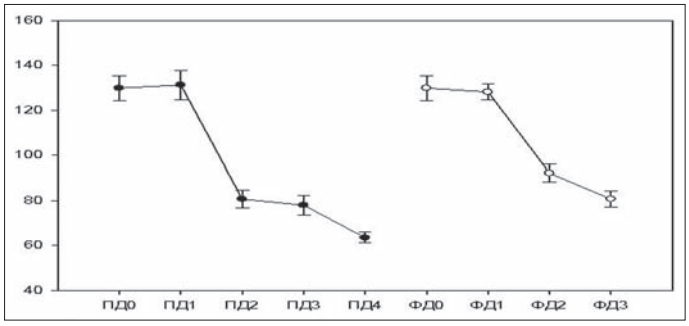


Рис. 1. Изменение количества соцветий корзинки в сложном щитке *Achillea millefolium* по пасквальному и фенисициальному градиентам.

По оси ординат — количество корзинок в щитке, шт./особь; по оси абсцисс (здесь и на рис. 2–4) — ступени пасквального и фенисициального градиентов.

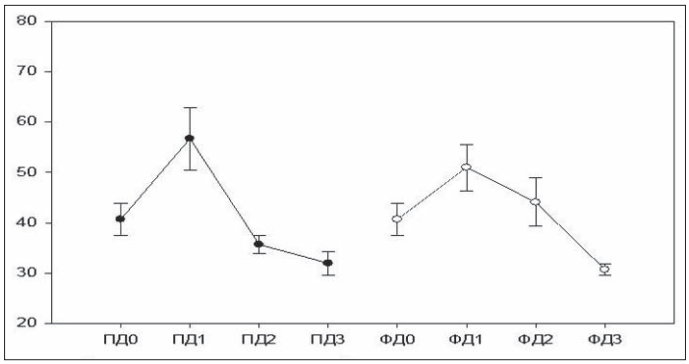


Рис. 2. Изменение репродуктивного усилия *Achillea millefolium* по пасквальному и фенисициальному градиентам.

По оси ординат — репродуктивное усилие, %.

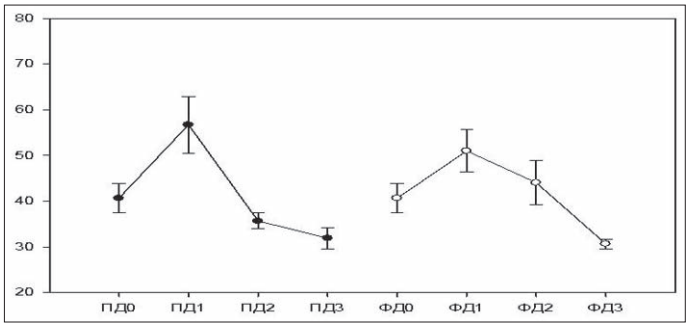


Рис. 3. Изменение количества цветков *Prunella vulgaris* по пасквальному и фенисициальному градиентам.

По оси ординат — количество цветков, шт./особь.

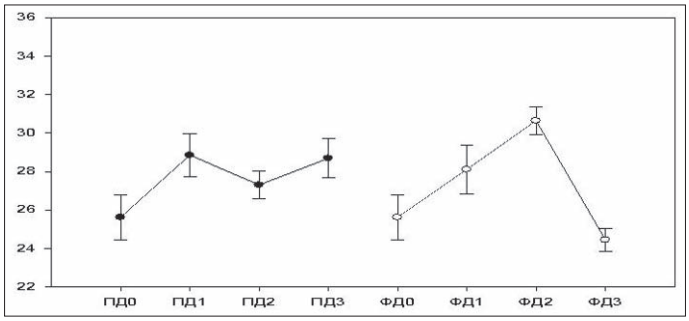


Рис. 4. Изменение репродуктивного усилия *Prunella vulgaris* по пасквальному и фенисициальному градиентам.

По оси ординат — репродуктивное усилие, %.

и обмену веществ у животных. *C. carvi* имеет лекарственные свойства, которые связаны с содержанием в растении биологически активных веществ (Губанов и др., 1990; Ермакова, 2003).

Исследования изменений основных параметров репродуктивной сферы популяций трех видов лугового разнотравья проводились в 2009–2010 гг. на пойменных лугах р. Псел в пределах Сумской области по градиенту пасквальной (пастбищной) и фенисициальной (сенокосной) дигрессии. Ступени антропогенной трансформации луговых фитоценозов устанавливали по флористическому составу (Балашов и др., 1988) и фактическому типу использования лугов: участки лугов с пастбищными нагрузками делились на 5 ступеней: ПД0 соответствовали участки лугов, которые не были подвержены антропогенным нагрузкам; ПД1 — ПД3 — участки с соответствующим увеличением количества поголовья крупного рогатого скота от 2–3 до 10–12 голов на 1 га, ПД4 — участки с бессистемными пастбищными нагрузками. Градиент фенисициальной дигрессии делился на 4 ступени: ФД0 — луга без выраженного антропогенного воздействия, ФД1 — луга с одноразовым, ФД2 — двухразовым, ФД3 — бессистемным сенокошением.

Изучение изменений основных показателей репродуктивной сферы проводилось общепринятыми методами (Работнов, 1960). С учетом разницы жизненных форм, в качестве параметров, характеризующих репродукцию вида, использовались следующие величины: для *A. millefolium* — количество соцветий корзинок (N Cal), в сложном щитке (N Cor), и репродуктивное усилие (RE); для *P. vulgaris* — количество цветков (N Fl) и репродуктивное усилие (RE); для *C. carvi* — общее количество репродуктивных структур (цветков и плодов, N Fl + N Fr) и репродуктивное усилие (RE), которое для всех трех видов вычислялось по формуле: (WG/W)*100 %, где WG — масса генеративных органов, W — общая фитомаса растения. Обработка данных произведена с использованием современных вычислительных программ.

Установлено, что пастбищная и сенокосная нагрузка на природные кормовые угодья способствует статистически достоверному изменению основных характеристик репродуктивной сферы *A. millefolium.* По пасквальному градиенту уменьшается общее количество корзинок в сложных щитках всего растения: от 129.9 ± 5.52 шт./особь (ПД0), 131.4 ± 6.63 шт./особь (ПД1), 80.8 ± 3.98 шт./особь (ПД2), 78.1 ± 4.51 шт./особь (ПД3), до 63.6 ± 2.38 шт./особь (ПД4) (рис. 1). Фенисициальный градиент приводит к меньшему изменению этого параметра: от 129.9 ± 5.52 шт./особь (ФД0), 128.3 ± 3.50 шт./особь (ФД1), 92.3 ± 3.94 шт./особь (ФД2), 80.8 ± 3.56 шт./особь (ФД3) (рис. 1). По результатам исследования Е. Е. Нефедоровой (2007), коли-

чество корзинок в сложных щитках всего растения имеет высокий уровень изменчивости, и в двух изучаемых ею популяциях пойменного луга составляет 47 ± 5.7 шт./особь и 49 ± 6.2 шт./особь. Репродуктивное усилие генетически лучше защищено от воздействия неблагоприятных факторов: по пасквальному градиенту среднее значение этого показателя колеблется в пределах 27.74 % — 33.94 % (рис. 2), по фенисициальному — в пределах 27.74 % — 27.81 % (рис. 2).

Пастбищная и сенокосная трансформация лугов статистически достоверно влияет на динамику репродуктивных параметров *P. vulgaris*. Пастбищная дигрессия ведет к уменьшению количества цветков в головчатом соцветии растения от 40.7 ± 3.24 шт./особь (ПД0), 56.7 ± 6.18 шт./особь (ПД1), 35.7 ± 1.74 шт./особь (ПД2) до 31.9 ± 2.34 шт./особь (ПД3) (рис 3). Увеличение сенокосных нагрузок также приводит к изменению количества цветков в соцветии *P. vulgaris*: от 40.7 ± 3.24 шт./особь (ФД0), 51.0 ± 4.61 шт./особь (ФД1), 44.1 ± 4.80 шт./особь (ФД2) до 30.7 ± 1.05 шт./особь (ФД3) (рис 3). По результатам исследования A. Winn, P. Werner (1987) в популяциях луговых сообществ формируется больше цветков и меньшие по весу плоды, в сравнении с лесными сообществами. Репродуктивное усилие вида по пасквальному градиенту изменяется в пределах 25.62–28.85 %, по фенисициальному градиенту — 25.62–30.64 % (рис. 4).

C. carvi в луговых сообществах поймы Псла встречается на участках ПД3 и ФД3. Количество репродуктивных структур (сумма цветов и плодов) у тмина обыкновенного на пастбищах составляет 1882.6 ± 109.02 шт./особь; на сенокосах — 2535.7 ± 151.08 шт./особь. По данным И. М. Ермаковой (2003) реальная семенная продуктивность особи *C. carvi* на пойменных лугах р. Угры колебалась от 100 до 5176 шт./особь, а потенциальная — от 542 до 7400 шт./особь. В наших исследованиях репродуктивное усилие вида на участках ПД3 составляло 25.4 %; на участках ФД3 — 19.1 %.

По результатам проведённых исследований установлено, что по мере нарастания пастбищных и сенокосных нагрузок на луговой травостой поймы Псла происходят существенные изменения морфологических показателей репродукции трёх видов лугового разнотравья. Пастбищный градиент является более стрессовым для всех видов, он приводит к уменьшению количества репродуктивных структур и увеличению репродуктивного усилия растений. Сенокосное воздействие на луг является менее жестким и приводит к меньшему изменению количества репродуктивных структур у исследуемых видов, при этом значение репродуктивного усилия увеличивается. Явление увеличения этого параметра связано с тем, что фитомасса растений снижается сильнее, чем фитомасса репродуктивных структур, которые генетически больше защищены. Умеренные пастбищные и сенокосные нагрузки, которые соответствуют начальным стадиям пасквальной и фенисициальной дигрессии способствуют семенному возобновлению популяций лугового разнотравья. Руководствуясь нормированными нагрузками при хозяйственном использовании природных кормовых угодий, можно способствовать не только генеративному размножению популяций, но и увеличению общей продуктивности травостоя, что является немаловажным при ведении сельского хозяйства.

Список литературы

Абрамова Л. И. 1996. Черноголовка обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М. Вып. 12. С. 113–123. — *Балашов Л. С., Сипайлова Л. М., Соломаха В. А., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* 1988.Типология лугов Украины и их рациональное использование. Киев. 238 с. — *Григора І.М., В. Н. Соломаха.* 2005. Рослинність України. Київ. 452 с. — *Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н.* 1990. Луговые травянистые растения. М. 183 с. — *Ермакова И. М.* 2003. Тмин обыкновенный // Биологическая флора Московской области. М. Вып. 15. С. 114–138. — *Мінарченко В. М.* 2007. Життєва стратегія сировинно значущих видів лікарських рослин України та її реалізація в умовах трансформованого навколишнього середовища // Укр. ботан. журн. Т. 64. № 5. С. 667–675. — *Нефедорова Е. Е.* 2007. Биологические особенности тысячелистника обыкновенного в природе и культуре // Актуальные проблемы биологии и экологии (материалы докладов науч. конф.). Сыктывкар. С. 177 –179. — *Пименова М. Е., Коновалов А. Д., Нестерова Т. А.* 2003. Изучение ресурсно-фитохимических ценопопуляций тысячелистника обыкновенного *Achillea millefolium* L. // Вестник Воронеж. гос. ун-та. № 2. С. 225–227. — *Работнов Т. А.* 1960. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л. Т. 2. С. 20–41. — *Родінка О. С.* 2004. Шляхи охорони рідкісних видів рослин Сумської області // Вісник Львів. ун-ту. Вип. 36. С. 91–95. — *Winn A. A., Werner P. A.* 1987. Regulation of seed yield within and among populations of *Prunella vulgaris* // Ecology. Vol. 68. № 3. P. 1224–1233.

ВЫДЕЛЕНИЕ БИОТОПОВ РЕДКИХ ВИДОВ ПЕЧЕНОЧНИКОВ И СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Н. Е. Королева, Е. А. Боровичев

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН
184209, Мурманская область, Апатиты, ул. Ферсмана, 18а. E-mail: flora01@rambler.ru; borovichyok@mail.ru

Ключевые слова: *биотопы, Красная книга, Мурманская область, редкие виды.*

При существующем разнообразии фактического материала о структуре фитоценозов, при солидных теоретической базе и понятийном аппарате, сведений и обобщений относительно распределения и роли в сообществах ценопопуляций отдельных видов растений (особенно, криптогамных) явно недостаточно. В растительном покрове Арктики и Субарктики роль криптогамных видов (в том числе печеночников) очень велика, но часто недооценивается геоботаниками: в геоботанических описаниях эта группа или вовсе упускается, или отмечаются лишь несколько наиболее обычных видов, а более или менее непростые в определении виды остаются неидентифицированными. Поэтому представления об их ценотической роли крайне неполны или далеки от истины. Для редких и охраняемых видов такие сведения особенно актуальны, поскольку имеют прогностическую ценность: зная особенности распределения редких видов в растительном покрове, можно предполагать их находки в каких-либо типах растительных сообществ и местообитаний. Данное сообщение — попытка соотнести особенности распределения редких видов сосудистых растений и печеночников в некоторых зональных и поясных растительных сообществах Мурманской области (МО).

Материалом для исследований послужили геоботанические описания зональных и поясных растительных сообществ МО, содержащих виды сосудистых растений из «Красной книги Мурманской области» (2003) (КМО). Описания растительности по методике Браун-Бланке выполняли в зональных и горных сообществах: тундрах, березовых криволесьях, северо-таежных лесах, в интразональных сообществах и группировках (в приморских и пойменных лугах, на болотах) и «интра-поясных» сообществах и группировках (приручьевых, субнивальных, скальных, крупнокаменистых и щебнисто-осыпных местообитаний), а также в нарушенных местообитаниях. Материалом для изучения распределения и активности редких видов печеночников стали сборы и детальные описания состава и местообитаний синузий печеночников, выполненные в 2004–2010 гг. в поясных и интра-поясных сообществах гор центрального горного района МО (Сальные тундры, Чуна-тундра, Монче-тундра, Нявка-тундра). Понятия «сообщество» и «синузия» мохообразных, по нашему мнению, равнозначны и обозначают достаточно автономные, пространственно отграниченные, занимающие экологически однородные местообитания группировки мохообразных, отличающиеся по видовому составу. Площадь выявления состава синузии 1 дм^2 (при меньшем размере — в естественных границах синузии).

Названия видов сосудистых растений даются по С. К. Черепанову (1995), печеночников — в соответствии с последним списком печеночников России (Konstantinova et al., 2009). Образцы печеночников занесены в базу данных по мохообразным Мурманской области и хранятся в гербарии мохообразных ПАБСИ (KPABG), описания — у авторов сообщения.

Часто смешиваются понятия «редкий вид» и «охраняемый вид», что, по нашему мнению, не всегда верно. С правовой точки зрения категория «охраняемые виды» включает виды, занесенные в Красные книги РФ или субъектов РФ, а также в международные списки охраняемых видов (Стратегия…, 2004). Но, наряду с действительно редкими, в КМО включены и нередкие в области виды. Например, печеночники, находящиеся на северной границе своего распространения, неоднократно отмеченные на территории МО *Cephaloziella rubella*, *Crossocalyx hellerianus*, *Radula complanata*, или сосудистые растения, обычные в некоторых районах области (*Dryas octopetala, Polystichum lonchitis, Polypodium vulgare, Silene acaulis, Saxifraga oppositifolia, S. cespitosa*), или таксономически сомнительные виды (*Alnus kolaënsis, Sorbus gorodkovii*). В данной работе нами рассмотрены некоторые виды сосудистых растений, внесенные в КМО, а также печеночники, внесенные в КМО, в «Красную книгу России» (2008) (ККРФ), в «Red Data Book of European Bryophytes» (1995) (RDBEB), а также ряд видов, выявленных в последние годы и известные в области из 1–2 местонахождений.

В современной, особенно «природоохранной» литературе существуют разночтения в понимании содержания и объема ряда терминов, описывающих пространственное расположение видов растений и лишайников. В геоботанике и экологии еще в прошлом столетии содержание понятий «экотоп», «биотоп», «фитоценоз» и «биогеоценоз» соответствовало объекту в одних и тех же границах — на практике, к однородному на глаз выделу растительности, расположенному на более или менее однородной территории. Определенно меньшую размерность, связанную с ценопопуляцией или иногда совокупностью ценопопуляций (особей), имеет понятие «экологическая ниша», которое пока не имеет широкого использования в созологической литературе, но, по-видимому, анализ именно этого уровня биогеоценотической организации является наиболее перспективным для охраны и мониторинга редких видов. И, наконец, наименее определенную размерность имеет наиболее часто используемый термин «местообитание», причем в современной литературе понятия «биотоп», «экотоп» и «местообитание» иногда выступают как синонимы. Так, в состав

ключевых лесных биотопов Архангельской области были включены как растительные сообщества, так и единичные деревья, места обитания, например, видов летучих мышей, лишайников и расположения гнезд птиц (Ключевые…, 2008).

Особенности эколого-фитоценотического распределения редких видов сосудистых растений. Среди «краснокнижных» сосудистых есть группа видов с высокой синтаксономической активностью (Королева, 2010), которые являются ценозообразователями и формируют биотоп сообщества. Это, например, *Cassiope tetragona*, популяции которого при разрастании образуют на горном склоне систему укореняющихся побегов, вместе с другими кустарничками (*Salix reticulata, Empetrum hermaphroditum, Dryas octopetala*[1]). Формируется своеобразная «сеть», заполненная моховой дерниной, где располагаются другие виды сосудистых растений (сообщества асс. ***Sphagno–Tofieldietum pusillae*** Koroleva 2002, вар. ***Cassiope tetragona***). На уступах приморских террас п-ова Рыбачий описаны редкие сообщества асс. ***Dryadetum octopetalae*** (Nordh. 1928) 1955, где ценозообразователями выступают диагностические виды и доминанты *Dryas octopetala* и *Carex rupestris*, вместе с обычными для тундровой зоны вороникой и арктоусом. На уступах и скальных полках на скалистых побережьях Баренцева и Белого морей, а также на каменистых берегах рек в устьевой части формирует моновидовые сообщества *Rhodiola rosea*.

Ряд «краснокнижных» видов сосудистых растений показывают довольно постоянную фитоценотическую приуроченность к определенному типу сообществ. К старовозрастным лесам, в частности, кустарничково-травяным свежим ельникам с березой (иногда с сосной) на горных склонах, террасах и в предгорьях, в логовых участках, в долинах ручьев и малых рек (асс. ***Eu–Piceetum abietis myrtilletosum*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962 и субасс. ***Eu–Piceetum abietis maianthemetosum*** subass. nov. prov.) приурочены такие виды, как *Actaea erythrocarpa, Daphne mezereum, Cicerbita alpina, Lonicera subarctica*, *Oxalis acetosella, Paris quadrifolia*, при этом популяции видов из сем. орхидных (таких, как *Calypso bulbosa, Listera cordata, Goodyera repens* и *Epipogium aphyllum*) экотопически тесно связаны с подстилкой и моховым ярусом этих лесов.

К биотопам пойменных, склоновых и вторичных лугов МО (асс. ***Geranio-Betuletum*** (Nordh. (1928) 1943) Dierssen 1992) и приручьевых разнотравных кустарниковых сообществ (асс. ***Rumici–Salicetum lapponi*** Dahl 1957, ***Filipendulo–Salicetum phylicifoliae*** (Nordh. 1943) Dierssen 1992) приурочена значительная часть «краснокнижных» сосудистых, причем большинство из них осваивают также биотопы влажных травяных лесов и в пределах лесной зоны или горно-лесного пояса. Это такие виды, как *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Valeriana sambucifolia*. В «луговые» биотопы тундровой зоны проникают *Castilleja lapponica*, *Adoxa moschatellina*, *Tanacetum bipinnatum*. *Dactylorhiza maculata, Gymnadenia conopsea, Corallorrhiza trifida, Leucorchis albida, Coeloglossum viride* осваивают еще и биотопы склоновых и приручьевых травяных болот. Некоторые редкие виды расселяются по луговым биотопам как по «миграционным коридорам» (Королева, 2010).

Среди «краснокнижных» сосудистых есть виды, на распределение которых в большей степени влияют специфические условия экотопа. В первую очередь, это галофиты, приуроченные к побережьям Баренцева и Белого морей — *Puccinellia phryganodis* на маршах низкого уровня (асс. ***Puccinellietum phryganodis*** Hadač (1946) 1989), *Arctanthemum hultenii* и *Armeria scabra* на маршевых лугах высокого уровня (союз ***Caricion glareosae*** Nordh. 1954). На илистом или глинистом речном аллювии (иногда и при воздействии морских приливных вод) чрезвычайно редко встречаются *Limosella aquatica* и *Zannichellia palustris*, которые образуют несомкнутые группировки приморского пойменного эфемеретума. На рыхлых морских выбросах (водорослей и мелкого мусора), обозначающих линию штормового заплеска, обитают синузии «краснокнижных» одно-двулетников *Atriplex glabriuscula* и *A. nudicaulis*.

В основном, абиотические факторы определяют распределение большой группы «краснокнижных» сосудистых растений-«ценофобов», которые преимущественно встречаются вне растительных сообществ, на нарушенных местообитаниях, таких, как щебнистые осыпи, карьеры, отвалы и дороги, первичные дюны, галечные долины рек и ручьев. На эоловых отложениях и первичных дюнах беломорского побережья — это *Rumex graminifolius*; на более стабильных третичных дюнах и морских террасах — *Thymus serpyllum, T. subarcticus*; на щебнистых и мелкоземистых моренных и коренных обнажениях и осыпях — *Papaver lapponicum*, *Saxifraga oppositifolia, S. cespitosa, Silene acaulis*; на речных галечниках и в руслах ручьев — *Saxifraga aizoides*; в гольцовых горных пустынях и в щебнистых горных тундрах — *Draba lactea, D. nivalis, Cardamine bellidifolia, Beckwithia glacialis*. Многие «краснокнижные» виды-«ценофобы» приурочены к сухим или влажным скальным местообитаниям (трещины, скальные полки), где они входят в состав специфических растительных группировок: это папоротники *Woodsia alpina, W. ilvensis, Rhizomatopteris montana, Polypodium vulgare, Cryptogramma crispa*.

Эколого-фитоценотические особенности распределения редких видов печеночников. Совершенно естественно, что распределение и роль редких видов сосудистых растений и печеночников в сообществах различаются. В целом, печеночники, за исключением нескольких эпифитных и эпиксильных видов, редко играют важную роль в сообществах лесной зоны России. Но в горных районах севера Голарктики они способны выступать в качестве доминантов и даже эдификаторов растительных сообществ. Так, печеночники

[1] Здесь и далее сборные виды сосудистых растений понимаются в широком смысле: *Dryas octopetala* s. l., *Dactylorhiza maculata* s. l. и т. д.

Anthelia juratzkana, *Pleurocladula albescens*, виды рода *Gymnomitrion* образуют варианты нивальных сообществ асс. ***Cassiopo–Salicetum herbaceae*** (Fries 1913) Nordh. 1936 площадью до нескольких кв. метров. Это экологически специфичные виды, но нередкие.

В отличие от сосудистых растений, для печеночников определяющее значение имеет приуроченность к экологическим нишам, размер которых может быть ничтожен (Бардунов, 1974). Экологическая характеристика ниши печеночников может существенно отличаться от экологической характеристики биотопа того растительного сообщества, где они встречаются. Ниши видов, произрастающих в разных, на первый взгляд, условиях, могут обнаруживать большое сходство. Например, если вид растет в микротрещинах и углублениях на поверхности отдельно лежащего валуна, где скапливаются мелкоземистые частицы, фактически он растет на мелкоземе, что сближает его экологическую нишу с таковой образца, растущего на мелкоземе или гумусированной почве в расщелине скалы.

Если для редких видов сосудистых растений их биотоп можно установить по эколого-ценотической характеристике, то в отношении криптогамных растений, в частности печеночников, ситуация более сложная из-за ряда специфических особенностей этой группы растений. Мелкие и очень мелкие размеры печеночников, трудность идентификации и частая невозможность сделать видовое определение в природных условиях (в частности, необходимость камерального изучения живого материала, что затруднительно в экспедиционных условиях) делают невозможным точное определение многих видов непосредственно в поле, следовательно, осложняют полное определение состава синузий печеночников и их точный количественный учет. В особенности это касается редких видов. Обычно результат бриологического обследования территории — это обширная коллекция образцов для максимального выявления бриофлоры в районе исследования и аннотированный список видов с указанием местонахождений, эколого-ценотической приуроченности (типов субстрата и иногда краткой характеристики окружающей растительности). В этих списках такие понятия, как «сообщество», «местообитание», «биотоп», «растительная группировка», «субстратная группа» часто выступают как синонимы.

По-видимому, содержание понятия «**биотоп**» для печеночников и сосудистых растений должно иметь одну и ту же, а именно, ценотическую, размерность. Термин «**местообитание**» было бы логичнее отнести к внутри- или вне-ценотическим структурам, понимая под ним пространственно ограниченный участок, характеризующийся присущими ему локально специфическими экотопическими условиями. Примеры местообитаний — ствол дерева, скальная полка, окрайка тропы. Для печеночников и других криптогамных растений, которые занимают экологические ниши мельчайших размеров, имеет смысл говорить об их «**микроместообитании»** как участке местообитания со специфическим комплексом конкретных экологических эдафических и микроклиматических условий в нем (таких как освещённость, экспозиция, ориентация в пространстве, высота над почвенным слоем, глубина трещины или погружения в воду, механическое влияние и др.). «**Субстрат»** — это композит микроместообитания организма, к которому этот организм прикрепляется (Мелехин, Давыдов, 2007).

Условия биотопа могут иметь определяющее значение для распространения некоторых редких видов печеночников. В старовозрастных влажных приручьевых ельниках асс. ***Eu-Piceetum abietis dryopteridosum*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962, на поваленных стволах в составе синузий ***Cephalozia bicuspidata + Lophozia guttulata + Ptilidium pulcherrimum*** (при частом содоминировании *Cephalozia leucantha, Lophoziopsis longidens, Riccardia latifrons, Schistochilopsis incisa*), в Нявка-тундре и Сальных тундрах растут ряд видов КМО, находящихся на северной границе ареала (*Crossocalyx hellerianus, Lophozia ascendens, Riccardia palmata, Tritomaria exsectiformis, Scapania umbrosa*).

В большей степени, чем для сосудистых растений, для редких видов печеночников характерна приуроченность к местам с несформированным или нарушенным растительным покровом — скальным стенкам, расщелинам скал, подмываемым берегам рек и ручьев, краям троп и дорог; можно сказать, что большинство редких печеночников — виды-«ценофобы». Особенно велико разнообразие редких видов печеночников в скальных и осыпных экотопах. Оно нарастает здесь по градиенту появления в субстрате солей легкодоступного кальция. Так, например, на скальных выходах на склонах горы Застеид 2, сложенных ультраосновными породами, формируются уникальные синузии ***Mannia gracilis+Pressia quadrata*** с участием *Mannia triandra* (RDBEB)*, Sauteria alpina* (КМО), *Peltolepis quadrata* (КМО) и *Reboulia hemisphaerica*. В состав этих синузий в ущелье горы Пельтундра (Нявка-тундра) входят также зеленые мхи и *Arnellia fennica* (RDBEB, КМО). На скалах из ультраосновных пород в долине ручья Вайкис на мелкоземе в основаниях скальных стенок обнаружены редкие виды печеночников из синузий ***Pressia quadrata + Leiocolea gillmani*,** в которых отмечены *Athalamia hyalina* (КМо)*, Mannia pilosa* (КМО), *Scapania cuspiduligera* (КМО)*, Arnellia fennica* (RDBEB, КМО)*, Peltolepis quadrata* (КМО). На скальных стенках обильны монодоминантные синузии ***Lejeunea cavifolia*** (этот вид известен в области из двух местонахождений) в которых зарегистрированы *Radula complanata* (КМО)*, R. lindenbergiana* (КМО), а также одновидовые синузии ***Scapania spitsbergensis*** (RDBEB, КМО) и ***Porella platyphylla*** (КМО).

На заиленных берегах озер и ручьев в основаниях осоковых кочек произрастают синузии печеночников ***Blasia pusilla + Aneura pinguis***, в ее составе встречаются редкие виды *Haplomitrium hookeri* (КМО, ККРФ, RDBEB) и *Fossombronia incurva* (RDBEB).

Одной из важнейших особенностей редких видов печеночников является то, что они обычно растут единичными побегами **(**как *Arnellia fennica* (RDBEB, KMO)*, Cephaloziella elachista* (RDBEB, KMO)*, Heterogemma laxa* (KMO) и др.**)** или в виде небольшой примеси **(**как *Anastrophyllum sphenoloboides* (RDBEB, KMO)*, Cephalozia connivens* (KMO)*, Eremonotus myriocarpus* (KMO) и др.) в куртинах более массовых видов печеночников и мхов. По нашим наблюдениям, некоторые редкие и охраняемые виды, могут быть локально обильными **(***Calypogeia suecica, Crossocalyx hellerianus* (KMO)*, Lejeunea cavifolia, Porella platyphylla* (KMO), *Radula complanata* (KMO)*, Scapania spitsbergensis* (RDBEB, KMO), *Tritomaria exsectiformis* (KMo)**)**. Возможно, такой очаговый тип распространения с рассеянными, но обильными популяциями характерен для ряда редких видов печеночников.

Таким образом, среди «краснокнижных» сосудистых растений Мурманской области есть виды-ценозообразователи, формирующие фитосреду сообщества; виды, характерные для определенного типа растительных сообществ и приспособленные для жизни в условиях определенного биотопа; виды, на распределение которых влияют, в первую очередь, абиотические экологические факторы, и среди них обособленное положение занимает группа видов-«ценофобов», для распространения которых необходимы нарушенные местообитания.

Редкие виды печеночников из-за их слабой конкурентоспособности чаще приурочены к местам с несформированным или нарушенным растительным покровом, часто произрастают в виде отдельных побегов среди других мохообразных. В некоторых экотопах (например, на скалах, сложенных породами с легкодоступным кальцием) печеночники вместе с редкими видами сосудистых растений могут формировать редкие растительные группировки и сообщества.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проекты № № 09-04-00281-а и подпрограммы «Биоразнообразие» программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Список литературы

Бардунов Л. В. 1974. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск. 168 с. — *Ключевые* биотопы лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране / Под ред. Е. А. Рай, Е. В. Шавриной, П. А. Феклистова. 2008. Архангельск. 30 с. — *Королева Н. Е.* 2010. Основные биотопы горных и зональных тундр Мурманской области и распределение редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 115. Вып. 1. С. 30–40. — *Красная* книга Мурманской области. 2003. Мурманск. 400 с. — *Красная* книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с. — *Мелехин А. В., Давыдов Д. А.* 2007. «Микроместообитание» как базовое понятие в изучении экологии лишайников и цианопрокариот // Геосферно-биосферные взаимодействия, биоразнообразие и состояние биосистем в высоких широтах: сб. докладов молодеж. науч. конф. Апатиты. С. 42–45. — *Стратегия* сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов. Приложение к приказу МПР России от 06.04.2004 г. № 323. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с. — *Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andreeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S.* 2009. Checklist of liverworts (*Marchantiophyta*) of Russia // Arctoa. Vol. 18. P. 1–63. — *Red* Data Book of European Bryophytes. 1995. Trondheim. 290 p.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООЩЕСТВ НА ОТВАЛАХ ЖЕЛЕЗОРУДНОГО КОМБИНАТА В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ

Е. Э. Костина

Институт леса Карельского научного центра РАН
185001, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: eynari@mail.ru

Ключевые слова: *отвалы*, *рекультивация, лесовосстановление, видовое разнообразие.*

Добыча полезных ископаемых приводит к практически полному уничтожению естественных растительных сообществ, а также изменяет рельеф местности, водный режим рядом расположенных территорий. На территории Карелии такие техногенные земли занимают в целом около 1 % земель (Государственный..., 2009). На севере, в том числе и в республике Карелия, процесс восстановления нарушенных территорий идет медленно (Арманд и др., 1987; и др.). Поэтому проблема разработки методов рекультивации карьеров и отвалов актуальна. Теоретическая значимость заключается в том, что растительность техногенных ландшафтов являются хорошим модельным объектом для исследования структуры и динамики фитоценозов. В условиях формирования сообществ на голом субстрате под контролем человека можно получить ценный материал для выявления механизмов их развития. Можно проследить все этапы сукцессии, от момента заселения пионерными видами до образования устойчивого лесного фитоценоза, проследить смены одних сообществ другими и причины их вызывающие.

С целью выявления закономерностей формирования растительности на отвалах Костомукшского горно-обогатительного комбината (КГОК) нами решались следующие задачи:

1) выявить видовой состав растительных сообществ, формирующихся на отвалах вскрышных пород Костомукшского ГОКа;

2) выявить особенности формирования фитоценозов при искусственном восстановлении на отвалах Костомукшского ГОКа.

Материалы и методы исследований. Были обследованы участки отвалов с различными сочетаниями мероприятий по рекультивации: участки, не подвергавшиеся рекультивации — (голый субстрат из вскрышных пород без дополнительной отсыпки), и участки, отсыпанные грунтосмесью (морена, торф и смесь морены и торфа в равных пропорциях). При исследовании отвалов Костомукшского ГОКа применялись маршрутные методы и постановка долговременного эксперимента.

Маршрутные исследования проводились на вершинах отвалов и включали в себя оценку видового состава напочвенного покрова, проективного покрытия всего напочвенного покрова и обилия отдельных видов по общепринятым методикам (Полевая геоботаника, 1959). При этом отмечался возраст создания (отсыпки) отвала, микрорельеф и характер субстрата, наличие мероприятий по способствованию лесовозобновления.

Стационарные исследования проводились на постоянных опытных участках с посадками древесных пород: ели европейской (*Picea abies*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и березы карельской (*Betula pendula* var. *carelica*), созданных в 1990 г. на выровненном участке Западного отвала. Опытные посадки созданы сотрудниками Института леса с целью разработки способов ускоренного восстановления растительности на отвалах (Федорец и др., 1999) и внедрения нового метода рекультивации в практику на отвалах Костомукшского ГОКа (Федорец и др., 1998). В одной из секций с посадками сосны проводился опыт с посевом и посадками люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus*) (рис. 1).

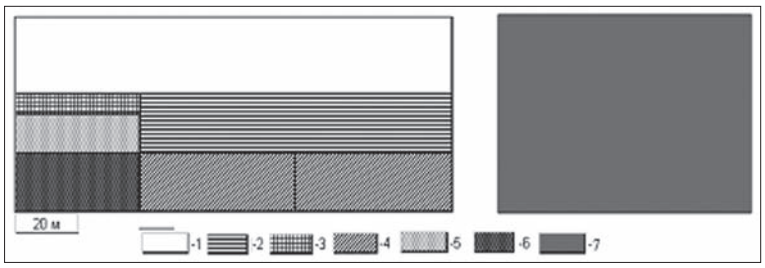


Рис. 1. Схема посадок древесных пород на опытном участке отвала, отсыпанном грунтосмесью.

1 — посадка сосны по невыровненной поверхности, 2 — посадка березы карельской, 3 — посев сосны обыкновенной, 4 — посадка сосны с люпином (слева) и без люпина (справа), 5 — посадка рябины, 6 — посадка ели европейской, 7 — контроль.

Описания напочвенного покрова проводились на трансектах, каждая из которых пересекала вариант опыта и частично заходила в рядом расположенные фитоценозы. Таким образом, каждая трансекта проходила через пограничные между сообществами зоны. Всего было заложено 3 трансекты, соответствующие видам древесного яруса: *Picea abies*, *Pinus sylvestris* и *Betula pendula* var. *carelica*. Площадки (0.5×0.5 м) на трансекте закладывались парами через 0.5 м. Участки с посадками рябины и сосны на невыровненной поверхности к настоящему времени не сохранились по разным причинам. Поэтому исследования напочвенного покрова здесь не проводились.

Кроме культур древесных пород были описаны сообщества, сформированные естественным образом на таком же субстрате — смесь морены и торфа (контроль).

Названия видов сосудистых растений приводятся по сводке А. В. Кравченко (2007).

Результаты исследований

На большей части территории отвалов вскрышные породы не рекультивировались. В таких условиях напочвенный покров практически отсутствовал, здесь произрастали отдельные растения: *Chamaenerion angustifolium*, *Agrostis capillaris*, *Tussilago farfara,* реже встречается *Calamagrostis phragmitoides*. Растения, как правило, находились в угнетенном состоянии. Даже через 15 лет (участки были отсыпаны в начале 1990-х гг.) количество видов и проективное покрытие не изменились и остались незначительными. Таким образом, процесс восстановления растительности растягивается на десятки лет, что согласуется с литературными данными (Зайцев, 1967; Хватов, 1973; Арманд и др., 1987; Микрюкова, 2006; и др.).

Наибольший интерес с точки зрения исследования естественного зарастания представляют участки отвалов, где проводились мероприятия по способствованию восстановлению растительности. Так, на некоторые участки завозился торф или его смесь с мореной (Применение…, 1990).

Нами были исследованы участки с естественным развитием растительности, которые отсыпались субстратом с различными сочетаниями: торф, морена и смесь морены с торфом. Древесный ярус формируют *Betula pubescens* и различные виды рода *Salix.* Всего же на таких участках было отмечено 20 видов растений. При этом на площадках, отсыпанных только мореной, произрастало 10 видов, на участках, отсыпанных только торфом — 16 видов, а на участках, отсыпанных смесью торфа и морены — 18 (рис. 2).

Таким образом, оптимальными для восстановления растительности являются условия смеси торфа с мореной (Федорец и др., 1998). Во всех случаях большинство видов, естественным образом заселяющих отвалы, относятся к лесным (Кравченко, 2007) — 14 из 20, что, возможно, связано с близостью источников семян.

При сравнении состава и характера размещения видов напочвенного покрова при естественном возобновлении (контроль) и в посадках древесных пород (опыт), мы получили следующие результаты. Наиболь-

шее видовое разнообразие отмечено в условиях искусственных посадок карельской березы — 20 видов (табл.). Основу видового состава создают лесные виды (*Calamagrostis phragmitoides, Vaccinium vitis-idaea, Orthilia secunda* и др.). Только здесь произрастают *Luzula pilosa, Solidago virgaurea, Veronica chamaedrys*, *Viola nemoralis*, не отмеченные на других участках. Преобладают *Orthilia secunda, Solidago virgaurea, Tussilago farfara, Chamaenerion angustifolium.* Надо отметить, что обилие *Chamaenerion angustifolium* в последние годы заметно снижается, что, видимо, связано с усиливающимся затенением со стороны карельской березы или конкурентным вытеснением другими видами. При этом увеличивается присутствие *Lupinus polyphyllus* в напочвенном покрове, распространяющегося с соседних участков, где были проведены его опытные посевы. Этот факт указывает на целесообразность его использования для рекультивации отвалов и карьеров (Соколов и др., 2008).

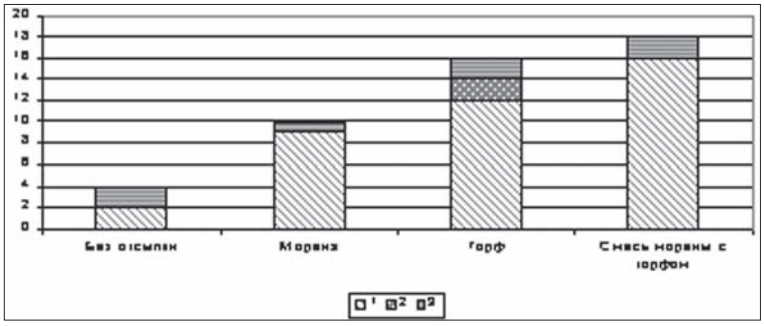


Рис. 2. Распределение аборигенной фракции видов по ценотическим группам на участках, отсыпанных грунтосмесью.
1 — лесные виды, 2 — болотные виды, 3 — апофиты.

Таблица

Видовой состав экспериментальных и естественных сообществ, произрастающих на грунтосмеси (морена + торф)

Вид	Посадки			Естественное возобновление
	Сосна	Ель	Карельская береза	
Agrostis capillaris	0	1	1	0
Avenella flexuosa	3	1	2	1
Calamagrostis phragmitoides	3	1	2	3
Calluna vulgaris	1	3	2	2
Chamaenerion angustifolium	2	2	3	1
Empetrum hermaphroditum	0	1	1	2
Equisetum sylvaticum	1	0	1	0
Lupinus polyphyllus	3	3	2	0
Luzula pilosa	0	0	1	0
Lycopodium annotinum	1	0	1	0
Orthilia secunda	0	0	2	1
Solidago virgaurea	0	0	1	0
Taraxacum sp.	0	0	1	0
Trientalis europaea	0	0	1	1
Tussilago farfara	1	0	1	1
Vaccinium myrtillus	1	1	1	0
V. uliginosum	0	1	1	2
V. vitis-idaea	1	2	2	1
Veronica chamaedrys	0	0	1	0
Viola nemoralis	0	0	1	0
Всего видов	10	10	20	10

Примечание. Шкала обилия видов: + — встречается редко, степень покрытия менее 1 %; 1 — растений много, степень покрытия мала или особи разрежены, но площадь покрытия большая; 2 — растений много, проективное покрытие от 10 до 25 %; 3 — проективное покрытие превышает 25 %.

Одинаковое число видов было зафиксировано на участках с естественным возобновлением и посадками ели европейской и сосны обыкновенной — по 10 (табл.).

Наименьшее проективное покрытие (3 %) наблюдалось в культурах ели под пологом древесных растений, притом, что в окнах проективное покрытие достигало 95 %, где наиболее характерными видами являются *Lupinus polyphyllus* и *Avenella flexuosa*. Кроме этого в посадках произрастали *Agrostis capillaris, Calamagrostis arundinacea, Calluna vulgaris, Chamaenerion angustifolium, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitis-idaea*.

В посадках сосны в напочвенном покрове также отмечено 10 видов сосудистых растений. Обилен *Lupinus polyphyllus*, который вводился в культуры как азотфиксатор и в настоящее время успешно расселяется и за пределы опытных участков, достигая в некоторых случаях 1.4 м выс. Один вид отмечен только в сообществе сосны — это *Equisetum sylvaticum*.

В условиях естественного возобновления наряду с лесными видами (*Calluna vulgaris, Calamagrostis arundinacea Vaccinium uliginosum* и др.) произрастает *Tussilago farfara*, которая обычно заселяет нарушенные местообитания, а в естественных условиях произрастает на песчаных отмелях (Кравченко, 2007).

Для исследования процессов естественного заселения отвалов был обследован участок, расположенный на идентичном с опытными участками субстрате. Некоторое время данная территория использовалась в качестве свалки твердых бытовых отходов, а затем засыпана грунтосмесью и выровнена с помощью тяжелой техники. Проведенные здесь исследования показали, что участок отличается наиболее высоким видовым богатством — 28 видов сосудистых растений. Подавляющее большинство — виды открытых местообитаний. Здесь наряду с луговыми растениями (*Trifolium pratense* и *T. repens*, *Rumex acetosa, Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*, *Phleum pratense*), произрастают адвентивные виды (*Melilotus albus* и *M. officinalis, Carduus crispus, Plantago major, Artemisia absinthium*). Отсутствие сформированного древесного яруса дает возможность произрастанию вышеперечисленных видов. Отмеченные лесные виды *Avenella flexuosa, Chamaenerion angustifolium, Calamagrostis arundinacea, Hieracium* sp. и *Veronica chamaedrys* обычно селятся также на вырубках и других нарушенных местообитаниях, поэтому их появление на участках отвалов, отсыпанных грунтосмесью, не удивительно. Кроме выше перечисленных, здесь отмечены виды изначально прибрежных и болотных местообитаний (*Tanacetum vulgare, Taraxacum* sp., *Tussilago farfara*), которые в настоящее время более известны как виды, распространяющиеся по нарушенным местообитаниям (Кравченко, 2007).

На начальных стадиях развития сообщества при первичной сукцессии ведущими факторами, влияющими на формирование растительного сообщества, являются внешние по отношению к фитоценозу факторы (химический состав субстрата, температура, водный режим и др.) (Сумина, 2011). В дальнейшем на формирование сообщества значительное влияние оказывает древесный ярус, формирующий внутреннюю структуру фитоценоза (Крышень, 2007). Наши исследования показали, что на первых стадиях зарастания отвалов существенное влияние оказывает характер и микрорельеф субстрата. Наиболее благоприятным субстратом для восстановления видов напочвенного покрова является смесь морены и торфа. Исключением является территория свалки твердых бытовых отходов, где мероприятия по рекультивации не проводились. Здесь выявлено наибольшее видовое разнообразие напочвенного покрова. Для данного участка характерно большое участие адвентивных видов. Причиной может быть как занос семян и обогащение субстрата органикой, так и отсутствие плотного древесного яруса ограничивающего произрастание луговых видов. Из лесных сообществ искусственного происхождения максимальное число видов обнаружено в посадках карельской березы (20 видов). Этот факт также согласуется с нашими (Соколов и др., 2008) и литературными (Дегтева, 2001; Пристова, 2010) данными о том, что в лесных сообществах с доминированием лиственных пород видовое разнообразие сосудистых растений выше. Относительно бедными можно назвать сообщества со сформированным ярусом из ели европейской и сосны обыкновенной, а также на контроле (подготовленный субстрат без посадок древесных пород), где отмечено в 2 раза меньше видов сосудистых растений в напочвенном покрове. Во всех искусственно созданных сообществах основу видового состава напочвенного покрова играют лесные виды.

Список литературы

Арманд А. Д., Ведюшкин М. А., Тарко А. М. 1987. Модель воздействия промышленных загрязнений на лесной биоценоз // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Сб. науч. трудов. М. С. 291–296. — *Государственный* доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2008 году. 2009. 288 с. — *Дегтева С. В.,* Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. 2001. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб. 269 с. — *Зайцев Г. А.* 1967. Лесные культуры на отвалах горных пород в Подмосковном бассейне // Восстановление земель после промышленных разработок. М. С. 55–67. — *Кравченко А. В.* 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск. 403 с. — *Крышень А. М.* 2007. К вопросу о механизмах устойчивости и развития растительных сообществ // Актуальные проблемы геоботаники. Лекции. Петрозаводск. С. 157–175. — *Микрюкова Е. В.* 2006. Динамика естественного зарастания отвалов угледобычи на Среднем Урале: Дис. … канд. с.-х. наук. Екатеринбург. 199 с. — *Полевая* геоботаника. 1959 / Под ред. А. А. Корчагина, Е. М. Лавренко. Т. 1. Л. — *Применение* отходов ЦБП в лесных питомниках. 1990 / Ред. Н. Г. Федорец, В. И. Крутов. Петрозаводск. 86 с. — *Пристова Т. Т.* 2010. Фитомасса растений напочвенного покрова лиственных и лиственно-хвойных насаждений средней тайги // Вестник Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. №7 (153). С. 2–5. — *Соколов А. И., Кривенко Т. И., Харитонов В. А., Лейбонен Е. Э.* 2008. Лесная рекультивация отвалов Костомукшского железорудного месторождения // Экологические проблемы Северных регионов и пути их решения. Материалы всерос. науч. конф. Апатиты. С. 98–101. — *Сумина О. И.* 2011. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 46 с. — *Федорец Н. Г., Шильцова Г. В., Германова Н. И. и др.* 1998. //. Начальные этапы почвообразования на отвалах железорудного месторождения в северотаежной подзоне Карелии / Почвоведение. № 2. С. 133–139. — *Федорец Н. Г.,* Соколов А. И., *Шильцова Г. В. и др.* 1999. Начальные стадии формирования биогеоценозов на техногенных землях Европейского Севера. Петрозаводск. 74 с. — *Хватов Ю. А.* 1973. Облесение земель, нарушенных при разработке месторождений полезных ископаемых. М. 55 с.

К ВОПРОСУ ОБ ЭДАФИЧЕСКОМ ДЕТЕРМИНИРОВАНИИ КАРБОНАТОПЕТРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

О. А. Красова, А. Н. Сметана

Криворожский ботанический сад НАН Украины
50089, Украина, Кривой Рог, ул. Маршака, 50. E-mail: akras.akras@rambler.ru

Ключевые слова: *карбонатопетрофитная растительность, фитоиндикация, экологический ареал формации.*

Ингулец — наибольший правый приток нижнего течения р. Днепр, пересекающий в субмеридиональном направлении Приднепровскую возвышенность и Причерноморскую низменность. Своеобразие растительности его долины было подчеркнуто М. И. Котовым (1927) еще в начале прошлого столетия. В частности, он отметил здесь сосредоточение очень редких и даже эндемичных для бывшей Херсонской губернии видов: *Chamaecytisus graniticus* (Rehman) Rohm, *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht., *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz, *Eremogone cephalotes* (Bieb.) Fenzl и ряда других (номенклатура таксонов здесь и далее приведена по сводке: Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

В настоящее время, несмотря на процессы антропогенной трансформации растительного покрова, флористический список территории бассейна Ингульца продолжает пополняться. Выявлены виды, считавшиеся эндемичными для соседних регионов: *Koeleria moldavica* M. Alexeenko, *Thymus borysthenicus* Klokov et Des.-Shost. (Красова, 2008); описан новый для науки таксон *Astragalus visunicus* Kuczerevskij (Кучеревський, 2005). В то же время, геоботаническим аспектам организации растительного покрова уделено меньше внимания, чем флористическим. В частности, выявление факторов, определяющих дифференциацию ценоструктур естественной растительности, является весьма актуальным.

Регион исследований является частью бассейна Ингульца в пределах Причерноморской низменности, ограниченной рубежами Бугско-Ингульского геоботанического округа (Национальный…, 2007). Северная и южная границы совпадают с рубежами подзоны типчаково-ковыльных степей. Естественная растительность, сохранившаяся в виде узких лент вдоль склонов гидрографической сети, представлена преимущественно типчаковыми сбоями (Геоботанічне.., 1977). Следует заметить, что овражно-балочные и склоновые местности речных долин занимают около 20 % исследуемой территории (Пащенко, 1985). На склонах высотой 25–30 м повсеместно обнажаются карбонатные породы понтического и сарматского ярусов: окремнелые ракушечники, оолитовые и мелоподобные известняки, доломиты, мергели, карбонатные пески (Лапчик, 1936).

Почвенный покров неоднороден. Его формирование детерминировано склоновыми процессами и наличием обнажений карбонатных пород различного геологического возраста. Черноземы южные средне- и маломощные приурочены к пологим склонам; на более крутых формируются черноземы южные коротко-профильные и неполнопрофильные. Особую группу образуют дерново-степные почвы. На крутых склонах активное воздействие транзитных процессов обуславливает долговременное существование примитивных почв. В транзитно-аккумулятивных позициях формируются делювиальные черноземовидные почвы, а также делювиальные почвы с полициклическим типом профиля; в аккумулятивных позициях — луговые солонцовые (Сметана, Красова, 2008). По содержанию скелета почвы пологих склонов относятся к слабокаменистым, транзитных позиций — средне- и сильнокаменистым. Очевидно, эдафические условия, являющиеся функцией литогеохимической обстановки, рельефа и живого вещества, обуславливают региональный облик растительного покрова.

Целью данной статьи является выявление эдафически обусловленных закономерностей дифференциации карбонатопетрофильных фитоструктур.

В качестве исходного материала использованы результаты обработки 640 геоботанических описаний с хорошо выраженным доминированием одного вида (не менее 12–16 % при общем проективном покрытии 55–70 %), выполненных при закладке профилей, сплошном картировании и маршрутном обследовании. Определение показателя доминирования ценопопуляций (Зарубин, 1988) позволило нам построить классификационную схему растительности на доминантных принципах. Формации, выступающие индикаторами среды, представлены в выборке в среднем 30–40 описаниями, и лишь для регионально редких синтаксонов (***Pimpinelleta titanophillae***, ***Genisteta scythicae***) представленность ограничена 10 описаниями. Кроме того, обработано 45 описаний агломеративных сообществ, в которых проективное покрытие не превышает 50 %. Они приурочены к карбонатным субстратам со слабовыраженными признаками почвообразования (обнажениям плотных плитчатых известняков), в которых высокую степень постоянства имеют *Sedum acre* L., *Minuartia leiosperma* Klokov, *Poa bulbosa* L. Использована методика синфитоиндикации, которая базируется на применении унифицированных балльных шкал (Дідух, Плюта, 1994). Экологические параметры фитоценозов рассчитаны на основе программы ECODID (компьютерная обработка выполнена сотрудником отдела экологии фитосистем Института ботаники им. Н. Г. Холодного к.б.н. И. А. Коротченко, которой мы приносим свою благодарность). Проведены градиентный и ординационный анализы растительности; статистическая обработка данных и оценка достоверности различия между средними значениями факторов каждого синтаксона по критерию Стьюдента при вероятности 0.95.

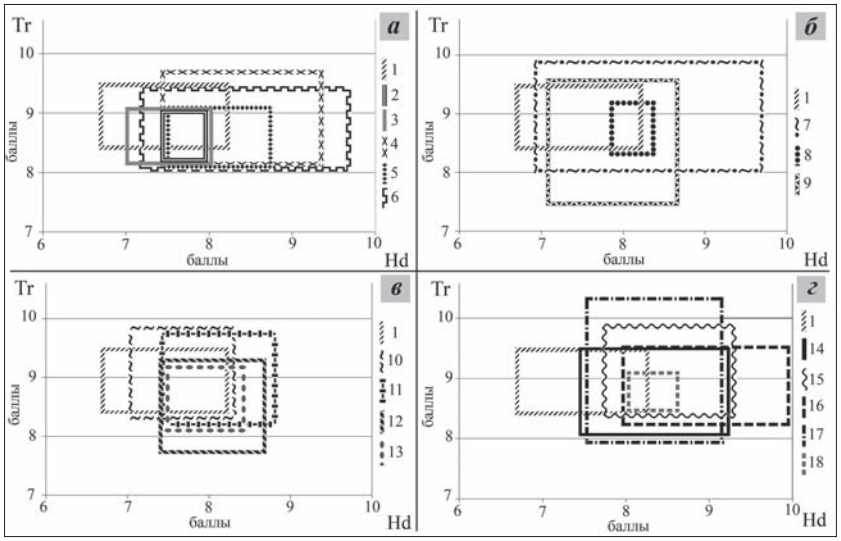


Рис. 1. Ординация карбонатопетрофитных сообществ в координатах увлажнения и трофности почвы (по унифицированным шкалам Я. П. Дидуха, П. Г. Плюты, 1994)

Формации (здесь и на рис. 2): 1 — ***Galatelleta villosae***, 2 — ***Stipeta lessingianae***, 3 — ***Stipeta asperellae***, 4 — ***Koelerieta brevis***, 5 — ***Botriochloeta ischaemii***, 6 — ***Cleistogeneta bulgaricae***, 7 — ***Potentilleta incanae***, 8 — ***Pimpinelleta titanophillae***; 9 — агломеративные сообщества наскальной растительности; 10 — ***Jurineeta brachycephalae***, 11 — ***Thymeta dimorphi***, 12 — ***Teucrieta chamaedrytis***, 13 — ***Lineta czerniaevii***; 14 — ***Elytrigieta stipifoliae***, 15 — ***Elytrigieta intermediae***, 16 — ***Poeta angustifoliae***, 17 — ***Chamaecytiseta granitici***, 18 — ***Genisteta scythicae***.

По осям абсцисс — баллы шкалы увлажнения (Hd); по осям ординат — баллы шкалы общего солевого режима (Tr).

Ранее нами был построен ценоклин травяных и нанофанерофитных сообществ на градиенте лимитирующего для аридных экосистем фактора — влагообеспечения. Самой ксероморфной формацией в этом ряду является ***Galatelleta (Crinitarieta) villosae***, далее следует зональная формация ***Stipeta lessingianae*****.** Весь спектр карбонатопетрофитных ценотаксонов располагается между лессингоковыльниками и формацией мятлика узколистного (***Poeta angustifoliae***). Хотя мятликовые ценозы повсеместно распространены на транзитно-аккумулятивных позициях склонов на каменистом делювии, флористический состав их наиболее близок к луговостепным сообществам. При установлении статистической достоверности различий между средними экологическими параметрами синтаксонов было выявлено, что только эта формация имеет достоверные различия средних со всеми остальными по факторам Hd и Ca.

Ординационные матрицы амплитуд экологической толерантности формаций в координатах влажности (Hd) — трофности (Tr) и карбонатности (Ca) — нитратности (Nt) почв, для удобства восприятия приведены не на одном рисунке, а разбиты на 4 группы (рис. 1, *а–г*; рис. 2, *а–г*).

В качестве «маркера» использована фоновая формация ***Galatelleta villosae***, связанная, по нашим данным, с широким развитием на склонах дерново-степных почв различной степени смытости и каменистости. Одним из условий ее развития служит наличие мелкодисперсного кальцита в корнеобитаемом слое.

Отметим, что шкала увлажнения имеет 23-ступенчатую градацию; ее отрезок 5.5–7.0 баллов соответствует пустынно-степному — сухостепному типу местообитаний, 7.0–10.0 — среднестепному — луговостепному. На 19-бальной шкале общего солевого режима интервал 7.0–10.0 соответствует семиэвтрофному — эвтрофному типам солевого режима. Признаком излишка солей HCO_3^- служит превышение отметки 11 баллов. Содержание карбонатов (по 13-балльной шкале), оцененное 8.0–10.0 баллами, отражает высокую степень насыщенности почв этими соединениями. Содержание минерального азота (по 11-балльной шкале) укладывается в интервал 3.7–5.8 балла, что соответствует бедным почвам (Дідух, Плюта, 1994).

В координатах Hd — Tr самым узким «экопространством» (ЭП) среди дерновинных злаков обладает формация ***Stipeta lessingianae*** (рис. 1, ***а***). Несколько шире, за счет увеличения амплитуды влагообеспеченности, ЭП у ***Stipeta asperellae*** и ***Botriochloeta ischaemii.*** Однако по амплитуде значений Tr эти три формации практически идентичны. Более широкими амплитудами толерантности по обоим факторам характеризуются ***Koelerieta brevis*** и ***Cleistogeneta bulgaricae***. Среди петрофитных сообществ с доминированием разнотравья самой стенотопной является формация ***Pimpinelleta titanophillae***, которая к тому же в пределах Ингулецкого бассейна имеет узкий ареал на юге региона. Наибольшее ЭП среди всех ценоструктур имеет ***Potentilleta incanae*** (рис. 2, *б*). Ее распространение в восточной части Правобережного Причерноморья исследователи связывают с процессами антропогенной трансформации степей и формированием псаммопетрофитного дигрессивного сукцессионного ряда (Шеляг-Сосонко, Костильов, 1981; Ткаченко, 1985). Достаточно широкий размах параметров Hd и Tr имеют агломеративные сообщества, поскольку в трещинах известняковых плит формируются достаточно гетерогенные условия увлажнения и весьма неоднородный микроконтурный почвенный покров.

Группа полукустарничковых формаций, относимая Е. М. Лавренко (1980) к тимьянникам, а Я. П. Дидухом (1992) — к остепненным томиллярам, занимает компактное ЭП, в котором центральное положение имеет ***Lineta czerniaevii*** (рис. 1, *в*). Для формаций ***Jurineeta brachycephalae***, ***Teucrieta chamaedrytis*** и ***Thymeta dimorphi*** широта амплитуд по обоим фактрорам примерно равна, но ЭП первого синтаксона несколько смещено в сторону меньшего влагообеспечения, а второго — уменьшения трофности субстрата.

Выявление экологических параметров ксеромезофитных злаковых и кустарниковых сообществ (рис. 1, *г*) важно для оценки их созологической ценности. Закономерности формирования сообществ с доминированием палеоэндемика Правобережной Злаковой Степи *Chamaecytisus graniticus* (Крицька, 1988), а также формаций ***Elytrigieta stipifoliae*** и ***Genisteta scythicae***, внесенных в Зеленую книгу Украины… (2009), остаются мало изученными. Так, между пырейными сообществами ***Elytrigieta intermediae*** и ***E. stipifoliae*** не выявлены достоверные различия по отношению к влажности почв, но они обнаруживаются между средними значениями общего засоления (Tr): ковылелистные пырейники менее солелюбивы. Экопространства пырейников почти полностью перекрываются ЭП ***Chamaecytiseta granitici***. Именно фитоценозы формации ракитника гранитного проявляют наивысшую толерантность к содержанию солей в субстрате (max = 10.3 балла), что совершенно не характерно для сообществ лигнозных биоморф. ***Genisteta scythicae***, редкостная формация с недостаточно определенным синтаксономическим положением (разные авторы относят ее либо к кустарниковым степям, либо к томиллярам (Остапко, Купрюшина, 2010; Зелена..., 2009), имеет весьма узкий экоареал. Вариационный размах оценок общего засоления минимален среди амплитуд всех рассмотренных ценоструктур и лежит в пределах 8.4–9.1 балла.

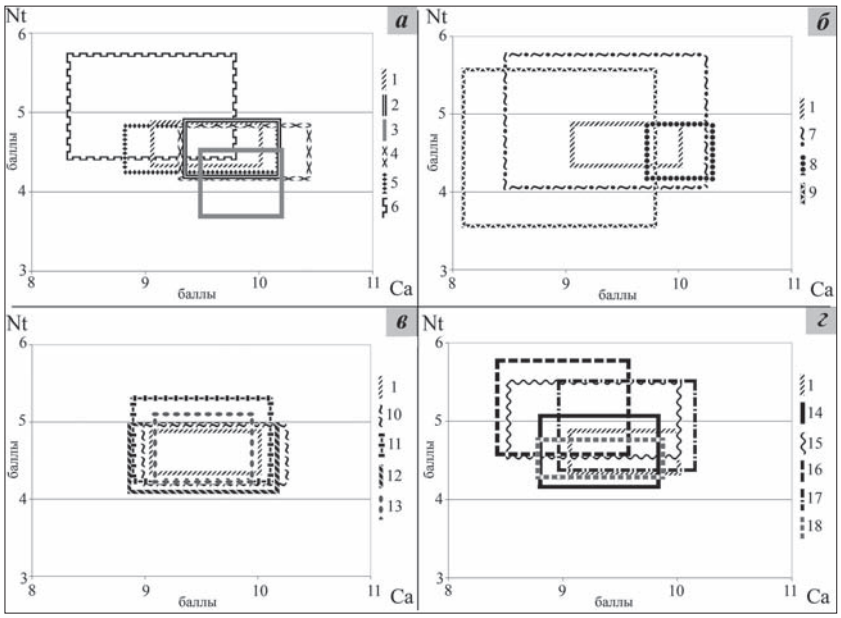


Рис. 2. Ординация карбонатопетрофитных сообществ в координатах карбонатности и содержания минерального азота почв (по унифицированным шкалам Я. П. Дидуха, П. Г. Плюты, 1994).

По осям абсцисс — баллы шкалы карбонатности (Ca); по осям ординат — баллы шкалы содержания минерального азота (Nt).

Довольно «плотное» наложение экоареалов в координатах Ca — Nt наблюдается у большинства дерновиннозлаковых формаций (рис. 2, *а*) и, в особенности, у томиллярных сообществ, существующих в условиях транзита вещества и незначительного содержания доступного азота в почвах за счет «молодости» органики (рис. 2, *в*). Наибольшие по площади «ординационные поля» присущи формациям ***Cleistogeneta bulgaricae*** (рис. 2, *а*), ***Potentilleta incanae*** и группе агломеративных сообществ (рис. 2, *б*). В последнем случае определенную роль в индикационной оценке экотопа, видимо, сыграло присутствие однолетних сегетальных видов, способных поселяться в трещинах плит. Наряду с ***Poeta angustifoliae*** (рис. 2, *г*) названные формации являются наиболее нитрофильными. Обратную реакцию на содержание азота в почве проявляют сообщества ***Stipeta asperellae***; эта формация индицирует самые низкие параметры Nt (3.7–4.5 балла) и имеет достоверные различия среднего значения содержания азота со всеми синтаксонами. Достоверно различаются средние значения Nt у пырейников; формация пырея ковылелистного тяготеет к экотопам, обедненным азотом (рис. 2, *г*).

В контексте данной работы наибольший интерес представляет выявление дифференцирующей способности фактора карбонатности почв. Шкала карбонатности была впервые создана в Институте ботаники НАН Украины (Дідух, 2000). Однако, дифференцирующим фактором для растительности, по нашему мнению, служит, вероятно, не столько содержание карбонатов ($CaCO_3$, $MgCO_3$) в почвах, сколько наличие подвижных ионов Ca^{2+} и Mg^{2+}. Рассматриваемые сообщества относятся к группе гемикарбонатных, поскольку амплитуда варьирования оценок фактора не выходит за пределы 8.1–10.3 балла. Параметры свыше 10.5 балла характерны для растительности меловых обнажений (Ткаченко, 2004).

Ранжированные по возрастанию средних значений карбонатности формации на градиенте этого фактора образуют экоклин: ***Poeta angustifoliae*** → агломеративные сообщества → ***Cleistogeneta bulgaricae → Elytrigieta stipifoliae → Galatelleta villosae → Elytrigieta intermediae → Genisteta scythicae → Thymeta dimorphi → Teucrieta chamaedrytis → Lineta czerniaevii → Chamaecytiseta granitici → Stipeta lessingianae → Botriochloeta ischaemii → Potentilleta incanae → Koelerieta brevis → Jurineeta brachycephalae → Stipeta asperellae → Pimpinelleta titanophillae***. Какой-либо тенденции в отношении связи определенных биоморф с повышеним напряженности фактора в этом ряду не прослеживается. Очевидно, низкие показания Ca экотопов, индицируемые частью агломеративных сообществ, связаны с нерастворимостью карбонатных соединений в плотных известняках с высоким содержанием кварцевых зерен. Смещение ЭП формации змеевки болгарской относительно экоареалов злаковников в сторону более низ-

ких оценок фактора (рис. 2, *а*) связано, по нашим наблюдениям, с приуроченностью сообществ к супесчаным почвам с пониженным содержанием карбонатов. Наиболее карбонатофитные сообщества, как правило, имеют приуроченность к примитивным почвам на элювии рыхлых известняков. Данные породы при выветривании обогащают почвенный раствор ионами кальция. Содержание этого элемента в невыветрелых изветняках, по Т. Е. Лапчик (1936), составляет 51.2–53.7 % (в пересчете на CaO).

Таким образом, величина экоареалов отдельных формаций позволяет косвенно судить об их филоценогенетически обусловленной адаптированности к современным условиям существования и прогнозировать возможность воссоздания аналогов этих сообществ на землях, нарушенных горнодобывающей промышленностью.

Список литературы

Дидух Я. П. 2000. Новая шкала фитоиндикации карбонатных субстратов // Проблеми сучасної екології. Тези доповідей. Запоріжжя. С. 146. — Дідух Я. П., Плюта П. Г. 1994. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ. 290 с. — Геоботанічне районування Української РСР. 1977. Київ. 303 с. — Зарубин С. И. 1988. Методика определения устойчивости и порядка доминирования ценопопуляций в травяных сообществах // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 128–134. — *Зелена* книга України. 2009 / Під заг. ред. чл.-кор. НАН України Я. П. Дідуха. Київ. 448 с. — *Котов М. І.* 1927. Ботанічно-географічний нарис долини р. Інгульця // Тр. с.-госп. ботаніки. Харків. Т. 1. Вип. 3. С. 17–61. — *Красова О. О.* 2008. До созологічної оцінки унікальних степових фітоценозів басейну Нижнього Інгульця // ІІ відкритий з'їзд фітобіологів Херсонщини. Зб. тез доповідей. Херсон. С. 30–32. — *Крицька Л. І.* 1988. Ендемічне ядро флори Правобережного Злакового Степу // Укр. ботан. журн. Т. 45. № 5. С. 15–19. — *Кучеревський В. В.* 2005. Новий для науки вид астрагалу з Правобережного Причорномор'я // Укр. ботан. журн. Т. 62. № 3. С. 399–403. — *Лавренко Е. М.* 1980. Петрофитная растительность в лесостепи и степи (вне горных систем) // Растительность европейской части СССР. Л. С. 281–284. — *Лапчик Т. Ю.* 1936. Характеристика неогенових відкладів пониззя р. Інгульця. Київ. 87 с. — *Національний* атлас України. 2007. Київ. С. 197. — *Остапко В. М., Купрюшина Л. В.* 2010. Фитоценотическое разнообразие кустарниковых степей на юго-востоке Украины и его созологическая оценка // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку. Мат. VI МНК. Донецьк. С. 346–349. — *Пащенко В. М.* 1985. Степная зона // Природа Украинской ССР. Ландшафты, физико-географическое районирование. Киев. С. 122–180. — *Сметана О. М., Красова О. О.* 2008. Ґрунти схилових екотопів пониззя Інгульця // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». Т. 10. С. 119–126. — *Ткаченко В. С.* 1985. Тенденції динаміки степової рослинності Північно-Західного Причорномор'я // Укр. ботан. журн. Т. 42. № 1. С. 17–22. — *Ткаченко В. С.* 2004 Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. Київ. 184 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Костильов О. В.* 1981. Степова рослинність схилів Тілігульського лиману // Укр. ботан. журн. Т. 38. № 4. С. 10–13. — *Mosyakin S. L., Fedoronchuk M. M.* 1999. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev. 345 p.

ВЫДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО КАРКАСА ЛЕСНЫХ ЛАНДШАФТОВ УКРАИНСКИХ КАРПАТ НА ОСНОВЕ КАРТИРОВАНИЯ ТИПОВ ГЕОБИОЦЕНОЗОВ И ВЫДЕЛЕНИЯ БИОТОПОВ NATURA 2000

Е. А. Кременецкая[1], С. В. Зибцев[1], Отакар Голуша[2]

[1] Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины
03041, Украина, Киев, ул. Героев Обороны, 15, учебный корпус 1, оф. 91. E-mail: kremenetska@nauu.kiev.ua, sergiy.zibtsev@nubip.edu.ua

[2] Университет сельского хозяйства и лесоводства им. Менделя, Институт лесного менеджмента Чешской республики, отделение Frýdek-Místek
Zemědělska 3 CZ–613 00 Brno, Czech Republic. E-mail: Holusa.Otakar@uhul.cz

Ключевые слова: *биотоп, тип геобиоценоза, Украинские Карпаты*.

Важным условием перехода к устойчивому управлению лесами Украины является достижение компромисса между интенсивностью лесопользования и требованиями международного и национального законодательств в отношении сохранения биологического разнообразия. Практическая реализация данной задачи отрабатывалась в рамках украино-чешского проекта «Система дифференцированного ведения хозяйства в лесных экосистемах Украинских Карпат».

Цель дифференциированного ведения лесного хозяйства состоит в формировании территориальной системы экологической стабильности. Во-первых, следует сохранять биоразнообразие и уникальные природные феномены во всех 4 категориях лесов Украины (защитные; рекреационно-оздоровительные; природоохранного, научного, историко-культурного назначения; эксплуатационные), а не только на территории природно-заповедного фонда. Во-вторых, большое значение имеет благоприятное хозяйственное влияние на измененные экосистемы с низкой экологической стабильностью (рубки ухода, восстановление коренных типов леса, защита от пожаров и другие). В-третьих, не менее важным является поддержка многоцелевого использования территории в соответствии с социальной, экологической и экономической составляющими.

Каркас экологической стабильности территории строится по результатам поиска стабильных и стабилизирующих сообществ при помощи метода биогеографической дифференциации местности (в геобиоценологическом понимании) (Buček et al., 1996), к начальным этапам которого относятся: дифференциация естественного состояния геобиоценозов (ЕСГ) и дифференциация современного состояния геобиоценозов (ССГ).

Дифференциация ЕСГ на местности осуществляется в рамках биогеоценологической системы классификации, которая происходит из теории типа геобиоценоза (Zlatník, 1973, 1975), где под типом геобиоценоза подразумевают комплекс природных геобиоценозов и производных от него. При дифференциации ССГ используются местные каталоги биотопов, разработанные отдельными государствами в системе Natura 2000, которая включает большинство типов вегетации на территории.

Дифференциация ЕСГ отображает на карте групп типов геобиоценозов, дифференциация ССГ — на карте биотопов. Карты составляются на основании подробных полевых исследований территории. В результате сравнения выше указанных карт можно осуществлять следующие этапы: категоризация геобиоценозов по интенсивности антропогенного влияния и по степени экологической стабильности, оценка функционального значения сообществ, дифференциация с точки зрения защиты и создания пейзажа. После этого можно будет построить экологическую сеть (Buček et al., 1996).

Исследования проводили на территории предприятия «Надворнянское лесное хозяйство» Ивано-Франковской обл., где преобладают насаждения *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl., *Q. robur* L., *Fagus sylvatica* L., *Abies alba* Mill., *Picea abies* L., *Pinus mugo* Turro. Территория относится к Вододельно-Верховинской обл., характеризуется континентально-европейским климатом с количеством осадков — 800–1000 мм за год. Она расположена в 3 климатических зонах: прохладной, умеренно-холодной и холодной.

Высота над уровнем моря на объектах исследования составляла от 650 до 1340 м. Согласно чешской лесотипологической классификации на указанном диапазоне высот были определены от 5 до 9 вегетационной степени (ВС) (климаксовые геобиоценозы): 5 — пихтово-буковая, 6 — елово-буковая, 7 — буково-еловая, 8 — еловая, 9 — стланиковые заросли. Группы типов геобиоценозов определялись путем комбинирования таких классификационных единиц: вегетационные степени, трофические и гидрические ряды, а также специфические условия экотопа (Zlatník, 1976; Plíva, 1991; Buček, Lacina, 1999).

Кодировка и названия биотопов присваивались согласно Natura 2000. Использовалась сокращенная версия «Каталога биотопов Словакии» (2002). Латинские названия видов указываются в соответствии с украинскими определителями растений (Визначник…, 1977; Определитель…, 1987), типы леса — с положениями профессора З. Ю. Герушинского (1996). Трофические (от олиготрофного ряда А до базического ряда D) и гидрические ряды (от сухого ряда 1 до торфяного ряда 6) напоминают трофотопы и гигротопы эдафической сетки Алексеева-Погребняка (1955).

Одним из результатов сотрудничества указанного проекта с проектом BBI MATRA «Определение и классификация биотопов в Украине: введение стандартов и методологии Европейского Союза» (пилотный проект в Украинских Карпатах) может быть выделение национальных биотопов в рамках отдельных биотопов Natura 2000, а также национальных биотопов. Например, в рамках биотопа 9410 ***Ацидофильные еловые леса*** рекомендуется выделение национальных биотопов: еловые высокогорные леса, пихтово-буково-еловые смешанные леса, еловые переувлажненные леса, еловые пралесы. Предполагается выделение ряда национальных биотопов: пихтовые леса, горно-сосновые леса, карпатские леса с восточно-карпатским рододендроном, заплавные черноольховые леса низинных и горных рек и другие (Проць, Шпарик, 2009).

5 ВС (пихтово-буковая) выделяется на высоте 500–940 м над ур. м. Особенность этой степени состоит в доминировании бука лесного (*Fagus sylvatica*) (с высотой до 48 м) и в оптимальных условиях для роста пихты белой (*Abies alba*) с высотой — до 60 м и участием в запасе — до 40 %. В 5 ВС в условиях влажной чистой бучины наиболее распространена группа типов геобиоценозов 5В3. Это природная мезотрофная бучина с индикаторами: щитовник родственный *(Dryopteris affinis* (Löve) Fraser-Jenkis), окопник сердцевидный (*Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex), осока висячая (*Carex pendula* Huds.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), молочай миндалевидный *(Euphorbia amygdaloides* L.). Распространенным биотопом следует признать 9130 ***Буковый лес с подмаренником***.

В понижениях рельефа на небольших площадях с близким залеганием грунтовых вод можно определить группу типов геобиоценозов 5В5v. В условиях мокрого сероольхового сугруда такие участки часто являлись биотопом 7140 ***Переходные болота***, где нами были отмечены такие диагностические виды: осока ежистоколючая (*Carex echinata* Murr.), осока просяная (*C. panicea* L.), осока трясучковидная (*C. brizoides* L.), хвощ речной (*Equisetum fluviatile* L.), лютик жгучий *(Ranunculus flammula* L.). Редкий для Европы биотоп 91D0* ***Болотные лесные земли*** характеризуется условиями мокрой еловой субори (735 м над ур. м.). Древостой формирует ель европейская (*Picea abies*), сплошное проективное покрытие формируется пушицей влагалищной (*Eriophorum vaginatum* L.), осокой трясучковидной (*Carex brizoides*), осокой пепельно-серой (*C. cinerea* Poll.), видами сфагновых мхов (*Sphagnum* sp.), черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), брусникой (*Rhodococcum vitis-ideae* (L.) Avror.).

На сырых и мокрых участках при наличии ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и диагностических видов можно найти биотоп 91E0* **С*мешанный ольховый аллювиальный лес в умеренной и бореальной***

Европе. В то же время такие участки принадлежат к группе типов геобиоценозов — 5BC4–5 (мезотрофно-нитрофильный ряд с чрезмерным проточным увлажнением).

Наличие пролесника многолетнего (*Mercurialis perennis* L.), недотроги обыкновенной (*Impatiens nolitangere* L.), видов аконита (*Aconitum* sp.), звездчатки лесной (*Stellaria nemorum* L.), обозначает, что условия приближаются к трофическому ряду С (эутрофно-нитрофильный ряд). Если на данном участке встречается белокопытник белый (*Petasites albus* (L.) Gaertn.), группу типов геобиоценозов можно записать как 5BC3–5. На намывах горных рек при наличии мирикарии немецкой (*Myricaria germanica* (L.) Desv.), мать-и-мачехи обыкновенной (*Tussilago farfara L.*), ивы пурпурной (*Salix purpurea* L.) можно диагностировать биотоп 3230 ***Горные реки и их древесная растительность с мирикарией немецкой.***

6 BC (елово-буковая) выделяется на высоте 860–1180 м над ур. м. В составе древостоя доминирует бук лесной (*Fagus sylvatica*), который формирует первый ярус (достигает высоты 33 м) и наполняет нижние ярусы. Пихта белая (*Abies alba*) достигает 40 м. Эти условия являются оптимальными для ели европейской (*Picea abies*) (высотой до 60 м и участием до 30–40 % запаса). Ниже первого яруса произрастают клен ложноплатановый (*Acer pseudoplatanus* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), тис ягодный (*Taxus baccata* L.), в подлеске — шиповник альпийский (*Rosa pendulina* L.), ива силезская *(Salix silesiaca* Willd.), бузина черная (*Sambucus nigra* L.), бузина красная (*S. racemosa* L.).

Группа типов геобиоценозов 6B3 занимает значительную площадь, она определена в условиях влажной елово-пихтовой субучины. Индикаторами 6 BC считаются: дороникум австрийский (*Doronicum austriacum* Jacq.), сольданелла горная (*Soldanella montana* Willd.), стрептопус стеблеобъемлющий (*Streptopus amplexifolius* (L.) DC.). В то же время указанный лесной массив диагностирован как биотоп 9130 ***Буковый лес с подмаренником***. Например, на высоте 1050 м над ур. м. произрастает разновозрастный пихтово-елово-буковый пралес с видами травяного покрова: доминирующими для биотопа 9130 — подмаренник душистый (*Galium odoratum* L. (Scop.)), зубянка железистая (*Dentaria glandulosa* Waldst.et.Kit.), зубянка клубненосная (*D. bulbifera* L.), а также диагностическими — воронец колосистый (*Actaea spicata* L.), копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), подлесник европейский (*Sanicula europaea* L.), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis* L.), кислица (*Oxalis acetosella* L.), купена мутовчастая (*Polygonatum verticillatum* (L.) All.).

На высоте 1000 м над ур. м. среди диагностических видов биотопа 9130 нами отмечены: кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum* Huds), волчеягодник обыкновенный (*Daphne mesereum* L.), крестовник дубравный (*Senecio nemorensis* L.), ежевика жестковолосистая (*Rubus hirtus* Waldst. et Kit.), перловник поникающий (*Melica nutans* L.). На границе группы типов геобиоценозов 6B3 и горного луга полноценно цветут цицербита альпийская (*Cicerbita alpina* (L.) Wallr.), лилия лесная (*Lilium martagon* L.), лютик платанолистный (*Ranunculus platanifolius* L.). На значительной площади выделены группы типов геобиоценозов 6AB4e та 6AB3, которые произрастают в условиях влажной чистой сурамени с доминированием сфагновых мхов в покрове. Отдельную позицию занимает группа типов геобиоценозов 6A2f (олиготрофный ряд А, влажность недостаточная) на каменистых россыпях, которые относятся к биотопу 8220 ***Хазмофитная растительность на кремниевых каменистых склонах***.

7 BC (буково-еловая) выделяется на высоте 1060–1290 м над ур. м. Роль главного эдификатора принадлежит ели обыкновенной (*Picea abies*) — она образует верхний ярус (до 40 м) и доминирует в составе (до 70 %). Бук лесной (*Fagus sylvatica*) субдоминирует (высота — до 25 м, участие в запасе — до 20 %). Пихта белая (*Abies alba*) произрастает в обоих ярусах и занимает до 10 % запаса. К подлеску добавляется смородина карпатская (*Ribes carpaticum* Schult.). Отличительная черта 7 BC состоит в наличии высокорослых (до 50–70 см) зарослей кочедыжника расставленнолистного (*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz) и черники (*Vaccinium myrtillus*). В покрове виды среднеевропейского лиственного леса — ожика лесная (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin) и горечавка ластовневая (*Gentiana ascleapidea* L.) замещаются горными видами — подбельником альпийским (*Homogyne alpina* (L.) Cass.), стрептопусом стеблеобъемлющим (*Streptopus amplexifolius* (L.) DC.). Группы типов геобиоценозов 7 BC обусловлены каменистостью и крутизной склонов: начиная от 7AB3 (олиготрофно-мезотрофный ряд, влажные участки) на некрутых склонах, минуя 7AB3f (с каменистостью более 50 % и крутизной склона более 25° в условиях влажной буково-пихтовой сурамени) и 7AB3e (с крутизной склона более 25°) и достигая 7A4y (олиготрофный ряд, сырые участки со скелетированием более 90 %) в условиях сырой чистоеловой субори.

В биотопе 9410 ***Ацидофильные еловые леса*** доминируют ель европейская (*Picea abies*), черника (*Vaccinium myrtillus*) и хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). В условиях сырой чистоеловой субори диагностическими видами считаются рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), кислица (*Oxalis acetosella*), подбельник альпийский (*Homogyne alpine*), а в условиях влажной буково-пихтовой сурамени — ожика лесная (*Luzula sylvatica*), майник двулистный (*Majanthemum bifolium* (L.) F. W Schmidt), плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.). Нами отмечено, что для местных условий в типах 7A3f и 8A3f для биотопа 9410 характерными видами являются также сольданелла венгерская (*Soldanella hungarica* Simonk.), сольданелла горная (*S. montana* Willd.), кочедыжник расставленнолистный (*Athyrium distentifolium*).

8 BC (еловая) выделяется на высоте 1220–1328 (1500) м над ур. м. Насаждения произрастают в разреженном состоянии. Доминирует ель европейская (*Picea abies*) с высотой до 25 м, в первом ярусе мо-

гут произрастать пихта белая (*Abies alba*) и рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*). Отличительная черта еловой ВС — карликовые деревья бука лесного (*Fagus sylvatica*) и клена ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus*).

В условиях сырой кедровососновой субори на верхней границе леса в еловой ВС или в выше расположенной стланиковой ВС встречаются фрагменты насаждений с примесью гляциального реликта — сосны кедровой европейской (*Pinus cembra* L.), а также березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh. subsp. *carpathica*) и сосны горной (*Pinus mugo*). Здесь возможно наличие биотопа 9420 ***Леса лиственницы европейской и сосны кедровой*** при условии произрастания доминирующих видов — ели европейской (*Picea abies*), сосны горной (*Pinus mugo*), черники (*Vaccinium myrtillus*), брусники (*Rhodococcum vitis-idaea*) и диагностических — лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), сосны кедровой европейской (*Pinus cembra*), вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), подбельника альпийского (*Homogyne alpina*), марьянника лесного (*Melampyrum sylvaticum* L.), вороники гермафродитной (*Empetrum hermaphroditum* L.), видов мхов *Sphagnum* sp. и *Polytrichum* sp.

В верхних частях склонов можно встретить безлесные участки, которые либо представлены первичными сообществами белоуса торчащего (*Nardus stricta* L.) либо они образовались в результате длительного выпасания домашнего скота. При наличии других обязательных видов такие участки относятся к биотопу 6230* ***Богатые луга с белоусом на кремниевых субстратах в горных и предгорных территориях континентальной Европы***. В покрове отмечены цветущие диагностические виды: кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.), ястребинка альпийская (*Hieracium alpinum* L.), фиалка собачья (*Viola canina* L.), лапчатка прямостоящая (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch).

9 ВС (стланиковая) виделяется на высоте 1550–1600 м над ур. м. Она представлена сплошными зарослями сосны горной (*Pinus mugo*). Единично или группами примешивается ель европейская (*Picea abies*). 10 ВС — альпийская. На высокогорных лугах можно диагностировать биотоп 4060 ***Альпийские и бореальные пустоши***, отличительный признак которого состоит в произрастании кустарничковых хамефитов из семейств вересковые (*Ericaceae),* черничные (*Vacciniaceae)* и водяниковые (*Empetraceae*) и 6430 ***Гидрофильные высокотравные сообщества на горных лугах*** с доминирующими видами — сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), калужница болотная (*Caltha palustris* L.), лабазник обнаженный (*Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch), бутень жестковолосистый (*Chaerophyllum hirsutum* L.).

Следует отметить, что наибольшие площади малонарушенных биотопов сохранились в местах без транспортного сообщения (на каменистых россыпях, на крутых склонах, в удаленных от поселений лесных участках) и на объектах природно-заповедного фонда. Установлено увеличение площадей производных типов леса, представленных искусственными насаждениями ели обыкновенной (*Picea abies*) на месте коренных, которые характеризуются низким уровнем биоразнообразия.

В качестве эталонов для определения биотопов и коренных групп геобиоценозов на площадях с интенсивным лесопользованием целесообразно использовать близлежащие заповедные лесные сообщества, где сохранились коренные леса, например, такие как климаксовый лес сосны кедровой европейской *Pinus cembra*, старовозрастный лес сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* на каменистых россыпях в природном заповеднике «Горганы».

Результатом, который обобщит полученный практический опыт будет внедрение экосистемного подхода в лесохозяйственную деятельность как одной из составляющих устойчивого развития лесного хозяйства. Дифференциированное ведение хозяйства будет способствовать сохранению уникальных ландшафтов, лесных насаждений, биотопов Украинских Карпат и региона в целом.

Список литературы

Визначник рослин Українських Карпат. 1977. Київ. 434 с. — *Герушинський З. Ю.* 1996. Типологія лісів Українських Карпат: Навчальний посібник. Львів. 208 с. — *Каталог* биотопов Словакии (сокращенная версия). 2002 / Под ред. В. Становой, М. Валаховича. Братислава. 63 с. — *Определитель* высших растений Украины. 1987. Київ. 548 с. — *Погребняк П. С.* 1955. Основы лесной типологии. — Київ. 456 с. — *Проць Б., Шпарик Ю.* 2009. Підходи до класифікації природних біотопів у лісах Українських Карпат: Збірник тез міжнародного науково-практичного семінару «Системи диференційованого ведення господарства в регіоні Українських Карпат» (Івано-Франківськ, Україна, 7–9 грудня 2009 р.). Брно. С. 19–20. — *Buček A., Lacina J.* 1999. Geobiocenologie II. MZLU v Brně. Brno. 240 p. — *Buček A.*, *Lacina J.*, *Míchal I.* 1996. An ecological network in the Czech republic. Veronica, 11th special issue. Brno. 44 p. — *Plíva K.* 1991. Funkčně integrované lesní gospodárství 1, přírodní podmínky v lesním plánováni, ÚHÚL Brandýs nad Labem. 263 p. — *Zlatník A.* 1976. Lesnická fytocenologie. Vydání 1. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 495 p.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СМЕЩЕНИЕ У РАСТЕНИЙ

Л. А. Кузнецов

Ленинградский областной институт развития образования
197136, Санкт-Петербург, Чкаловский пр., 25а. E-mail: kuznezovla@mail.ru

Ключевые слова: *экологическое смещение, границы ареалов, относительное постоянство.*

Бывают природные закономерности достаточно явные и широко распространенные. По этой причине они часто описываются разными исследователями как частные случаи, а то и вовсе ими игнорируются. Но это не позволяет их сбрасывать со счетов, как это произошло с экологическим законом, в течение 125 лет находившемся в малоизвестном состоянии, хотя по сути дела он много раз переоткрывался в той или иной частной форме.

Речь идет об открытии Оскара Друде (Drude, 1876). Оскар Друде — известный немецкий ботаник-эколог — сформулировал «Закон относительного постоянства местообитаний»: «…многие растения, особенно близ границ своего ареала, путем перемены местообитания выдают причину прекращения своего распространения в определенном направлении». И далее он говорит, что северные растения ищут в южных районах своего распространения влажную тень лесов, а растения с северо-западными границами ареалов находят сухие и жаркие местообитания, попадая таким образом в привычные им условия. На Друде ссылался И. Шмитхюзен (1966).

Правда, еще раньше, в 1859 г., Чарльз Дарвин (1991) утверждал: «передвигаясь с юга на север или из влажной страны в сухую, мы неизменно замечаем, что некоторые виды мало-помалу редеют и наконец исчезают», не только под влиянием климата, но и под влиянием биотических факторов на разные особенности популяций.

В 1907 г. русский ботаник Б. А. Келлер (Келлер, Димо, 1907), изучая комплексный растительный покров полупустыни, обратил внимание на то, что экологическое распределение фитоценозов отражает в миниатюре зональную географию таковых. Впрочем, сам Келлер о каком-либо законе не говорил.

Своеобразное и оригинальное толкование получили описанные явления в малоизвестной книге Г. Н. Савицкого (1927), трактовавшего их как явления «осебежные» и «осестремительные» («распространение признаков, “нормально” присущих одним зональным делениям, в пределах других»). В общей форме объяснение подобных фактов было произведено замечательным натуралистом И. К. Пачоским (1915), который ввел понятие об **экстразональной** растительности. Наряду с понятием Г. Н. Высоцкого «плакор» это позволило ботаникам лучше понимать поведение растений на границах ареалов. Так, сходные явления в Средней Азии описывал Е. П. Коровин (1934).

В советской геоботанике долгие годы было «правило предварения», введенное в нее главой московской геоботанической школы В. В. Алехиным. Например, в учебниках (Ярошенко, 1961; Марков, 1962; Шенников, 1964; и др.) и в словарях (Быков, 1988; Дедю, 1990; и др.). Несмотря на это, «правило предварения» подвергалось критике (Камышев, 1936; Комаров, 1938; Галин, 1956). Строго говоря, В. В. Алехин заимствовал идею у Г. Вальтера, работы которого хорошо знал (Вальтер, Алехин, 1936). Идея была спроецирована на растительный покров Восточноевропейской равнины. Г. Вальтер (1968) сформулировал широкий «закон относительного постоянства местообитаний», который охватывает большинство указанных явлений. Он не ссылается на сходную по формулировке публикацию Друде. Поэтому процитируем самого Г. Вальтера (1982): «если по направлению к границе ареала климат определенным образом изменяется, то у данного вида происходит смена биотопа, компенсирующая, насколько возможно, изменение климата, так что условия местообитания (т. е. абиотическая среда) остаются более или менее постоянными». Таким образом, мы можем заметить, что закономерность очень четко связывалась с климатом. Однако еще Чарльз Дарвин, как мы видели, обращал внимание и на действие биотических факторов. Между тем реакции растений на свою жизнь на границах ареалов еще разнообразнее. Это объясняется, в частности, широтой или узостью экологического или физиологического ареалов вида (по Элленбергу). В отечественной геоботанике на это обращал внимание А. П. Шенников (1950, 1964), говоривший о существовании так называемых биологически сходных местообитаний, а затем и независимо от Элленберга различавший соответственно фитоценотический и экологический ареалы видов. Таким образом, речь шла о поведении **видов** (точнее, популяций), находивших для себя подходящие условия на окраине (или вне пределов) своих ареалов.

Остановимся на двух примерах видов разных по экологии и ценотической приуроченности.

Dentaria bulbufera обычна для смешанных лесов Средней Европы с преобладанием бука или дуба на бурых лесных почвах, порой закисленных. Кроме широколиственных видов, могла участвовать и ель. Нередко встречаются зубянковые дубравы и бучины. На северной границе ареала (Ленинградская область) зубянка смещается в сырые тенистые леса на склонах речных долин и оврагов с достаточно богатыми, но кислыми почвами (Красная…, 2000). От «эфемерной» вегетации (по Алехину, 1950) переходит к длительной вегетации. От субдоминанта в лесах буковых и дубовых уходит в группу ассектаторов.

Calamagrostis epigeios в пределах своего обширного географического ареала встречается на черноземных почвах в лесостепи. В лесах и в пустынях он избирает бедные песчаные почвы, обеспечивающие по-

требный режим влажности и аэрации. При этом вейник мирится с сильным оподзоливанием почвы, ее засолением и возрастанием кислотности, а также обеднением гумусом. Изменяются и ценотические позиции вида: от доминанта в лесостепи до ассектатора, уходящего от конкуренции в лесах и пустынях.

Таких примеров в литературе много, однако они не соотносятся авторами с разбираемыми правилами (законами), а еще реже рассматриваются в подробностях. Остановимся еще на одном примере детальнее.

Нами проведены наблюдения *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. в сухих типчаково-ковыльных степях, в опустыненных степях, в казахстанских пустынях и исследованы литературные данные по этим районам.

Ковылок *Stipa lessingiana* достигает своего фитоценотического оптимума в полосе сухих типчаково-ковыльных степей. Здесь он выступает в роли ценозообразователя и достигает обычно максимального фитоценотипа — является устойчивым эдификатором в разнотравно-ковылковых, типчаково-ковылковых и полынно-ковылковых фитоценозах. Довольно часто выступает как устойчивый субэдификатор или облигатный ассектатор. Вместе с ковылком встречаются *Stipa rubens, S. korshinskyi, S. capillata, Festuca sulcata, Bromus inermis, Koeleria gracilis, Artemisia semiarida, A. austriaca, A. lercheana, Tanacetum achilleifolium, Achillea nobilis, Kochia prostrata, Serratula nitida, Linosyris villosa, L. tatarica, Phlomis tuberosa, Glycyrrhiza uralensis, Tulipa, Allium* и др. Такие сообщества являются типично ксерофитными и связаны с различными вариантами каштановых почв (иногда карбонатными) на равнинах и пологих склонах плато. Таким образом, ковылок и его сообщества — типично зональное явление. При движении к югу, в опустыненных степях ковылок постепенно теряет свои зональные позиции. Он перемещается в микрозападины с каштановыми почвами разной степени солонцеватости, в понижения между холмами и увалами, на нижние части склонов и шлейфов. Он продолжает выступать в роли устойчивого эдификатора, но уже на гораздо меньших площадях и чаще является устойчивым субэдификатором или облигатным ассектатором. Характерны типчаково-ковылковые, полынно-ковылковые, пырейно-ковылковые, разнотравно-ковылковые, белополынные, серополынные и другие фитоценозы. В этих условиях обычны *Festuca sulcata, Stipa capillata, S. sareptana, Koeleria gracilis, Agropyrum desertorum, A. pectiniforme, Camphorosma monspeliacum, Kochia prostrata, Linosyris villosa, Tanacetum achilleifolium, Serratula nitida, Phlomis tuberosa, Alyssum desertorum, Astragalus* sp., *Ferula, Allium* и др. Как можно видеть, флора этих сообществ приобретает некоторые черты галофильности, а характер местообитаний свидетельствует об экстразональности ковылочников.

Экстразональность ковылочников еще ярче проявляется в пустынях, на южной границе ареала доминирующего вида. В равнинных условиях он встречается только по лощинам и балкам, а в горах и мелкосопочнике занимает долины или сильно щебнистые склоны. На очень небольших площадях выступает как устойчивый эдификатор, но чаще как устойчивый субэдификатор или облигатный ассектатор в различных ковыльниках, пырейниках, серополынниках, в типчаково-ковылковых и пырейно-ковылковых сообществах. В условиях пустынь ковылок изучен очень плохо, и поэтому определенный интерес представляет более подробная его характеристика в условиях о-ва Барсакельмес, лежащего в пределах распространения пустынь казахстанского типа (табл.).

Флористический состав, сопутствующий ковылку: *Festuca sulcata, Stipa sareptana, S. caucasica, Agropyrum desertorum, Lasiagrostis caragana, Poa bulbosa, Eremopyrum, Artemisia austriaca, A. lercheana, A. terrae albae, Kochia prostrata, Tanacetum achilleifolium, Glycyrrhiza glabra, Ceratocephala orthoceras, Descurainia sophia, Ranunculus platyspermus, Ferula, Gagea, Allium* и др. Основное ядро флоры ксерофильно, причем заметно явное возрастание роли эфемеров (интересно, что последнее наблюдается и близ северной границы ареала вида — на Украине (Пачоский, 1917; Шалыт, 1938)).

Иная картина наблюдается севернее пустынных степей. В центре полосы разнотравно-ковыльных степей ковылок постепенно утрачивает зональные позиции и встречается по склонам разной экспозиции, как правило, на карбонатных почвах, иногда и на обыкновенных черноземах. В качестве устойчивого эдификатора или субэдификатора участвует в типчаково-ковылковых и типчаково-ковыльных фитоценозах, а как устойчивый ассектатор — в тырсовой и других формациях. Спутниками ковылка являются *Stipa capillata, S. joannis, S. stenophylla, Koeleria gracilis, Hierochloë odorata, Festuca valesiaca, Fragaria viridis, Echium rubrum, Galium verum, Artemisia austriaca, Phlomis pungens, Allium, Iris* и др.

Таблица

Участие ковылка в ассоциациях лощин и западин острова Барсакельмес (Аральское море)

Ассоциация	Обилие	Проективное покрытие, %	Встречаемость, %
Ковылковая	cop_2	25 (20–30)	50 (35–75)
Пустыннопырейно-ковылковая	cop_2	25 (5–30)	85 (50–90)
Серополынно-ковылковая	cop_2	20 (10–30)	50 (45–75)
Ковылково-пустыннопырейная	cop_{1-2}	15 (8–23)	70 (35–85)
Пустыннопырейно-вьюнковая	cop_2	10	80
Серополынно-пустыннопырейная	cop_1-sp	5 (1–10)	55 (15–75)
Пустыннопырейно-серополынная	cop_2	5 (2–8)	25 (20–30)

Еще меньше распространены фитоценозы с участием *Stipa lessingiana* в лесостепи, где они приурочены к карбонатным почвам склонов (черноземы или третичные глины). Ковылок в типчаково-ковыльных фито-

ценозах играет роль устойчивого субдоминанта или облигатного ассектатора. Кроме него, встречаются *Stipa capillata, Festuca sulcata, Helictotrichon desertorum, Artemisia frigida, Veronica incana* и др. Общий характер сообществ экстразонален, что подчеркивается их приуроченностью к засушливым местообитаниям.

Таким образом, *Stipa lessingiana* закономерно смещается при приближении к северным границам ареала на более сухие и более богатые экотопы, а на юге — в более богатые и относительно хорошо увлажняемые экотопы. В связи с этим изменяется фитоценотическая роль вида — наблюдается постепенное смещение его с доминирующих позиций на позиции минимального для него фитоценотипа-ассектатора. Происходит и значительное изменение в составе флоры, сопровождающей ковылок.

Приведенные здесь описания относятся к 1970–1980-м гг. С тех пор Арал в основной своей акватории высох. О-в Барсакельмес превратился в останец, однако его плакорная растительность не изменилась, поскольку она всегда зависела от атмосферных осадков и перераспределения поверхностного стока (Кузнецов, 2007). Это в полной мере относится и к интересующим нас лощинам. Однако таким выбором подходящего фитоценоза и экотопа растения не ограничиваются. Их популяции проявляют и иные виды экологического смещения (уклонения от средней нормы).

В качестве примера многообразных экологических смещений остановимся на происходящем в популяциях. На границах ареалов многие виды могут изменять свою жизненную форму. Так, на северной и восточной границе ареала дерево *Tilia cordata* изменяет свою жизненную форму на кустарник, часто стелющийся, с обильно укореняющимися побегами. Последнее обеспечивает устойчивость популяций в долинах рек, особенно малых, с гумусированными почвами, иногда карбонатными. Мы неоднократно наблюдали это в районах Северо-Запада. Для других районов подобное отмечали многие авторы (Аврорин, Назирова, Шиманюк, Яковлев и др.). Подобное смещение отмечается в лесотундре Якутии для ели, лиственницы, ольхи. Весьма интересным показалось нам изменение жизненной формы *Haloxylon aphyllum* на его границе в Казахстане, где саксаул становится невысоким полукустарником.

В иных случаях происходит смещение демографической структуры популяции. Так, изучение *Festuca sulcata* на южной границе ареала показало существенное изменение возрастной структуры (Воронцова, 1967). Сходное явление отмечено нами на северной границе *Anabasis salsa* в Казахстане. Интересен многолетний ряд наблюдений за возрастным составом популяции *Abies sibirica* в лесотундрах Южного Урала, подтверждающих вышесказанное (Соколов, 2010). Наконец, чрезвычайно интересно экологическое смещение в форме внутрипопуляционного биоэкологического разнообразия. Это было описано много лет назад для северных пределов ряда злаков (Синская, 1946; Корчагин, 1964; Горышина, 1979). Изменение микроструктуры популяций отмечено нами близ западной границы *Anabasis salsa*. В этом случае, как, впрочем, и других, описанных выше, активно формируется вегетативное размножение (укоренение побегов, корнеотпрысковость).

Проявления экологического смещения на границах ареалов и в экстразональных условиях гораздо разнообразнее рассмотренных выше и происходит на разных уровнях организации растительного покрова. Организменный и популяционный уровни нами кратко рассмотрены. Существует много примеров этих проявлений на ценотическом и на фитостроматическом (биосферном) уровнях. При этом следует иметь в виду и динамичность явления, например, в рамках многообразных природных циклов.

Следует упомянуть о работах зоологов в сходном направлении. В 1930 г. энтомолог Г. Я. Бей-Биенко сформулировал правило смены стаций, гласящее, что виды с широкими ареалами, мезофильные в центре ареала, становятся на севере ксерофилами, а на юге гигрофилами. Впоследствии оно было проработано самим автором (Бей-Биенко, 1966) и его последователями (Kunnelt; Гиляров; Палий; Tischler; и др.). Короткий обзор работ зоологов уже проводился нами ранее (Кузнецов, Лапина, 1976).

Итак, мы описали общеэкологическое **правило экологического смещения,** которое выступает в качестве обобщения по отношению к многочисленным частным случаям — правилу предварения, правилу экотопического смещения, закону относительного постоянства местообитаний, правилу осебежных и осестремительных явлений и т. п. Соотношение названных явлений и правил — это соотношение общего и частного.

В любом случае, привлекая внимание к описанным закономерностям, мы полагаем, что:

1) описание экстразональных явлений в растительном покрове позволяет лучше понять особенности строения растительного покрова любой территории;

2) понимание экологического смещения тех или иных видов или ценозов позволяет прогнозировать динамические явления в фитоценозах и экосистемах;

3) экологические смещения могут выполнять функцию индикаторов при мониторинге различных природных процессов, включая антропогенные;

4) явления экологического смещения требуют особого внимания при наблюдениях за ритмическими процессами в биосфере.

Список литературы

Алехин В. В. 1950. География растений. М. 419 с. — *Бей-Биенко Г. Я.* 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журнал общей биологии. Т. 27. № 1. — *Быков Б. А.* 1988. Экологический словарь. Алма-Ата. 212 с. — *Вальтер Г.* 1968. Растительность Земного шара: эколого-физиологическая характеристи-

ка. М. Т. I. 551 с. — *Вальтер Г.* 1982. Общая геоботаника. М. 261 с. — *Вальтер Г., Алехин В. В.* 1936. Основы ботанической географии. М.; Л. 715 с. — *Воронцова Л. И.* 1967. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. С. 132–153. — *Галин М. А.* 1956. К вопросу о правиле предварения (в геоботанике) // Бот. журн. Т. 41. № 4. — *Горышина Т. К.* 1979. Экология растений. М. 368 с. — *Дарвин Ч.* 1991. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб. 539 с. — *Дедю И. И.* 1990. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев. 408 с. — *Камышев Н. С.* 1936. Новые данные о флоре Сокольей горы и ее окрестностей // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Вып. 11. С. 155–156. — *Келлер Б. А., Димо Н. А.* 1907. В области полупустыни. С. *Комаров Н. Ф.* 1938. Рельеф и топографическое распределение растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника). Вып. 4. М.; Л. С. 235–243. — *Коровин Е. Н.* 1934. Растительность Средней Азии. Ташкент. — *Корчагин А. А.* 1964. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 3. М. С. 63–131. — *Красная* Книга природы Ленинградской области. Т. I. 2000. СПб. 672 с. — *Кузнецов Л. А.* 2007. Еще раз о зональной растительности о. Барсакельмес // Труды Барсакельмесского гос. природ. заповедника. Вып. 2. Алматы. С. 35–44. — *Кузнецов Л. А., Лапина Н. С.* 1976. О правиле экологического смещения // XXVI Герценовские чтения ЛГПИ им. Герцена. Биология. Вып. 2. Л. С. 51–55. — *Марков М. В.* 1962. Общая геоботаника. М. — *Пачоский И. К.* 1917. Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Материалы по исследованию почв и грунтов Херсонской губернии. Вып. 13. Херсон. — *Савицкий П. Н.* 1927. Географические особенности России. Ч. I. Растительность и почвы. Прага. Евразийское книгоиздательство. — *Синская Е. Н.* 1946. Динамика вида. М.; Л. — *Соколов Л. В.* 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб. 344 с. — *Шалыт М. С.* 1938. Растительность степей Асканья-Нова // Тр. Крымского пед. ин-та им. М. В. Фрунзе. Т. 7. Симферополь. — *Шенников А. П.* 1950. Экология растений. М. 360 с. — *Шенников А. П.* 1964. Введение в геоботанику. Л. 446 с. — *Шмитхюзен И.* 1966. Общая география растительности. М. 311 с. — *Ярошенко П. Д.* 1961. Геоботаника: основные понятия, направления и методы. — *Drude O.* 1876. Die Anwendung Physiologischer Gesetze zur Erklärung der Vegetationslinien. Göttingen. Breithaupt.

ПЛОДОРОДИЕ ЛЕСНЫХ ПОЧВ КАК ОСНОВА ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ И ПОЧВОЙ

Н. В. Лукина[1], М. А. Орлова[1], Т. В. Кравченко[1], В. Э. Смирнов[2], Л. Г. Исаева[3]

[1] Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32. E-mail: lukina@cepl.rssi.ru

[2] Институт математических проблем биологии РАН
142290, Московская обл., Пущино, ул. Институтская, д. 4

[3] Институт проблем промышленной экологии Севера РАН
184200, Апатиты, Мурманская обл., ул. Ферсмана, 4а

Ключевые слова: *лесные парцеллы*, *плодородие почв*, *взаимосвязь почва–растительность*.

Проблема взаимосвязи между лесными почвами и растительностью никогда не теряла своей актуальности и вызывает особый интерес в настоящее время. Для решения указанной проблемы необходимо установить пространственные уровни, на которых эти взаимосвязи реализуются, и выявить отражающие их информативные параметры. Ключевым моментом в разработке иерархии пространственных уровней является выявление элементарной единицы лесного покрова. Согласно В. М. Фридланду (1986), в лесу распространены спорадически-пятнистые элементарные почвенные ареалы (ЭПА), обладающие гомогенным почвенным фоном, осложненным пятнами предельных структурных элементов (ПСЭ). К таким структурным элементам относят ветровально-почвенные комплексы (ВПК) и пятна зоогенно-перерытых почв, а также пятна подзолистых почв с мощными торфяными горизонтами на месте сгнивших пней, пятна типичных подзолистых почв под кронами елей среди дерново-подзолистых почв пространства между елями и т. д. Согласно традиционным представлениям, ПСЭ не рассматриваются как элементарные почвенно-географические объекты. Однако эти элементы почвенной структуры отражают естественные динамические процессы в лесных экосистемах, весь комплекс ПСЭ и «гомогенного фона» и есть лесной почвенный покров в развитии. Проблема элементарной единицы лесного почвенного покрова требует решения. Нами, вслед за Х. Йенни и Л. О. Карпачевским, обосновывается элементарная единица почвенно-растительного лесного покрова — тессера (Jenny, 1958, Карпачевский, 1977, 1981; Лукина и др., 2010). По нашим представлениям, лесные парцеллы состоят из тессер (микропарцелл) (Лукина и др., 2010). Растительный компонент тессеры соответствует понятию ценобиотической микрогруппировки Л. Г. Раменского (1938). Названия тессер определяются по доминирующим видам растений. В название могут включаться и другие признаки, относящиеся, в основном, к проявлениям воздействия древесных растений, например, еловая брусничная приствольная, еловая кустарничково-зеленомошная середины кроны, тессера бугров и западин, зеленомошные тессеры на валеже определенной стадии разложения и т. д.

Информативными параметрами, отражающими взаимосвязи почва–растительность, являются характеристики плодородия почв. В почвенной классификации параметры, которые характеризуют плодородие почв, учитываются на низких таксономических уровнях: вид, разновидность, разряд. К характеристикам

плодородия лесных почв, используемых при диагностике видов, можно отнести мощность гумусового горизонта, содержание гумуса в аккумулятивно-гумусовом горизонте, степень насыщенности почвенного поглощающего комплекса. Такая характеристика плодородия, как гранулометрический состав, определяется на уровне разновидности, а мощность мелкоземистой толщи и тип почвообразующих пород идентифицируются на самом низком уровне — разрядов. Помимо вышеперечисленных параметров, плодородие почв отражают типы гумуса. Все эти характеристики плодородия являются, безусловно, важными, но не достаточными для установления взаимосвязей между почвами и растительностью на низких пространственных уровнях. Информативными параметрами плодородия почв является содержание доступных для биоты соединений элементов питания. Потенциально доступными для растений формами элементов являются водорастворимые, обменные и часть органических соединений (Орлов, 1985; Барбер, 1988; Ильин, 1991; Nasholm et al., 1998; Read, Peter-Moreno, 2003).

Проведенные в бореальных лесах исследования показали, что между растительным и почвенным компонентами тессер существует тесная связь, которую можно количественно выразить на основе таких параметров плодородия, как pH, содержание углерода, азота, доступных для растений соединений элементов питания Ca, Mn, и др. Различия между тессерами в кислотности и плодородии почв, особенно их органогенных горизонтов, во многом определяются химическим составом опада растений. При этом большое значение имеет содержание как элементов питания, так и вторичных метаболитов — лигнина, полифенолов, таннинов. Вторичные метаболиты (полифенолы) способствуют секвестированию азота и других элементов питания под деревьями. Важную роль играют особенности функционирования древесных растений как средообразователей: формирование стволовых и кроновых вод особого состава, количество проникающих осадков и т. д.

В широко распространенных в бореальной зоне европейской части России ельниках чернично-зеленомошных почвы тессер ели возраста более 100 лет характеризуются повышенным содержанием доступных для биоты кальция и марганца, по сравнению с межкроновыми зеленомошными и кустарничково-зеленомошными тессерами. При этом органогенные горизонты еловых тессер менее кислые, чем межкроновых (Лукина, Орлова, 2008). Однако следует отметить, что ель возрастом до 50 лет оказывает подкисляющее воздействие не только на минеральные, но и на органогенные горизонты, что отмечено в работах, описывающих эксперименты common garden (Binkley, Giardina, 1998). Таким образом, наблюдается нелинейная динамика в изменении кислотности органогенных горизонтов почв в ходе роста и развития деревьев ели: на начальных стадиях роста и развития происходит возрастание кислотности по сравнению с межкроновыми тессерами, а при старении деревьев кислотность органогенных горизонтов, напротив, снижается. При этом происходит накопление азота, углерода, доступных соединений кальция, марганца. Определяющее значение в формировании кислотности и плодородия почв может иметь размер древесных растений. Исследования в еловых лесах Хибинских гор показали, что под более мощными деревьями ели с низкой кроной кислотность органогенных горизонтов ниже, а содержание азота, углерода, кальция, марганца выше, чем под деревьями меньших размеров с относительно высокой кроной. Кислотность минеральных горизонтов еловых тессер и содержание в них элементов питания выше, чем в почвах межкроновых тессер. В разнотравных ельниках северной Карелии органогенные горизонты почв в межкроновых разнотравных тессерах отличаются высокой концентрацией доступных для растений соединений элементов питания и узким отношением C:N (Лукина и др., 2008), что связано с опадом трав (папоротников, герани, цицербиты и др.). При этом еловые тессеры в таких ельниках не уступают межкроновым разнотравным тессерам в аккумуляции доступных соединений кальция, благодаря его высокому содержанию в опадающей хвое ели и низкому плотному еловому пологу, слабо пропускающему осадки.

Органогенные горизонты кедровых тессер еловых лесов с примесью кедра и пихты в Приуралье кислее и беднее элементами питания, чем еловых и пихтовых (Лукина и др., 2006). Органогенные горизонты почв еловой и пихтовой тессер, формирующиеся под старовозрастными деревьями (старше 100 лет), отличаются высоким содержанием доступных для биоты соединений кальция, магния, марганца, фосфора и серы, что обусловлено составом опадающей хвои, стволовых (стекающих по стволу) и кроновых (стекающих с крон) вод и относительно небольшим количеством осадков, проникающих под плотный полог низких крон ели и пихты. Органогенные горизонты кедровых, как и сосновых тессер характеризуются довольно высоким содержанием алюминия и низким — кальция, что связано с высоким содержанием алюминия в хвое сосны сибирской и сосны обыкновенной и более интенсивным вымыванием оснований из-за значительного количества осадков, проникающих под высоко поднятые и ажурные кроны этих древесных растений. Минеральные горизонты почв еловых и пихтовых тессер богаче элементами питания по сравнению с сосновыми и кедровыми. При этом почвы всех древесных тессер богаче по сравнению с межкроновыми чернично-зеленомошными.

Доминантами межкроновых тессер в сосновых лесах, которые преобладают сейчас в бореальной зоне европейской части России (сосняки лишайниковые, лишайниково-зеленомошные), обычно выступают лишайники, зеленые мхи, бореальные кустарнички. Органогенные горизонты почв сосновых тессер характеризуются более высокой кислотностью и накапливают больше элементов питания, чем межкроновые — лишайниковые, зеленомошные, кустарничково-лишайниковые, кустарничково-зеленомошные. При этом

следует отметить, что межкроновые тессеры с высоким участием кустарничков значительно богаче элементами питания, чем зеленомошные и, особенно, лишайниковые.

Накопление доступных для биоты соединений элементов питания, обусловленное влиянием опада растений разного состава, регулирует скорость разложения органического вещества (Berg, 2000): если на начальных стадиях разложения (разложение целлюлозы) накопления азота и фосфора способствуют разложению, то на стадии лигнина они оказывают обратное воздействие из-за угнетения грибов белой гнили. При этом кальций способствует разложению органического вещества на всех стадиях разложения из-за стимуляции роста грибов белой гнили. Накопление марганца также оказывает стимулирующее воздействие на разложение органического вещества из-за увеличения содержания фермента Mn-пероксидазы, отвечающего за разложение лигнина.

Для идентификации элементарных единиц покрова — тессер (микропарцелл) проводится очень детальное (1:20, 1:100) картографирование, нацеленное на идентификацию тессер по растительным микрогруппировкам на ключевых участках. При таком картографировании устанавливается вклад той или иной тессеры в парцеллы (древесную, окна или межкроновых пространств), затем определяется вклад парцелл в общую структуру биогеоценозов. В случаях, когда парцеллярная структура не выражена, учитываются древесные и межкроновые тессеры и их вклад в структуру биогеоценозов. Следующие этапы картографирования связаны с использованием спутниковых снимков детального и высокого разрешения. Почвенно-аналитические характеристики, рассчитанные с учетом вклада различных тессер и парцелл, более адекватно отражают закономерности пространственного распределения различных признаков почв.

Таким образом, для исследования взаимосвязи почва–растительность информативными показателями являются характеристики плодородия почв, такие как содержание азота, углерода, доступных соединений элементов питания, которые определяются на уровне элементарной единицы лесного покрова — тессеры. Это позволяет интегрировать данные по взаимосвязям между почвой и растительностью, выявленным в тессерах, на более высоких пространственных уровнях лесного покрова: парцелла, биогеоценоз, сопряженные биогеоценозы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (10-04-00213а) и Гранта Президента Российской Федерации для молодых ученых (МК-4046.2011.4).

Список литературы

Барбер С. А. 1988. Биологическая доступность питательных веществ в почве. М. 376 с. — *Ильин В. Б.* 1991. Тяжелые металлы в системе почва–растения. Новосибирск. 151 с. — *Карпачевский Л. О.* 1981. Лес и лесные почвы. М. 262 с. — *Карпачевский Л. О.* 1977. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М. 312 с. — *Лукина Н. В.*, *Никонов В. В.*, *Исаева Л. Г.* 2006. Кислотность и питательный режим почв еловых лесов // Коренные еловые леса: биоразнообразие, структура, функции. СПб. 298 с. — *Лукина Н. В.*, *Орлова М. А*. 2008. Питательный режим почв старовозрастных лесов Кольского полуострова // Лесоведение. № 1. С. 3–13. — *Лукина Н. В.*, *Орлова М. А.*, *Исаева Л. Г*. 2010. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва-растительность // Лесоведение. № 5 С. 45–56. — *Лукина Н. В.*, *Полянская Л. М.*, *Орлова М. А*. 2008. Питательный режим почв северотаежных лесов. М. 342 с. — *Орлов Д. С*. 1985. Химия почв. М. 376 с. — *Раменский Л. Г*. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.; Л. 620 с. — *Фридланд В. М.* 1986. Проблемы географии, генезиса и классификации почв. М. 243 с. — *Berg B*. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soil // Forest Ecology and Management. Vol. 133/ P. 13–22. — *Binkley D., Giardina Ch*. 1998. Why do trees affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions // Biogeochemistry. Vol. 42. P. 89–106. — Jenny H. 1958. Role of the plant factor in the pedogenic functions // Ecology. Vol. 39, N 1. P. 5–16. — *Nasholm* et al. 1998. Boreal forest plants tale up organic nitrogen // Nature. Vol. 392. P. 914–916. — *Read D. J.*, *Peter-Moreno*. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystem — a journey towards relevance // New Phytol. Vol. 157. P. 475–492.

ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ ПОДОЛЬЯ (УКРАИНА) И ИХ ГЕНЕЗИС

Г. Н. Лысенко[1], И. Н. Данылык[2]

[1] Нежинский государственный университет имени Николая Гоголя
16600, Украина, Нежин, ул. Крапивянского, 2. E-mail: lysenko_gena@yahoo.com

[2] Институт экологии Карпат НАН Украины
79016, Украина, Львов, ул. Козельницкая, 4. E-mail: idm777@lviv.farlep.net

Ключевые слова: *луговые степи, экологические факторы, синфитоиндикация, генезис.*

Степная зона Евразии является одной из самых протяженных среди биомов планеты, характеризующихся доминированием травянистых экобиоморф. Она характеризуется высоким флористическим, ценотическим и ландшафтным разнообразием. Вместе с тем, именно в степной зоне наиболее ярко проявляется континуальность растительного покрова, что, в известной степени, значительно затрудняет выделение дискретных единиц на уровне геоботанического района и даже провинции. Зачастую физиономически, флори-

стически и ценотически близкие степные участки отличаются лишь различными величинами ряда экотопических характеристик местопроизрастаний.

На территории Украины степная зона достаточно гетерогенна. Основные массивы разнотравно-типчаково-ковыльных, типчаково-ковыльных и полынно-типчаково-ковыльных степей сосредоточены в южных и юго-восточных областях. Северные луговые степи распространены в северо-восточных регионах страны. В западных областях Украины степная растительность в основном представлена вторичными сообществами, сформированными на склонах южных и юго-западных экспозиций, ранее занятых лесами. Растительный покров региона имеет ряд особенностей вследствие своего экотонного положения на границе Центральноевропейской и Восточноевропейской флористических провинций. Кроме этого в пределах исследуемой территории проходит граница Центральноевропейской и Восточноевропейской провинций Европейской широколиственнолесной области. Северо-западная часть Гологоро-Кременецкого кряжа разделяет Полесскую и Западноукраинскую подпровинции Восточноевропейской провинции, которая на юге граничит с Европейско-Сибирской лесостепной областью (Заверуха, 1985; Куковица, 1984; Лавренко, 2000).

В регионе исследований степная растительность распространена на пологих, иногда достаточно крутых склонах южной, юго-западной и юго-восточной экспозиций. Наиболее распространенной почвообразующей породой являются мела, мергели и меловые песчаники, зачастую образующие соответствующие обнажения горных пород. По мнению ряда авторов (Заверуха, 1985; Мельник, 1993), именно упомянутые выше геолого-морфологические особенности данной территории обуславливают экстразональное распространение степной растительности в условиях субатлантического климата.

С целью определения экотопических особенностей луговых степей Подолья в пределах Львовской и Ивано-Франковской областей нами была выполнена серия геоботанических описаний ряда степных участков: гора Хомец (N 49°50′55.4′′–49°50′53.5′′ E 24°04′20.2′′–24°04′30.3′′), гора Лысая (N 49°48′10.4′′–49°47′21.6′′ E 24°42′51.5′′–24°43′20.1′′), гора Белая (N 49°55′46.5′′–49°56′10.0′′ E 24°50′12.5′′–24°50′38.4′′), гора Святая (N 49°54′15.4′′–49°52′16.6′′ E 24°51′35.0′′–24°53′07.1′′), гора Касовая (N 49°13′22.6′′–49°12′22.7′′ E 24°41′33.6′′–24°42′07.4′′), гора Чертовая (N 49°24′03.8′′–49°24′11.5′′ E 24°39′54.5′′–24°39′52.3′′) и Королева гора (Природный заповедник «Росточье») (N 49°53′54.8′′–49°55′01.8′′ E 23°45′33.9′′–23°45′05.5′′).

Согласно геоботаническому районированию Евразиатской степной области, разработанному фитоценологической школой Е. М. Лавренко (Лавренко, 2000; Степи Евразии, 1991), исследуемые нами объекты представляют Подольские луговые степи и остепенные луга, расположенные в пределах Подольской возвышенности. Еще недавно в данном регионе на значительной территории были распространены дубово-грабовые и дубовые леса с доминированием *Quercus robur* L., от которых остались лишь незначительные по площади участки. Вместе с тем, на части водоразделов, склонах южной экспозиции различных румбов, на маломощных дерново-карбонатных почвах формировались лугово-степные фитоценозы.

Степи Подолья флористически достаточно своеобразны и, несмотря на то, что в состав фитоценозов зачастую входят виды, которые являются постоянными видами восточноевропейской лесостепи, они все же ближе к степям центральноевропейского типа. Так, для них характерна группа европейских видов (*Achillea pannonica* Scheele, *Salvia pratensis* L., *Inula ensifolia* L., *Centaurea rhenana* Boreau), к которым примешиваются так называемые «восточные» виды (*Polygala sibirica* L., *Thalictrum foetidum* L., *Gypsophyla altissima* auct. p. p., *Ephedra distachya* L.), формирующие здесь изолированные локалитеты не границе ареала. Кроме того, на территорию Подолья проникают некоторые средиземноморские виды (*Prunella grandiflora* (L.) School., *Reseda lutea* L., *Stachys recta* L., *Tragopogon dubius auct. non Scop*.), ареал которых доходит до Армено-Курдистанского и Иранского регионов.

В результате более ранних исследований украинских ботаников (Заверуха, 1985; Куковица, 1984; Мельник, 1993) было установлено, что наиболее распространенными формациями были ***Cariceta humilis***, ***Koelerieta grasilis*** и ***Festuceta sulcatae***. В эколого-ценотическом отношении Подольские степи аналогичны центральноевропейским степям Люблинской возвышенности, формирование и распространение которых обусловлено эдафическими, точнее, геолого-геоморфологическими, а не климатическими факторами. Более того, флористически луговые степи Подольской и Люблинской возвышенностей очень близки, на что указывает наличие редких для данных территорий видов, например, *Carlina onopordifolia* Bess. ex Szaf.

По данным авторов наиболее типичными эдификаторами современных лугово-степных сообществ являются: *Brachypodium pinnatum* (L.) Beuav., *Carex humilis* Leys., *C. flacca* Schreb., *Festuca valesiaca* Gaud., *Briza media* L., *Dactilys glomerata* L. Среди постоянных компонентов разнотравья отмечены: *Anthericum ramosum* L., *Centaurea scabiosa* L., *Coronilla varia* L., *Euphorbia cyparissias* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Galium verum* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Medicago romanica* Prod., *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC, *Plantago media* L., *Prunella grandiflora*, *Salvia pretensis*, *Stachys recta*, *Teucrium chamaedrys* L., *Thalictrum minus* L. Наряду с этим следует отметить присутствие в травостое некоторых редких, занесенных в Красную книгу Украины (2009) видов: *Pulsatilla grandis* Wend., *P. nigricans* Storck, *Daphne cneorum* L., *Chamaecytisus albus* (Hacq.) Rothm., *Carlina cirsioides* Klok., *C. onopordifolia*, *Stipa pennata* L. s. str., а также редкий реликтовый вид — *Coronilla coronata* L.

Для расчета величин экологических режимов (климатических: обобщенного терморежима (Tm), континентальности (Kn), гумидности (Om) и морозности (Cr) климата; эдафических: влажности (Hd) и переменности влажности (fH) почв, их кислотного (Rc), азотного (Nt), карбонатного (Ca) и общего солевого (Tr) режимов) был использован метод фитоиндикации, разработанный в отделе экологии фитосистем Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (Дідух, Плюта, 1992). Полученные данные статистически обработаны. Результаты расчетов представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1

Основные статистические показатели величин экологических факторов (в баллах фитоиндикационных шкал), общих для региона исследований

Основные статистические показатели	Экологические факторы									
	Tm	**Kn**	**Om**	**Cr**	**Hd**	**fH**	**Rc**	**Nt**	**Ca**	**Tr**
X	8.65	8.52	7.51	8.04	9.79	3.78	8.50	4.91	8.32	7.48
x	0.027	0.032	0.029	0.025	0.084	0.071	0.036	0.053	0.097	0.037
Me	8.65	8.52	7.50	8.07	9.72	3.69	8.54	4.79	8.47	7.47
Mo	8.29	8.46	7.65	8.03	9.69	3.77	8.52	4.78	8.78	7.32
σ	0.19	0.22	0.20	0.17	0.56	0.47	0.25	0.37	0.67	0.26
σ^2	0.04	0.05	0.04	0.03	0.34	0.22	0.06	0.13	0.45	0.06
min	8.29	7.88	7.07	7.75	8.52	2.53	7.60	4.41	6.62	6.58
max	9.11	9.21	7.93	8.48	10.96	4.82	8.95	5.90	9.37	8.06

Таблица 2

Средние значения и экстремумы экологических факторов (в баллах фитоиндикационных шкал), характеризующие каждый из исследуемых объектов

Статистические показатели	Экологические фактры									
	Tm	**Kn**	**Om**	**Cr**	**Hd**	**fH**	**Rc**	**Nt**	**Ca**	**Tr**
Гора Хомец										
X	8.66	8.33	7.66	7.39	10.19	3.91	8.35	5.13	7.79	7.35
σ	0.18	0.18	0.21	0.17	0.44	0.42	0.18	0.41	0.50	0.16
min	8.53	8.53	7.23	7.34	9.69	3.06	8.17	4.74	7.17	7.12
max	9.06	9.02	7.86	8.16	10.82	4.79	8.63	5.90	8.47	7.66
Гора Лысая										
X	8.59	8.48	7.52	8.05	9.79	3.65	8.35	4.84	8.69	7.38
σ	0.18	0.22	0.18	0.17	0.29	0.26	0.09	0.10	0.29	0.12
min	8.29	7.88	7.21	7.76	9.47	3.17	8.33	4.68	8.09	7.12
max	8.81	8.47	7.71	8.31	10.35	4.00	8.71	5.01	9.01	7.57
Гора Белая										
X	8.46	8.39	7.56	8.01	9.82	3.37	8.50	4.68	8.63	7.39
σ	0.19	0.20	0.20	0.16	0.23	0.43	0.19	0.14	0.29	0.09
min	8.29	8.14	7.40	7.79	9.52	2.53	8.17	4.48	8.28	7.24
max	8.78	8.60	7.93	8.19	10.15	3.60	8.65	4.83	8.96	7.51
Гора Святая										
X	8.63	8.52	7.51	8.05	10.00	3.65	8.46	5.05	8.14	7.54
σ	0.14	0.20	0.10	0.12	0.73	0.33	0.30	0.63	0.97	0.08
min	8.48	8.24	7.39	7.89	9.44	3.30	7.97	4.55	6.73	7.48
max	8.83	8.67	7.64	8.25	10.96	4.11	8.76	5.86	8.85	7.64
Гора Касовая										
X	8.83	8.74	7.33	8.04	9.20	4.29	8.64	4.81	8.54	7.78
σ	0.15	0.21	0.15	0.19	0.60	0.35	0.21	0.38	0.65	0.18
min	8.50	8.35	7.07	7.77	8.52	3.83	8.36	4.41	7.25	7.58
max	9.11	9.21	7.53	8.25	10.42	4.82	8.95	5.55	9.37	8.06
Гора Чертовая										
X	8.68	8.55	7.52	8.06	9.60	3.72	8.70	5.00	8.20	7.55
σ	0.11	0.18	0.25	0.19	0.42	0.32	0.07	0.38	0.63	0.21
min	8.60	8.40	7.15	7.75	9.12	3.38	8.59	4.59	7.61	7.32
max	8.86	8.86	7.81	8.24	10.08	4.06	8.78	5.39	8.91	7.84
Королева Гора (Природный заповедник «Росточье»)										
X	8.61	8.61	7.56	7.89	10.61	3.55	7.96	5.12	7.39	7.12
σ	0.22	0.06	0.22	0.20	0.21	0.20	0.32	0.27	0.69	0.57
min	8.36	8.56	7.31	7.75	10.40	3.32	7.60	4.86	6.62	6.58
max	8.76	8.68	7.73	8.12	10.81	3.70	8.22	5.40	7.95	7.71

Диапазон терморежима (Tm) луговых степей Подолья составляет 0.82 балла (от 8.29 до 9.11 балла, что в абсолютных величинах соответствует 41.45–45.55 ккал·см^2·год$^{-1}$) (табл. 1). Данные значения достаточно близки к величинам Tm, характерным для зоны разнотравно-типчаково-ковыльных степей (Ткаченко, 2006), что объясняется орографическим положением участков. Средние показатели терморежима исследу-

емых степей достаточно близки и формируют такой ряд в порядке возрастания значений фактора: г. Белая (8.46 балла) → г. Лысая (8.59) → Королева гора (8.61) → г. Святая (8.63) → г. Хомец (8.66) → г. Чертовая (8.68) → г. Касовая (8.83).

Наиболее низкие средние значения Tm экотопов Белой и Лысой горы объясняются мозаичностью растительного покрова, включающего целый ряд степных, лугово-степных и даже лесных видов-доминантов. Для растительности упомянутых выше участков, как собственно и для горы Святой, и Королевы горы, характерен экотонный эффект т.к. вершины, подножия склонов и депрессии рельефа заняты лесной растительностью. Наивысшие средние значения терморежима экотопов гор Чертовой и, особенно, Касовой объясняются преобладанием травянистых сообществ с доминированием ксеротермных видов.

Синфитоиндикационные расчеты величин континентальности климата показывают, что наивысшими средними значениями характеризуются экотопы г. Касовая (8.74 балла), что соответствует резко континентальному типу климата, тогда как местопроизрастания г. Белая — наиболее низкими значениями (8.39 балла). Другие степные участки занимают промежуточное положение: г. Лысая (8.48 балла) → г. Святая (8.52) → г. Хомец (8.53) → г. Чертовая (8.55) → Королева гора (8.61).

Средние значения величин гумидности климата (Om) исследуемых степных участков достаточно близки и формируют следующий ряд в направлении возрастания фактора: г. Касовая (7.33 балла) → г. Святая (7.51) → г. Чертовая + г. Лысая (7.52) → г. Белая + Королева гора (7.56) → г. Хомец (7.66), что свидетельствует о слабой дифференцирующей роли данного параметра среды.

Амплитуда величин морозности климата (Cr) для всех участков составляет лишь 0.73 балла, что соответствует 2.92 °C и определяет достаточно мягкие зимы с температурами от –10° до –6° C. Участки, занимающие наиболее западное положение (Королева гора и г. Хомец), характеризуются наиболее низкими средними значениями (7.79 и 7.39 балла соответственно), тогда как все остальные характеризуются средними значениями выше 8 баллов (табл. 2).

Средние показатели влажности почв (Hd) исследуемых участков распределились таким образом: г. Касовая (9.20 балла) → г. Чертовая (9.60) → г. Лысая (9.79) → г. Белая (9.82) → г. Святая (10.00) → г. Хомец (10.19) → Королева гора (10.61), что полностью согласуется с особенностями природно-зональной изменчивости данного фактора. Наиболее влажными оказались экотопы Королевы горы и г. Хомец, тогда как почвы Касовой горы — наиболее сухими. На последней среди наиболее распространенных формаций нами выявлены ***Stipeta pennatae*** и ***Stipeta capillatae***, тогда как на других исследуемых участках ковыльные формации или вовсе отсутствуют, или же встречаются очень редко, занимая небольшие площади.

Режим переменности увлажнения почв (fH) колеблется в значительных пределах (2.53–4.82 балла), что соответствует почвам с относительно постоянным увлажнением и слабо изменяющимся увлажнением (табл. 1). Распределение средних величин fH-фактора отдельных участков оказалось достаточно плотным (от 3.37 до 3.91 балла) и лишь для Касовой горы он составляет 4.29 балла.

Диапазон кислотности почв исследуемых участков колеблется в пределах 7.60–8.95 балла, что соответствует слабокислым (pH 5.5–6.5) и промежуточным между слабокислыми и нейтральными почвами (pH 6.6–7.2). Наиболее кислыми почвами характеризуются экотопы Королевы горы (7.96 балла), тогда как все остальные участки занимаю местопроизрастания с нейтральными почвами.

Азотный режим почв подольских степей занимает значительный диапазон (4.41–5.90 балла), что соответствует 14.0–21.0 мг/100 г почвы минерального азота. Однако следует отметить, что распределение средних значений Nt-фактора отдельных степных участков характеризуется достаточно узкой амплитудой от 4.68 до 5.13 балла.

Содержание соединений кальция в почве является одним из важных экологических факторов, определяющего распространение степной растительности (Сакало, 1963). Общий диапазон карбонатности почв составляет 2.75 балла (табл. 1). Наивысшими средними значениями Rc-фактора характеризуются почвы Лысой, Белой и Касовой гор, наиболее низкими — экотопы г. Хомец и Королевы горы (табл. 2).

Диапазон величин общего солевого режима (Tr) колеблется от 6.58 до 8.06 балла. Наименьшие средние значения характеризуют почвы Королевы горы (7.16 балла), а наиболее высокие — Касовой горы (7.78 балла).

Наиболее близкими к настоящим северным луговым степям, распространенным на левобережной Украине, оказались экотопы Касовой и Чертовой горы, тогда как местопроизрастания гор Хомец и Королева гора больше тяготеют к собственно лесным. Экотопические характеристики гор Лысой, Белой и Святой занимают промежуточное положение. Полученные результаты свидетельствуют, что распространение лугово-степной растительности на Подольской возвышенности тесно коррелирует с величинами ряда климатических (обобщенный терморежим и континентальность климата) и, особенно, эдафических (влажность, кислотность и карбонатность почв) факторов среды, которые являются определяющий для исследуемого региона.

Полученные результаты экологической специфики луговых степей Подолья в определенной степени позволяют проследить их генезис. По мнению Ю. Р. Шеляга-Сосонко с соавторами (Шеляг-Сосонко и др., 1975) подольские степи имеют различное происхождение. Так, лугово-степные формации, распространенные на Лысой горе, горах Макитра, Подлесская и на горе Стенка являются первичными, что объясняется

наличием ряда реликтовых видов (*Coronilla coronata*, *Carlina onopordifolia*, *Daphne cneorum* и др.). С достаточной вероятностью можно предположить, что эти степи были образованы вследствие декумбации древесного яруса светлых субсредиземноморских лесов, распространенных на данной территории с конца третичного периода. Вместе с тем, в начале четвертичного периода на Подольской возвышенности начали распространяться сосновые леса с доминированием *Pinus sylvestris* L., в травянистом ярусе которых на склонах южной экспозиции господствовала *Carex humilis*, являющаяся одним с обязательных фитокомпонентов растительного покрова зоны северных луговых степей, формировавшихся в период последнего оледенения.

Кроме того, ряд исследователей (Дубовик и др., 1975) отмечают существенные историко-флористические особенности генезиса подольских степей, представляющих петрофитно-степной флористический комплекс, распространенный в лесостепной зоне. Исследуемые нами лугово-степные участки находятся в пределах Волыно-Подольского флористического района, флора которого тесно связана со старыми лесными элементами неогенового возраста, накладывающих свой отпечаток на структурно-функциональные особенности фитоценозов с доминированием травянистых экобиоморф, зачастую тесно контактирующих с типичными лесными ценоструктурами.

В заключение все же необходимо отметить, что вопросы происхождения и генезиса луговых степей Подольской возвышенности до настоящего времени остаются наиболее дискуссионными. Поэтому выражаем надежду, что проведенные нами исследования экологической специфики одних из наиболее западных евразийских степей помогут в разрешении этой задачи.

Список литературы

Дідух Я. П., Плюта П. Г. 1994. Фітоіндикація екологічних факторів. К.: Наук. думка. 280 с. — *Дубовик О. Н., Клоков М. В., Краснова А. Н.* 1975. Флористические историко-географические районы степной и лесостепной Украины // Бот. журн. Т. 60. № 8. С. 1092–1107. — *Заверуха Б. В.* 1985. Флора Волыно-Подолии и ее генезис. К.: Наук. думка. 192 с. — *Куковица Г. С.* 1984. Степная растительность Западной Подолии и ее охрана. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Киев. 16 с. — *Лавренко Е. М.* 2000. Степи СССР // Избранные труды. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та. С. 11–222. — *Мельник В. И.* 1993. Экстразональная степная растительность Волынской возвышенности и ее ботанико-географические связи с луговым и степями Западной и Восточной Европы // Бот. журн. Т. 78. № 2. С. 28–38. — *Сакало Д. И.* 1963. Экологическая природа степной растительности Евразии и ее происхождение. Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 4. С. 407–425. — *Степи Евразии* 1991 / Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Л: Наука. 146 с. — *Ткаченко В. С.* 2006. Екотопічна диференціація заповідних степів України за даними синфітоіндикації. Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». Т. 8. С. 5–14. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Жижин М. П., Куковиця Г. С.* 1975. Степова рослинність Львівської області // Укр. ботан. журн. Т. 32. № 5. С. 630–633.

ЭКОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КАРСТОВЫХ ФОРМ РЕЛЬЕФА БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

А. Е. Митрошенкова[1], Т. М. Лысенко[2]

[1] Поволжская государственная социально-гуманитарная академия
443090, Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 26. E-mail: mds_mitri4@mail.ru

[2] Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003, Самарская область, Тольятти, ул. Комзина, 10. E-mail: ltm2000@mail.ru

Ключевые слова: *карстовые формы рельефа, фитосоциологические единицы.*

Бассейн Средней Волги охватывает всю Самарскую область и сопредельные с ней районы. Черты карстового рельефа ярче всего выражены в среднем и верхнем течении р. Сок, междуречьях рек Сок и Самара, Самара и Чапаевка, Чапаевка и Большой Иргиз, а также на Самарской Луке. Среди карстовых форм рельефа, распространённых на изученной территории, наиболее часто встречаются такие структуры, как воронки (Ступишин, 1967). Диаметр их колеблется в пределах от 1 до 50 м, иногда достигает 100–120 метров и более. Их глубина небольшая и редко превышает 25–30 м (Отрешко, 1962, 1965, 1968). Морфология воронок отражает стадии современного развития карстового процесса, а при наличии соответствующих данных — и его активности. Пользуясь наименованием групп карстовых воронок (Родионов, 1958) и учитывая геоморфологические особенности нашей территории, мы различаем:

1) Свежие воронки (колодцеобразной формы, или колодцы). Они характеризуются резкостью бровки, имеют обрывистые, незадернованные, иногда почти отвесные склоны, часто со следами трещин, со ступенями отрыва и вторичных просадок. На дне встречаются глыбы и щебень, а атмосферные осадки, не задерживаясь, уходят через понор в глубь материнских пород;

2) Молодые воронки (конусообразной формы, или конусы). Эти структуры с довольно крутыми склонами, начинающими постепенно зарастать. Благодаря сезонным атмосферным осадкам с окружающей территории в воронки смывается верхний горизонт почвы. Понор, уходящий в глубь материнской породы,

постепенно забивается её обломками и почвой, в результате чего рост воронок в глубину прекращается. Процессы выветривания и эрозии способствуют сглаживанию склонов. Начинается первичное выполаживание карстовых воронок. На склонах и дне появляются устойчивые растительные сообщества. Иногда встречаются единичные, обычно изогнутые деревья;

3) Старые воронки (чашеобразной формы, или чаши). Данный тип воронок имеет относительно выположенные и хорошо задернованные склоны, без выходов материнских пород, с устойчивым почвенным и растительным покровом;

4) Древние воронки (блюдцеобразной формы, или блюдца). Имеют сильно выположенные склоны с хорошо сформированной почвой по всей поверхности. Их диаметр примерно в 10 раз превышает глубину. Характер растительного покрова воронок и окружающей местности различается незначительно.

На экологические условия внутри самих карстовых воронок оказывают влияние многочисленные природные факторы среды (температура, увлажнение, освещённость и т. д.), которые создают в них микроклимат. Он влияет как на флористическое богатство карстовых форм рельефа, так и на фитоценотический состав их растительных сообществ (Митрошенкова, 2002).

При изучении разных типов карстовых воронок нами применялся подход, представляющий собой комплексное использование геоморфологических, экологических и геоботанических данных (Митрошенкова, 2003). Процедура классификации фитоценозов осуществлялась на основе принципов эколого-флористического подхода J. Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1978) и использования «Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры» (ICPN) (Weber et al., 2000). Диагностические и синоптические таблицы были опубликованы ранее (Митрошенкова, Лысенко, 2002, 2004, 2006, 2007).

В результате проведённых исследований установлено, что растительный покров карстовых форм рельефа представлен 38 низшими синтаксонами. Изученные синтаксоны встроены в классификационную систему SynBioSys Europe (www.alterra.synbiosys.nl/eu), их синопсис имеет следующий вид:

Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944. ***Festucetalia valesiacae*** Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949. ***Festucion valesiacae*** Klika 1931. ***Verbasco orientalis–Festucetum valesiacae*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Sileno viscosae–Artemisietum campestris*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Festuco valesiacae–Salvietum tesquicolae*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae typicum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae scorzoneretosum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae potentilletosum humifusae*** Mitroshenkova et Lysenko 2007; ***Helictotricho–Stipetalia*** Toman 1969. ***Scorzonero austriacae–Koelerion sclerophyllae*** Solomeshch et al. 1994. ***Globulario punctatae–Potentilletum arenariae*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Centaurion sumensis*** Golub et Uzhametskaya 1992. ***Scorzonero hispanicae—Odontitetum vulgaris*** Mitroshenkova et Lysenko 2006;

Artemisietea vulgaris Lohm. et al. ex von Rochow 1951. ***Agropyretalia repentis*** Görs 1966. ***Convolvulo arvensis–Agropyrion repentis*** Görs 1966. ***Humulo–Heracleetum sibiricum*** Mitroshenkova et Lysenko 2006. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis typicum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis vincetoxicetosum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis hieracietosum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Cuscuto europaeae–Cystopteriietum fragilis*** Mitroshenkova et Lysenko 2007;

Trifolio–Geranietea sanguinei Th. Müller 1962. ***Origanetalia vulgaris*** Th. Müller 1962. ***Geranion sanguinei*** Tx. in Th. Müller 1961. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum typicum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum agrimonietosum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum festucetosum*** Mitroshenkova et Lysenko 2007;

Molinio–Arrhenatheretea Tx. 1937. ***Galietalia veri*** Mirkin et Naumova 1986. ***Trifolion montani*** Naumova 1986. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae typicum*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae salvietosum pratensis*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae linarietosum vulgaris*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Veronico spicatae–Galietum verum*** Mitroshenkova et Lysenko 2004. ***Tanaceto vulgaris–Echinopetum sphaerocephalus*** Mitroshenkova et Lysenko 2006. ***Salvio pratensis–Genistetum tinctoriae*** Mitroshenkova et Lysenko 2006. ***Meliloto officinalis–Centaurietum diffusae*** Mitroshenkova et Lysenko 2006. ***Trifolio pratensis–Euphorbietum uralensis*** Mitroshenkova et Lysenko 2006. ***Filipendulo ulmariae–Allietum strictum*** Mitroshenkova et Lysenko 2006;

Querco–Fagetea Br.—Bl. et Vlieger in Vlieger 1937. ***Fagetalia sylvaticae*** Pawlowski et al. 1928. ***Querco roboris–Tilion cordatae*** Solomeshch et Laivins in Solomeshch et al. 1999. ***Sanguisorbo officinalis–Epipactietum helleborine*** Mitroshenkova et Lysenko 2002. ***Stellario holosteae–Pulmonarietum obscurae*** Mitroshenkova et Lysenko 2002. ***Adenophoro lilifoliae–Galietum borealis*** Mitroshenkova et Lysenko 2002. ***Vicio craccae–Populetum nigrae*** Mitroshenkova et Lysenko 2002. ***Scrophulario nodosae–Melicetum nutantis*** Mitroshenkova et Lysenko 2002. ***Pulsatillo patentis–Geranietum sanguineum*** Mitroshenkova et Lysenko 2002. ***Urtico urentis—Dryopteridetum*** Mitroshenkova et Lysenko 2002. ***Vicio–Euonymetum verrucosae*** Mitroshenkova et Lysenko 2007. ***Achilleo setaceae–Gypsophyletum paniculatae*** Mitroshenkova et Lysenko 2007.

Растительный покров конусо-, чаше- и блюдцеобразных карстовых воронок образуют сообщества различного экологического характера.

Для верхних частей склонов южных и северных экспозиций молодых конусообразных воронок характерна асс. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae***. По очертаниям она напоминает вид замкнутого кольца, и в пространстве «расчленена» другими синтаксонами. На профиле данное сообщество сменяется субасс. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae typicum***, которая окаймляет узкой полосой всю окружность воронки. Это связано с незначительным изменением экологических условий экотопа (Митрошенкова, 2002). Данная субассоциация занимает на профиле промежуточное положение между асс. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae*** в верхней части, субасс. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae scorzoneretosum*** на южной экспозиции и субасс. ***Potentillo argenteae–Stipetum capillatae potentilletosum humifusae*** на северной экспозиции. Последние две субассоциации окаймляют воронку в виде полукольца. В средней части склонов южных и северных экспозиций конусов встречается асс. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis***, по форме тоже в виде замкнутого кольца. Она включает в себя 3 субассоциации. Субасс. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis typicum*** проходит узкой полосой через всю окружность данного элемента воронки и занимает на профиле промежуточное положение между асс. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis***, расположенной выше неё, субасс. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis hieracietosum*** на южной экспозиции и субасс. ***Artemisio vulgaris–Convolvuletum arvensis vincetoxicetosum*** на северной экспозиции. Также в конусах на средних участках северных экспозиций может встречаться асс. ***Vicio–Euonymetum verrucosae*** в форме полукруга, а на аналогичных участках южных экспозиций — асс. ***Achilleo setaceae–Gypsophyletum paniculatae***. Асс. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum*** характерна для нижних частей склонов южных и северных экспозиций конусов. Она имеет вид полосы различной ширины и в пространстве «расчленена» другими синтаксонами. Ценозы данной ассоциации в большей степени предпочитают склоны северных экспозиций, где их ширина увеличивается. Данные сообщества на профиле сменяет субасс. ***Campanulo sibiricae—Galietum verum typicum***, связанная с изменением экологических условий экотопа (Митрошенкова, 2002). На профиле у неё промежуточное положение между асс. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum*** расположенной выше, субасс. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum festucetosum valesiacae*** со стороны южной экспозиции и субасс. ***Campanulo sibiricae–Galietum verum agrimonietosum*** со стороны северной экспозиции. Днища конусообразных карстовых воронок заняты асс. ***Cuscuto europaeae–Cystopteriietum fragilis***. Её очертания всегда принимают форму дна.

На различных участках старых чашеобразных карстовых воронок формируются сообщества, характерные соответствующим экологическим условиям (Митрошенкова, 2002). В верхних частях склонов северных экспозиций встречается асс. ***Salvio pratensis–Genistetum tinctoriae***, а со стороны южных экспозиций — асс. ***Scorzonero hispanicae–Odontitetum vulgaris***. Ассоциация ***Verbasco orientalis–Festucetum valesiacae*** и ***Sileno viscosae–Artemisietum campestris*** также распространены на верхних участках южных экспозиций чаш и в комплексе сообществ данного типа воронок могут заменять друг друга и асс. ***Scorzonero hispanicae–Odontitetum vulgaris***. Асс. ***Globulario punctatae–Potentilletum arenariae*** встречается на верхних участках чаш склонов северных экспозиций и в комплексе сообществ данного типа воронок может заменять асс. ***Salvio pratensis–Genistetum tinctoriae***. Для середины северных экспозиций характерна асс. ***Filipendulo ulmariae–Allietum strictum***, а со стороны южных экспозиций — асс. ***Meliloto officinalis–Centaureetum diffusae***. На нижних участках склонов северных экспозиций чаш встречается асс. ***Trifolio pratensis–Euphorbietum uralensis***, а на южных — асс. ***Tanaceto vulgaris–Echinopetum sphaerocephalus***. Для днищ чаш отмечена асс. ***Humulo–Heracleetum sibiricum***.

В древних блюдцеобразных карстовых воронках растительные сообщества размещены следующим образом: асс. ***Veronico spicatae–Galietum verum*** – в верхней части данного типа структур. Она проходит в виде пояса, образуя замкнутое кольцо. Выше граничит с бровкой воронки, а нижняя граница совпадает с одним из перечисленных ниже синтаксонов. Асс. ***Festuco valesiacae–Salvietum tesquicolae*** характерна для верхних участков и бровок блюдцеобразных воронок долин рек Съезжей и Чапаевки. Асс. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae*** встречается большей частью на дне. Если смотреть сверху, то её очертания имеют вид окружности, принимая форму дна. Ассоциация в пространстве «расчленена» другими синтаксонами и включает в себя 3 субассоциации. Субасс. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae typicum*** характерна для нижних участков и дна блюдец. Она занимает промежуточное положение между асс. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae***, находящейся в центре, и субасс. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae salvietosum pratensis***, окаймляющей её узкой полосой по периферии. Субасс. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae salvietosum pratensis*** в комплексе сообществ данного типа воронок может заменять или окружать субасс. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae typicum*** и субасс. ***Sanguisorbo officinalis–Centaureetum scabiosae linarietosum vulgaris*** образуя пояс.

В формировании растительного покрова склонов и днищ лесных карстовых воронок принимают участие травянистые и древесно-кустарниковые виды. Асс. ***Vicio craccae–Populetum nigrae*** встречается на склонах лесных чаш, а асс. ***Scrophulario nodosae–Melicetum nutantis*** на крутых (до 60°), но не обрывистых аналогичных склонах. Асс. ***Pulsatillo patentis–Geranietum sanguineum*** и ***Adenophoro lilifoliae–Galietum borealis*** отмечены на верхних и средних участках хорошо задернованных склонах. Ассоциация ***Stellario***

holosteae–Pulmonarietum obscurae характерна для средних и нижних частей склонов лесных воронок с крутизной от 35° до 45°. Ассоциация ***Sanguisorbo officinalis–Epipactiietum helleborine*** и ***Urtico urentis–Dryopteridetum*** распространены на днищах лесных карстовых воронок. Их контуры имеют округло-овальную форму. Дно таких воронок почти всегда ровное, без поноров, глыбы и щебень материнских пород отсутствуют.

Таким образом, под влиянием природных и антропогенных факторов в конусо-, чаше- и блюдцеобразных карстовых воронках бассейна Средней Волги формируются поясные фитоценозы различного экологического характера. Они, в свою очередь, выступая в качестве перераспределяющего фактора, оказывают влияние на микроклимат описанных карстовых форм рельефа.

Список литературы

Митрошенкова А. Е. 2002. Флористическое богатство карстовых форм рельефа как показатель их экологического состояния // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межкаф. сб. науч. тр. Вып. 1. Самара. С. 77–87. — *Митрошенкова А. Е.* 2003. Методика комплексного исследования карстовых форм рельефа студентами и школьниками // Исследования в области биологии и методики её преподавания: Межкаф. сб. науч. тр. Вып. 2. Самара. С. 135–147. — *Митрошенкова А. Е., Лысенко Т. М.* 2002. К синтаксономической характеристике лесных карстовых воронок Самарского Высокого Заволжья // Вест. Самарск. гос. ун-та. С. 166–182. — *Митрошенкова А. Е., Лысенко Т. М.* 2004. К синтаксономической характеристике блюдцеобразных карстовых воронок Самарской области // Краеведческие записки. Вып. 13. Самара. С. 106–120. — *Митрошенкова А. Е., Лысенко Т. М.* 2006. К синтаксономической характеристике чашеобразных карстовых форм рельефа на территории Самарской области // Исследования в области естественных наук и образования. Сб. науч. тр. Вып. 5. Самара. С. 77–108. — *Митрошенкова А. Е., Лысенко Т. М.* 2007. Синтаксономическая характеристика конусообразных карстовых воронок в Самарской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. № 4. С. 26–52. — *Отрешко А. И.* 1962. Особенности карста междуречья притоков Волги — Сока и Самары // Известия ВГО. Т. 94. Вып. 4. С. 329–330. — *Отрешко А. И.* 1965. Некоторые особенности поверхностного и глубинного карста Куйбышевского Заволжья // Известия ВГО. Т. 97. Вып. 3. С. 283–287. — *Отрешко А. И.* 1968. К вопросу о связи глубинного карста в верхнепалеозойских отложениях Куйбышевского Заволжья с новейшими движениями земной коры // Материалы по геоморфологии и новейшей тектонике Урала и Поволжья. Уфа. Сб. 2. С. 170–172. — *Родионов Н. В.* 1958. Инженерно-геологические исследования в карстовых районах при устройстве малых водоемов, гражданском и промышленном строительстве. М. 183 с. — *Ступишин А. В.* 1967. Равнинный карст и закономерности его развития на примере Среднего Поволжья. Казань. 291 с. — *Braun–Blanquet J.* 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New York. 86 p. — *Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P.* 2000. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd ed. // J. Veg. Sci. № 11. P. 739–768. — *Westhoff V., Maarel E. van der.* 1978. The Braun–Blanquet approach // Classification of plant communities. The Hague. P. 287–399.

КАРТОГРАФИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ АТМОСФЕРНОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ЛЕСОВ ВОДОСБОРНОЙ ТЕРРИТОРИИ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Т. А. Михайлова[1], Л. В. Афанасьева[2], О. В. Калугина[1], О. В. Шергина[1]

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132. E-mail: mikh@sifibr.irk.ru

[2] Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6. E-mail: afanl@mail.ru

Ключевые слова: *сосновые древостои, техногенные выбросы.*

Водосборный бассейн оз. Байкал представляет собой обширную территорию площадью около 588 тыс. км^2, располагающуюся в России (315 тыс. км^2) и Монголии (Байкал…, 2009). Исследования проводились в бассейне самого крупного притока оз. Байкал — р. Селенги. В пределах России водосборная площадь р. Селенги, считая бассейны ее главных притоков (Уды, Хилка, Чикоя), составляет 148 тыс. км^2 и располагается на территории двух субъектов РФ — Республики Бурятия и Забайкальского края. При этом в Республике Бурятия на территории бассейна реки находится 13 административных районов, в Забайкальском крае — 3.

Почти 70 % территории бассейна р. Селенги покрыто лесами, при этом в их составе преобладают хвойные породы (82.7 %) — сосна, лиственница, кедр, пихта, ель. Преимущественное распространение имеют горно-таежные и подтаежные сосновые и лиственничные леса. Площадь сосновых насаждений составляет 38.4 % от лесопокрытой территории, на долю лиственничных насаждений приходится 25.8 %, кедровников — 15.1 %, пихтовых и еловых древостоев — 3.4 %, мягколиственных пород — 17.3 % (Пунцукова, 2010). Лесорастительные условия на большей части бассейна р. Селенги характеризуются как жесткие. Длительный период низких температур, широкое распространение многолетней и сезонной мерзлоты, малоснежность, малое количество осадков, малоплодородные почвы, короткий период вегетации обусловливают формирование здесь лесов низкой продуктивности — преимущественное распространение имеют древостои IV класса бонитета при полноте 0.4–0.6.

Леса бассейна р. Селенги подвергаются воздействию целого ряда негативных природных и антропогенных факторов, при этом природоохранными органами регистрируется влияние таких факторов, как лесные пожары, распространение насекомых-вредителей, интенсивность рубок главного пользования, а также нелегальных (Государственный доклад…, 2008). Вместе с тем, следует отметить, что в последние десятилетия одним из значимых факторов, определяющих состояние лесов Байкальского региона, стало атмосферное промышленное загрязнение (Михайлова и др., 2008). Однако, статистических данных о площадях лесов водосборной территории, загрязняемых техногенными эмиссиями, в документах природоохранных органов не приводится. Вследствие этого нами были предприняты исследования сосновых насаждений бассейна р. Селенги, подвергающихся воздействию атмосферных выбросов расположенных здесь промышленных предприятий.

В бассейне р. Селенги располагаются Улан-Удэнский, Гусиноозерский, Нижнеселенгинский промузлы, ежегодный суммарный объем аэровыбросов от которых превышает 100 тыс. т (Государственный доклад…, 2008). Более мелкие селитебно-промышленные комплексы (Кяхтинский, Петровск-Забайкальский) характеризуются относительно низким уровнем атмосферного загрязнения (0.4–6.6 тыс. т в год). Кроме того, на этой территории ведутся разработки целого ряда месторождений (каменного и бурых углей, полиметаллических руд, строительных материалов), что приводит к замене существующих ландшафтов на техногенно преобразованные (Экосистемы…, 2005).

Обследование лесов бассейна р. Селенги осуществлялось нами в 2001–2009 гг. на основе реперной сети, которая включала 59 пробных участков. Использовались общепринятые в лесном хозяйстве методики, а также международное руководство ICP Forests. При выборе пробных участков учитывалось расположение источников загрязнения, особенности рельефа местности, преобладающий региональный и локальный атмосферный перенос воздушных масс.

Об уровне загрязнения лесов судили по накоплению в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) ряда элементов, присутствующих в выбросах: серы, кремния, фтора, железа, свинца, кадмия, ртути, меди. Сосна была выбрана в качестве растения-индикатора, поскольку эта порода, помимо широкого распространения и важных лесообразующих функций, обладает высокой чувствительностью к атмосферному загрязнению (Михайлова, Анциферова, 1991). Для оценки жизненного состояния древостоев определяли комплекс параметров, включающих в том числе показатели состояния ассимилирующей фитомассы: уровень дефолиации и дехромации крон деревьев, продолжительность жизни хвои, длину побегов, длину и массу хвои, содержание в хвое биогенных элементов.

Результаты показали, что в настоящее время загрязнение лесов на обследованной территории сосредоточено в окрестностях крупных промузлов и на расстоянии до 40 км от них, локальное загрязнение насаждений обнаруживается вблизи ряда населенных пунктов (рис.).

По полученным данным составлена карта-схема, показывающая участки техногенного загрязнения лесов на этой территории. Согласно расчетам, общая площадь в разной степени загрязняемых насаждений в бассейне р. Селенги составляет около 700 тыс. га. При этом характер загрязнения во многом обусловливается орографическими особенностями бассейна реки — сильно расчлененным рельефом, относительно высокими хребтами, расположением промузлов в пределах замкнутых и полузамкнутых котловин, что препятствует распространению аэропромвыбросов на значительные расстояния, вследствие чего трансрегиональный перенос аэровыбросов здесь, в отличие от Предбайкалья, небольшой и наблюдается в основном на южном и юго-восточном побережье оз. Байкал.

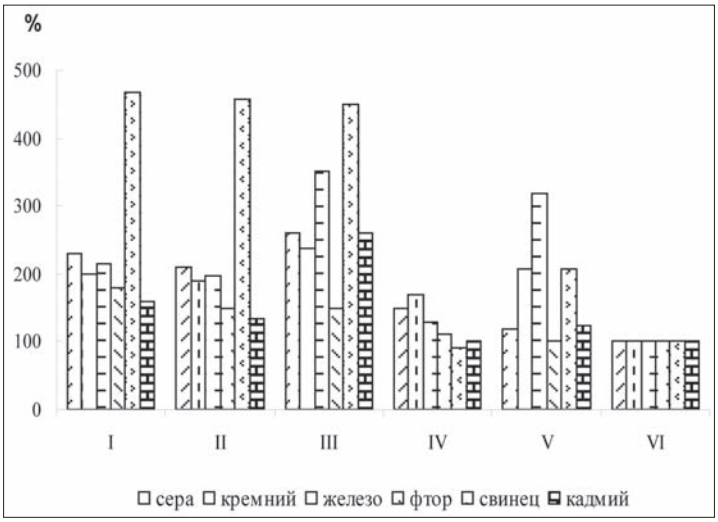


Рис. Превышение (в %) фоновых концентраций элементов-поллютантов в хвое деревьев сосны, загрязняемых промузлами и селитебно-промышленными комплексами.

I — Улан-Удэнский, II — Гусиноозерский, III — Нижнеселенгинский, IV — Кяхтинский, V — Петровск-Забайкальский. VI — фоновая территория.

Известно, что средообразующие функции леса определяются возрастом и степенью развития древостоя и прямо пропорциональны величине фитомассы, приходящейся на единицу площади или содержащейся в единице объема пространства. При этом наибольшей экологической эффективностью характеризуются высоко- и среднебонитетные, среднеполнотные, средневозрастные и приспевающие насаждения (Протопопов, 1975).

Как показали результаты наших обследований, загрязняемые леса бассейна р. Селенги ослаблены, вследствие чего средообразующие функции их снижены. Воздействие промышленных эмиссий привело к нарушению состояния ассимилирующей фитомассы

древостоев, о чем свидетельствуют изменения *ростовых показателей хвои и побегов*, а также снижение уровня биогенных элементов в хвое (табл.).

Таблица

Показатели жизненного состояния сосновых древостоев в бассейне р. Селенги

Параметр	Местоположение древостоев (расстояние от промузлов)			Фоновые древостои
	1–16 км	16–40 км	40–60 км	
Продолжительность жизни хвои, лет	3	3–4	5	5–6
Масса хвои на побеге, г	1.6±0.1	1.9±0.1	2.7±0.1	3.1±0.2
Длина хвои, см	4.1±0.2	4.6±0.4	5.5±0.3	5.9±1.8
Длина побега, см	7.3±0.4	11.8±0.5	12.9±0.7	13.8±0.7
Охвоенность побега, кол-во хвоинок	100.3±7.5	107.4±8.3	125.2±9.2	157.2±9.5
Соотношение белкового и небелкового азота в хвое	3.18±0.15	4.34±0.10	5.48±0.05	6.22±0.10
Содержание калия в хвое, % от сух. массы	0.29±0.03	0.33±0.02	0.36±0.01	0.39±0.01
Содержание фосфора в хвое, % от сух. массы	0.14±0.01	0.15±0.04	0.16±0.03	0.18±0.03

У деревьев, произрастающих вблизи промузлов, в 1.5–2 раза снижаются длина и масса хвои и побегов по сравнению с фоновыми значениями, до 3 лет сокращается продолжительность жизни хвои, наблюдается высокий уровень дефолиации крон, максимально достигающий 60 %. В результате преждевременного опадения хвои в кронах появляется большое количество обесхвоенных ветвей, изменяется форма кроны, в ряде случаев наблюдается суховершинность. Кроме того, на 35–40 % снижается радиальный прирост (Voinikov et al., 2008). На стволах отмечаются следы пожаров, раковые заболевания, механические повреждения. Как правило, у таких древостоев изменяется возрастная структура — сокращается доля молодняка, подрост полностью отсутствует, преобладают спелые деревья V класса бонитета, полнота древостоя часто снижается до 0.3. Такие древостои отнесены нами к сильно угнетенным.

На расстоянии от 16 до 40 км от промузлов и вблизи некоторых населенных пунктов (г. Кяхта, пос. Тарбагатай) дефолиация крон деревьев составляет 40–45 % за счет недоразвития, повреждения и преждевременного опадения хвои, сокращения прироста побегов. Линейный и радиальный прирост ствола уменьшается в среднем на 25 %. Возрастная структура древостоя в целом не меняется — средневозрастные, приспевающие или спелые деревья формируют одновозрастные или группово-разновозрастные древостои с полнотой 0.4–0.5. Как правило, это чистые сосняки IV класса бонитета, иногда с примесью лиственницы, березы или осины, с развитым подростом сосны. Такие древостои отнесены к средне угнетенным.

На удалении от 40 до 60 км от промузлов и в окрестностях г. Петровск-Забайкальский древостои характеризуются небольшим подавлением ростовых процессов и, соответственно, слабым нарушением жизненного состояния. Эти древостои отличаются от фоновых повышенным уровнем дефолиации крон деревьев, составляющим 35 %. Ряд параметров также не соответствует фоновым показателям — продолжительность жизни хвои не превышает 5 лет, масса и длина хвои и побегов уменьшены, подавление линейного и радиального прироста на уровне 10 %. Большинство древостоев средневозрастные, приспевающие, спелые, одновозрастные или группово-разновозрастные IV класса бонитета с полнотой 0.4–0.7. В них отмечаются следы пожаров, нелегальных рубок, а также очаги насекомых-вредителей. Такие древостои относятся к слабо угнетенным.

Фоновые (относительно здоровые) сосновые древостои бассейна р. Селенги в целом не имеют выраженных следов повреждения крон и стволов, а также других признаков ослабления. Для них характерна хорошо развитая крона с густой зеленой хвоей без видимых признаков повреждения или изменения цвета, со средними для описываемых лесорастительных условий показателями прироста побегов и хвои. Продолжительность жизни хвои составляет 5–6, иногда 7 лет. Интенсивность изреживания крон (дефолиация) не превышает 30 %. В основном это древостои чистые по составу, иногда с примесью лиственницы, а на водораздельных возвышенностях — кедра, одновозрастные или группово-разновозрастные, спелые, приспевающие или средневозрастные с полнотой 0.4–0.7. Класс бонитета III–IV.

По полученным данным составлена карта-схема, отражающая территории с разной степенью угнетения насаждений. Согласно карте, общая площадь древостоев сильной степени угнетения составляет около 140 тыс. га, древостоев средней степени угнетения — 474 тыс. га, древостоев слабой степени угнетения — более 1.5 млн га. Необходимо отметить, что к угнетенным относятся не только древостои, испытывающие влияние аэропромвыбросов, но и насаждения, ослабленные другими факторами, в том числе: пожарами, рубками, насекомыми-вредителями, засухой. Например, такие насаждения найдены нами на хребтах Боргойском, Заганском, Улан-Бургасы. Фоновые (ненарушенные) насаждения, как правило, значительно удалены от промузлов, и в целом на обследованной территории они преобладают и занимают площадь около 6 млн га.

Подводя итог изложенному, следует подчеркнуть, что леса бассейна р. Селенги характеризуются низким экологическим потенциалом, что связано, как со спецификой лесорастительных условий, создающих предпосылки для произрастания на этой территории низкобонитетных насаждений, так и с нарушенностью лесов в результате возрастающего антропогенного воздействия. Полученные нами данные показывают, что помимо пожаров, несанкционированных рубок, распространения насекомых-вредителей, к зна-

чимым факторам, снижающим средообразующие функции лесов на этой территории, относится также атмосферное промышленное загрязнение.

Список литературы

Байкал: энциклопедический справочник. 2009. Улан-Удэ. 608 с. — *Государственный* доклад «О состоянии оз. Байкал и мерах по его охране в 2008 г.». 2008. Иркутск. 455 с. — *Михайлова Т. А., Анциферова Л. В.* 1991. Изменение элементного состава хвои сосны обыкновенной при воздействии промышленных эмиссий // Проблемы экологии лесов Прибайкалья. Иркутск. С. 80–93. — *Михайлова Т. А., Плешанов А. С., Афанасьева Л. В.* 2008. Картографическая оценка загрязнения лесных экосистем Байкальской природной территории техногенными эмиссиями // География и природ. ресурсы. № 4. С. 18–24. — *Протопопов В. В.* 1975. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск. 328 с. — *Пунцукова С. Д.* 2010. Лесные ресурсы бассейна реки Селенги // География и природ. ресурсы. № 4. С. 62–68. — *Экосистемы* бассейна Селенги. 2005. М. 359 с. — *Voinikov V. K., Voronin V. I., Mikhailova T. A., Pleshanov A. S.* 2008. Baikal Region: Complex Assessment of Weakening of Forest Ecosystems Caused by Atmospheric Emissions // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 1. N 6. P. 633–638.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА РАННИХ СТАДИЯХ ПОСЛЕПОЖАРНОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

А. Е. Мишко, Н. И. Ставрова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: mishko-alisa@mail.ru

Ключевые слова: *ель сибирская, ценопопуляции, онтогенез, сукцессии, северная тайга.*

На сегодняшний день, когда степень нарушенности природных систем возрастает за счет постоянного усиления антропогенного влияния, встает вопрос изучения процессов и механизмов их восстановления. В отношении лесных экосистем одной из центральных проблем является восстановление популяций основных эдификаторов — древесных растений. Для решения этой проблемы немаловажным является изучение поливариантности онтогенеза древесных видов в процессе их восстановительной динамики.

Цель настоящей работы состояла в оценке разнообразия сеянцев *Picea obovata* Ledeb. по показателям роста и развития на начальной стадии восстановления ценопопуляции данного вида после пожара в условиях северной тайги.

Исследования были проведены на территории Кольского полуострова (среднее течение р. Ливы) на восьмилетней гари сосново-елового сообщества зеленомошного типа. Материал был собран в 2010 г. на площади, составляющей ~1 га, в количестве 108 особей. В составе ценопопуляции ели сибирской были выделены особи 3 онтогенетических состояний — ювенильного (j), имматурного 1-й подгруппы (im_1) и имматурного 2-й подгруппы (im_2). Выделение онтогенетических состояний проводилось с учетом имеющихся в литературе указаний (Диагнозы и ключи…, 1989; Романовский, 2001; Комарова, Трофимова, 2010).

У каждой особи был определен возраст и основные морфометрические параметры: высота, диаметр основания главной оси, прирост главной оси за последние 3 года, число боковых ветвей 1-го порядка, прирост боковых ветвей за последние три года. Статистическое сравнение морфометрических параметров особей разных онтогенетических состояний проводилось с помощью критерия Колмогорова–Смирнова (D). Для оценки связи параметров у особей каждого онтогенетического состояния был использован корреляционный анализ. Достоверность различия коэффициентов корреляции оценивалась на основе величины ż-статистики Фишера (Закс, 1976).

Плотность ценопопуляции ели сибирской на 8-летней гари сосново-елового леса составляет 1170 экз./га. При этом 63 % общей численности составляют ювенильные растения.

В результате сравнения особей 3 онтогенетических состояний между ними не были выявлены различия в возрасте и продолжительности жизни хвои ($D = 0.2–0.34$. $p > 0.1$). Средний возраст для всех исследованных сеянцев ели сибирской равен 4.5 года, а средний возраст жизни хвои составляет около 4 лет (табл. 1).

Особи *P. obovata* трех категорий онтогенеза достоверно различаются между собой по высоте и диаметру основания осевого побега ($D = 0.75–0.97$, $p < 0.001$). Причем средняя высота ювенильных особей (4.22 см) составляет ~45 % от высоты имматурных 1-й подгруппы, а высота последних (9.58 см) — около 60 % от высоты имматурных 2-й подгруппы (табл. 1). Средние значения диаметра основания осевого побега в каждой последующей категории, начиная с ювенильных (0.07 см), увеличиваются приблизительно в 2.5 раза (табл. 1).

Достоверные различия между особями ювенильного, имматурного 1-й подгруппы и имматурного 2-й подгруппы онтогенетических состояний были выявлены по среднему значению линейного прироста осевого побега за последние 3 года ($D = 0.72–0.86$, $p < 0.001$). Среднее значение прироста у ювенильных растений (0.66 см) составляет примерно 30 % от прироста имматурных 1-й подгруппы, а средний прирост имматурных 1-й подгруппы — около 50 % от прироста имматурных 2-й подгруппы (табл. 1).

Имматурные особи двух подгрупп достоверно различаются по количеству боковых побегов первого порядка ветвления ($D = 0.99$, $p < 0.001$) и по величине их линейного прироста ($D = 0.62$, $p < 0.05$). Среднее число боковых ветвей (4.4) и величина их среднего прироста (1.56 см) у имматурных особей 1-й подгруппы составляют 20–25 % и 50–55 % от соответствующих величин у имматурных 2-й подгруппы. Следует отметить, что диапазоны значений числа боковых побегов у этих двух категорий почти не пересекаются (табл.1). При сравнении имматурных особей по величине соотношения приростов главной и боковой оси 1-го порядка достоверные различия не обнаружены ($D = 0.29$, $p > 0.10$). Среднее значение соотношения составляет 1.3–1.5.

По высоте в 2007 г. (табл. 1) ювенильные особи (2.17 см) отличаются в 1.5 раза от имматурных 1-й подгруппы (3.25 см) и в 2 раза (4.52 см) от имматурных 2-й подгруппы ($D = 0.53–0.91$, $p < 0.001$). Высота имматурных растений 1-й и 2-й подгрупп в 2007 г. была статистически одинакова ($D=0.42$, $p>0.10$). Таким образом, 3 года назад выделялись не три, а только две группы особей ели сибирской: особи, которые остались на ювенильной стадии и растения, перешедшие или переходящие в ближайшие 3 года на следующую стадию развития — в имматурное состояние.

При сравнении одновозрастных (5-летних) особей ели сибирской были выявлены аналогичные закономерности их дифференциации по показателям роста и развития.

Для выявления диагностических показателей, отражающих потенциал развития особей, была проанализирована степень скоррелированности морфометрических параметров у особей каждого онтогенетического состояния. Диаметр ювенильных сеянцев *P. obovata* достоверно связан ($r = 0.49$, $p = 0.01$) только с общей высотой. Современная высота имеет тесную связь со средним приростом осевого побега за последние 3 года ($r = 0.84$, $p < 0.001$) и высотой в 2007 г. ($r = 0.74$, $p < 0.001$). При этом у ювенильных растений отсутствует корреляция возраста со всеми анализируемыми морфометрическими параметрами ($r < 0.34$, $p = 0.14–0.56$).

Для имматурных особей 1-й подгруппы характерно увеличение скоррелированности исследованных признаков. Диаметр имеет более тесную связь с общей высотой ($r = 0.81$, $p < 0.001$). Этот параметр также связан со средним линейным приростом осевого побега ($r = 0.77$, $p < 0.001$) и менее тесно — с высотой в 2007 г. ($r = 0.36$, $p < 0.01$).

По сравнению с ювенильными растениями у имматурных 1-й подгруппы связь высоты с приростом главной оси усиливается ($r = 0.96$, $p < 0.001$), а с высотой в 2007 г., напротив, ослабевает ($r = 0.40$, $p < 0.001$). Причем 2 последних признака между собой не скоррелированы ($r = 0.13$, $p = 0.26$). Диаметр и общая высота тесно связаны с числом боковых побегов первого порядка ($r = 0.78$ и 0.71, $p < 0.001$) и с их линейным приростом (соответственно $r = 0.75$ и 0.88, $p < 0.001$). Что касается высоты особей в 2007 г., то она слабо связана с количеством образовавшихся боковых побегов 1-го порядка ($r = 0.45$, $p < 0.001$) и совсем не связана с их приростом ($r = 0.10$, $p = 0.41$).

Прирост главной оси у имматурных особей 1-й подгруппы имеет высокую корреляцию с числом боковых побегов ($r = 0.63$, $p < 0.001$) и с их приростом ($r = 0.92$, $p < 0.001$). Между числом и приростом боковых побегов связь менее тесная ($r = 0.55$, $p < 0.001$).

Во 2-й подгруппе имматурных особей связь высоты с текущим приростом остается столь же тесной ($r = 0.96$, $p < 0.001$), как и в 1-й подгруппе, а связь с высотой 2007 г. полностью утрачивается. Также прослеживается корреляция общей высоты с числом боковых побегов 1-го порядка и их приростом ($r = 0.68$ и 0.80, $p < 0.01$), которые в свою очередь достаточно тесно связаны между собой ($r = 0.80$, $p < 0.01$). В то же время отсутствует связь высоты в 2007 г. с указанными характеристиками боковых побегов. К перечню скоррелированных признаков можно добавить прирост осевого побега и прирост бокового побега первого порядка ветвления ($r = 0.84$, $p < 0.01$).

Проведенное исследование позволяет сделать следующие заключения.

За 6-летний период с начала возобновления ели сибирской на гари произошла существенная дифференциация ее особей по показателям роста и развития. В составе сформировавшейся ценопопуляции представлены особи трех онтогенетических категорий: ювенильные, имматурные 1-й группы и имматурные 2-й подгруппы при отсутствии возрастных различий между ними.

По высоте, диаметру осевого побега и среднему линейному приросту главной оси за последние 3 года между ювенильными особями *P. obovata* и имматурными 1-й подгруппы различия больше (в 2.3–3.2 раза), чем между имматурными 1-й и 2-й подгрупп (в 1.7–2.5 раза). Наиболее значительная дифференциация растений первых двух онтогенетических состояний происходит по величине среднего прироста главной оси (в 3.2 раза). Максимальные различия между имматурными особями двух подгрупп выявлены по числу боковых ветвей первого порядка (~ в 4.5 раза).

Интенсивность заложения и скорость роста боковых побегов тесно связаны с величиной прироста главной оси. Чем лучше главный побег растет в высоту, тем больше вероятность, что растение перейдет в имматурное состояние, обеспечивающее существенное увеличение объема ассимиляционного аппарата и пространства, занимаемого особью. Появление боковых ветвей 1-го порядка (переход в im_1 состояние) характерно для особей со средней величиной линейного прироста главной оси более 1.5 см. Развитие боковых ветвей 2-го порядка (переход в im_2 состояние) возможно при величине прироста главной оси более

3.5 см и при наличии не менее 12 боковых ветвей 1-го порядка. Чем больше продвинута особь в онтогенетическом ряду, тем слабее текущая скорость роста связана с показателями роста в первые годы жизни. Это указывает на усиливающуюся с течением времени роль различий в условиях микроместообитания, обеспечивающих существование одновозрастных особей ели сибирской трех онтогенетических состояний.

Таблица 1

Морфометрические характеристики особей *Picea obovata* на 8-летней гари в условиях северной тайги

Параметры	Ювенильные				Имматурные 1-й подгруппы				Имматурные 2-й подгруппы			
	M	St.D	Min	Max	M	St.D	Min	Max	M	St.D	Min	Max
Высота в 2010 г., см	4.22	1.13	2.50	7.10	9.58	3.54	4.40	21.80	16.34	4.99	10.80	29.20
Высота в 2007 г., см	2.17	0.63	1.20	3.55	3.25	1.00	1.20	5.80	4.52	1.22	3.00	6.80
Диаметр осевого побега, см	0.07	0.02	0.04	0.12	0.17	0.07	0.06	0.35	0.43	0.12	0.31	0.71
Возраст, лет	4.15	0.93	2.00	5.00	4.59	0.67	3.00	6.00	5.00	0.00	5.00	0.00
Возраст хвои, лет	3.61	0.79	2.00	5.00	3.90	0.69	2.00	5.00	4.28	0.36	4.00	5.00
Прирост осевого побега[1], см	0.66	0.26	0.33	1.20	2.11	1.09	0.53	6.03	4.06	1.74	2.57	8.47
Прирост бокового побега[2], см	–	–	–	–	1.56	0.84	0.20	3.83	2.96	0.74	2.03	4.60
Соотношение приростов осевого и бокового побегов	–	–	–	–	1.53	0.39	0.87	3.07	1.29	0.51	0.37	2.10
Число боковых побегов 1-го порядка, шт.	–	–	–	–	4.39	2.92	1.00	12.00	19.33	5.57	12.00	28.00

Примечания. M — среднее арифметическое, St.D — стандартное отклонение, Min — минимальное значение, Max — максимальное значение. [1] — средний линейный прирост осевого побега за последние 3 года; [2] — средний линейный прирост бокового побега 1-го порядка за последние 3 года.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-01664).

Список литературы

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Под ред. О. В. Смирновой. 1989. М. 105 с. — *Закс Л.* 1976. Статистическое оценивание. М. 598 с. — *Комарова Т. А., Трофимова А. Д.* 2010. Этапы онтогенеза *Pinus koraiensis* (*Pinaceae*) в южном Сихотэ-Алине // Раст. ресурсы. Т. 46. № 4. С. 1–15. — *Романовский А. М.* 2001. Онтогенез ели европейской // Бот. журн. Т. 86. № 2. С. 200–211.

ФЛУКТУАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МАЛОЙ РЕКИ НАЧА (БЕЛАРУСЬ)

Е. В. Мойсейчик[1], О. В. Созинов[2]

[1] Витебский государственный университет имени П. М. Машерова
210038, Республика Беларусь, Витебск, пр. Московский, 33. E-mail: mojsejchik@mail.ru

[2] Гродненский государственный университет им. Я. Купалы
230012, Республика Беларусь, Гродно, пер. Доватора, 3/1. E-mail: ledum@list.ru

Ключевые слова: *прибрежно-водная растительность, флуктуации, динамика.*

Растительный покров водотоков богат и разнообразен и является своеобразным индикатором гидрологического и термического режимов определенной акватории, поскольку макрофиты относительно быстро реагируют на незначительные изменения среды обитания. При этом исследование эколого-фитоценотических закономерностей распределения растительного покрова водотоков является одним из актуальных направлений в современной экологии, т. к. экологическое состояние малых рек во многом определяет экологическое состояние и качество вод больших и средних рек, и в целом всего бассейна, что составляет основу принципа управления водными ресурсами в соответствии с Рамочной Директивой Евросоюза по воде.

Геоботанические исследования прибрежно-водной растительности правобережной поймы р. Нача нами проведены в июле–августе 2007–2009 гг. методом пробных площадей (S=100 м^2). Река Нача (Нач, Nacz), протекающая на территории Копыльской гряды и Клецкой равнины (Ляховичский, Клецкий и Ганцевичский районы Беларуси), является правым притоком р. Лань (бассейн р. Припять, бассейн Черного моря) и относится к малым рекам: ее длина составляет 42 км. Площадь водосбора 360 км^2. Среднегодовой расход воды в устье около 2 м^3/с. Средний наклон водной поверхности 8 $^0/_{00}$. Долина преимущественно трапециевидная, шириной 0.5–1 км, местами до 2–3 км. Пойма двухсторонняя, низкая, заболоченная, часто покрыта кустарником, шириной 0.3–0.6 км. Русло извилистое шириной 3–10 м, в верхнем течении на протяжении 20.8 км канализировано. На берегах р. Нача находится 12 населенных пунктов (деревни и поселки городского типа), из них 4 деревни расположены по обе стороны русла реки. На протяжении всей реки расположено 13 мостов, пересекаемых автотрассами.

Исследованиями охвачены прибрежно-водные растительные сообщества реки (в устье исследования не проводились). Общая протяженность маршрута составила 35 км. Река нами условно разделена на 7 секторов по 5 км каждый. В каждом секторе закладывали по 2 постоянные пробные площади: за 3 сезона сделано 42 геоботанических описания околоводной растительности. При изучении древостоя учитывали количество и высоту деревьев и кустарников в каждой пробной площади. Ценотические параметры травяно-кустарничкового яруса снимали в пределах 14 учетных площадок (1 м^2), которые закладывали линейно вдоль берега с интервалом 2 метра в каждой пробной площади.

Определение видовой принадлежности растений проведено по нескольким флористическим работам и определителям (Лисицина и др, 1933; Определитель…, 1999; Цвелев, 2000; Маевский, 2006; Rothmaller, 2007). Сделано 1190 гербарных сборов, которые хранятся в GRSU, IBIW, MSK, MSKH, MW. Экологические режимы изученных биотопов, рассчитывали по шкалам Л. Г. Раменского (и др., 1956). Названия фитоценозов давали по доминантному принципу.

Подекадные данные по количеству осадков и температурам за период с 2007 по 2009 г. нам предоставлены метеорологической станцией г. Ганцевичи. Отмечено, что по суммарному количеству осадков период с 2007 по 2009 г. является более влажным в сравнении с аналогичным среднемноголетним показателем, при относительном максимуме осадков в 2008 г., который по данному параметру превосходит 2007 и 2009 гг. почти в 1.7 раза. Уровень среднегодовых температур воздуха в период с 2007 по 2009 г. является относительно схожим и превышает среднемноголетнюю годовую температуру в среднем на 2.9 °С. Нами установлено, что 2007 г. — относительно сухой, 2008 г. — очень влажный, 2009 г. — умеренно влажный сезон.

В результате анализа геоботанических данных отмечено, что экологическая изменчивость фитоценозов меандрированной и канализированной части реки относительно уровней увлажнения и переменности увлажнения диаметрально противоположна (рис. 1, 2). На трансформированном участке флуктуации увлажнения и его переменности довольно значительны, что отражается в мозаичности растительного покрова данной территории (рис. 1). Наибольшие колебания отмечены для очень влажного сезона, в котором оба экологических фактора флуктуируют в широком диапазоне. В сухом сезоне уровень увлажнения ценозов мало изменяется, однако амплитуда переменности увлажнения широка. Экологические факторы наименьшим колебаниям подвержены в умеренно увлажненный сезон.

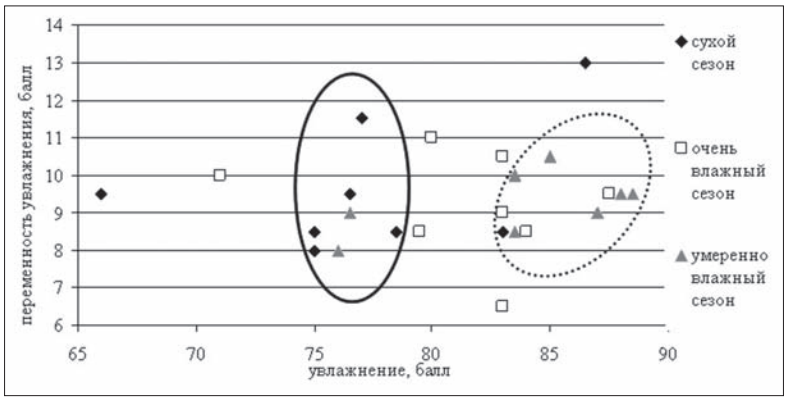


Рис. 1. Прибрежно-водные фитоценозы канализированного участка реки в координатах экологических факторов (по шкалам Л. Г. Раменского, 1956).

По осям абсцисс — баллы шкалы увлажнения; по осям ординат — баллы шкалы переменности увлажнения.

Меандрированный участок реки характеризуется меньшими гидрофлуктуациями (рис. 2). Как и для канализированного участка, наибольшие колебания гидрологического режима отмечены в очень влажный сезон. В сухом и умеренно влажном сезонах изменения уровня увлажнения колеблются в сходных диапазонах, однако переменность увлажнения в них различна: для сухого сезона фактор относительно стабилен почти для всех ценозов (исключения составляют лишь растительные сообщества, сформированные на высоких берегах). В умеренно влажном сезоне колебания переменности увлажнения более значительны, чем в сухом (рис. 2).

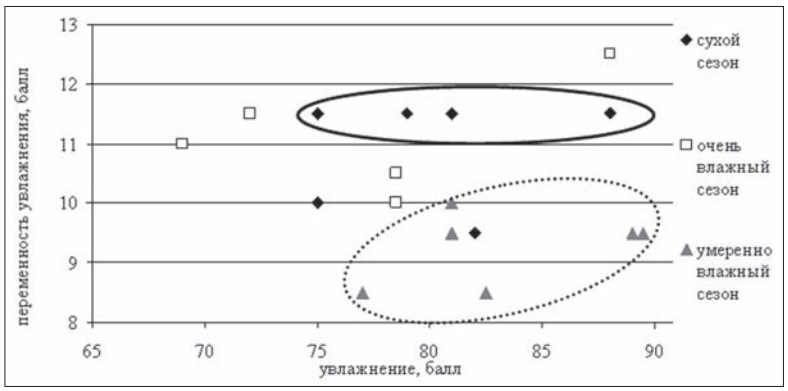


Рис. 2. Расположение прибрежно-водных фитоценозов меандрированного участка реки в координатах экологических факторов (по шкалам Л. Г. Раменского, 1956).

По осям абсцисс — баллы шкалы увлажнения; по осям ординат — баллы шкалы переменности увлажнения.

Изменение ценотических параметров на канализированном и меандрированном участках реки также носит разнонаправленный характер и зависит, вероятно, от погодных условий (см. таблицу). Суммарное относительное проективное покрытие видов достигает наибольших значений в сухой сезон

на обоих участках реки, а во влажные сезоны максимальное значение проективного покрытия достигает лишь минимальных значений сухого сезона. Количество видов изменяется противоположно проективному покрытию: наибольших значений как на меандрированном, так и на канализированном участках достигает во влажные сезоны, в сухой сезон — минимально.

Таблица

Геоботаническая характеристика прибрежно-водных фитоценозов р. Нача

Полевой сезон, год	№ ПП	Доминанты	Градации факторов, баллы				Сумма относительного ПП, %	Число видов	Антропогенная нагрузка
			У	БЗ	ПУ	ПД			
2007 год	1	*Phragmites australis*	77	11	11.5	3.5	303.29	34	рекреация
	2	*B. inermis*	76.5	12	9.5	3.5	272.93	28	сенокос
	3	*B. inermis*	78.5	11	8.5	3.5	186.07	20	сенокос
	4	*B. inermis*	86.5	10.5	13	1.5	186.86	12	выпас
	5	*Glyceria fluitans*	83	13.5	8.5	5.5	197.36	26	выпас
	6	*Scirpus sylvaticus*	66	11.5	9.5	5	235.36	29	сенокос
	7	*Bromopsis inermis*	75	10.5	8.5	2	225.30	21	сенокос
	8	*Urtica dioica*	75	12	8	6	214.57	22	рекреация
	9	*Agrostis canina*	82	12	9.5	4	221.00	27	выпас
	10	*Glyceria maxima*	81	10.5	11.5	3.5	222.64	20	рекреация
	11	*Poa annua*	75	11.5	10	5.5	208.00	27	рекреация
	12	*Glyceria maxima*	88	11.5	11.5	5.5	122.93	11	рекреация
	13	*Agrostis canina*	79	13.5	11.5	3.5	228.43	19	сенокос
	14	*A.s tenuis*	75	12	11.5	4	211.57	24	сенокос
2008 год	1	*Phragmites australis*	84	10.5	8.5	2.5	157.79	39	рекреация
	2	*Bromopsis inermis*	83	10	6.5	3.5	171.79	43	сенокос
	3	*B. inermis*	87.5	11	9.5	4.5	108.50	29	рекреация
	4	*Phragmites australis*	80	10	11	3	130.14	18	выпас
	5	*Carex acuta*	83	12	10.5	4	173.50	41	выпас
	6	*Carex hirta*	71	11.5	10	3	173.36	34	сенокос
	7	*Bromopsis inermis*	83	10	9	4	83.71	31	сенокос
	8	*Poa pratensis*	79.5	10.5	8.5	2.5	161.65	32	рекреация
	9	*Agrostis canina*	78.5	12	10	3	175.86	35	выпас
	10	*Glyceria maxima*	78.5	11.5	10	3	175.93	24	рекреация
	11	*Agrostis tenuis*	72	12	11.5	4.5	169.71	29	рекреация
	12	*Glyceria maxima*	88	10.5	12.5	5.5	103.57	16	рекреация
	13	*Agrostis canina*	78.5	14	10.5	3	148.29	27	сенокос
	14	*A. tenuis*	69	11.5	11	3	173.86	31	выпас
2009 год	1	*Phragmites australis*	88	10	9.5	3	137	41	рекреация
	2	*Bromopsis inermis*	83.5	11.5	8.5	3.5	174.92	48	сенокос
	3	*Poa palustris*	88.5	11	9.5	2.5	102.57	41	рекреация
	4	*Phalaroides arundinacea*	85	10.5	10.5	2	87.43	17	выпас
	5	*Cardamine pratensis*	83.5	10.5	10	3	99.50	36	выпас
	6	*Phalaroides arundinacea*	76.5	11	9	3.5	91.29	36	сенокос
	7	*P. arundinacea*	87	10.5	9	3.5	26.79	17	сенокос
	8	*Urtica dioica*	76	10	8	3.5	163.64	24	рекреация
	9	*Glyceria maxima*	89	11.5	9.5	3	73.91	34	выпас
	10	*G. maxima*	82.5	12	8.5	3	109.71	18	рекреация
	11	*Poa pratensis*	81	11	10	4	117.50	38	рекреация
	12	*Glyceria maxima*	89.5	11	9.5	3	86.79	17	рекреация
	13	*G. maxima*	81	10.5	9.5	3	99.07	30	сенокос
	14	*G. maxima*	77	11	8.5	3	94.93	42	выпас

Примечание. № ПП — номер пробной площади, У — увлажнение, БЗ — богатство почв, ПУ — переменное увлажнение, ПД — пастбищная дигрессия, ПП, % — проективное покрытие.

Амплитуда колебаний увлажнения в растительных сообществах канализированного участка реки более значительна: от переменного до сильно переменного водного обеспечения при стабильном сыролуговом увлажнении, что, вероятно, связано с трансформацией русла реки. Спрямление русла нивелирует экологические различия между биотопами в пределах искусственной части реки и поддерживает довольно высокий уровень увлажнения почвы (регулируемый с помощью шлюзов), который необходим для интенсивного ведения сельского хозяйства, что обеспечивает высокие показатели проективного покрытия при относительно малом видовом разнообразии околоводных ценозов.

Таким образом, разногодичные колебания погодных условий являются определяющими для структуры и уровня водного обеспечения околоводных растительных сообществ в сочетании с уровнем трансформации прирусловой части реки.

Список литературы

Лисицина Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. 1993. Флора водоемов волжского бассейна. СПб. 320 с. — *Маевский П. Ф.* 2006. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М. 600 с. — *Определитель* высших растений. 1999. Минск. 471 с. — *Цвелев Н. Н.* 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 781 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 470 с. — *Rothmaller W.* 2007. Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Atlasband. Elsevier GmbH, München. 753 S.

РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МЕНЕДЖМЕНТА В ФОРМИРОВАНИИ БАЛАНСА УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА НА НИЗИННЫХ БОЛОТАХ ЮЖНОЙ ГЕРМАНИИ

Н. В. Мороз, О. В. Созинов

Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, факультет биологии и экологии
230012, Республика Беларусь, Гродно, пер. Доватора, 3/1. E-mail: moroznw@gmail.com

Ключевые слова: *экологический менеджмент, болотные экосистемы.*

Болотные экосистемы выполняют разнообразные функции: аккумулятивную, биологическую, гидрологическую, геохимическую, климатическую, межкруговоротную, газорегуляторную. Многообразие функций болот обуславливает их большое значение в поддержании стабильности экосистем планеты и сохранении ее биологического разнообразия (Ракович, Бамбалов, 1996а, б) Болота аккумулируют углерод не только в фитомассе, но и в фитодетрите и гумусовых компонентах торфяных почв, в результате чего его связывание в процессе фотосинтеза превышает эмиссию в атмосферу в ходе процессов дыхания и минерализации органических остатков (Модели…, 2010).

Как известно, эксплуатация болот оказывает влияние на характеристику потоков парниковых газов CO_2, CH_4 и N_2O и, соответственно, воздействует на климатические параметры. Уровень грунтовых вод, содержание биогенов, состав растительности также определяют характеристику потоков парниковых газов (Byrne et al., 2004). Высокий выход CO_2 сильно подсушенных болот объясняется увеличением толщины аэробной зоны торфа. В этом случае редукция органических веществ микроорганизмами увеличивает эмиссию углекислого газа (Drösler et al., 2008).

Экстраполяция наблюдаемых трендов глобальных параметров на перспективу указывает на возможность существенных изменений параметров биосферы и климата Земли. Оценка темпов, масштабов, степени необратимости этих изменений, а также разработка методов их преодоления представляет собой, без сомнения, одну из актуальнейших задач, стоящих перед современной наукой. Важную роль в решении данных задач играет научно-обоснованный экологический менеджмент на основе выявленных связей газового баланса со структурой растительности, что дает возможность давать оценку эмиссии парниковых газов на больших территориях, и соответственно выполнять Киотский протокол, который является первым глобальным соглашением об охране окружающей среды, основанным на рыночном механизме регулирования — механизме международной торговли квотами на выбросы парниковых газов (Модели…, 2010).

Цель работы — выявить роль различных форм эксплуатации растительного покрова в формировании структуры фитоценозов и баланса CO_2 на низинных болотах Южной Германии.

Исследования проведены в Федеративной Республике Германия (земля Бавария, округ Верхняя Бавария, юго-западные окрестности г. Фрайзинг) в рамках проекта «Органические почвы» при финансовой поддержке Тюненского Института Йохана Хайнриха (Institute for Agricultural Climate Research) под руководством Dr. rer. nat. Matthias Droesler (Leader of the group «Climate change ecology» at the chair of restoration ecology of the Technical University Munich).

Район исследования (Фрайзингское болото) расположен на юго-западе от города Фрайзинг в переходной области между городской агломерацией Мюнхена и сельской местностью (Huss, Schmitt, 2002). На востоке от района исследования в северо-восточном направлении протекают р. Изар, а также канализированная р. Моозах. Средняя годовая температура воздуха составляет 7–8 °С. Количество осадков в год в среднем составляет 700–750 мм (Brunacker, 1960).

Фрайзингское болото — одно из крупнейших оставшихся болот в Баварии, которое было около 200 лет назад большей частью пастбищем (Kaufmann, 2004). В первой половине XX века существенно изменен гидрологический режим болотного ландшафта. Экстенсивное использование низинных болот до 1960-х гг. определяло сохранение характерного облика болота. Ландшафт характеризуется наличием малых площадей добычи торфа и близко расположенных друг к другу низинных лугов и является средой обитания для многих видов растений и животных — типичных обитателей низинных болот. На Фрайзингском болоте (общая площадь составляет 2100 га) доминируют пашенные и пастбищные участки; пашни расположены по периферии болота. Пастбища занимают 900 га, являются структурированными и удобными для обработки, из них 600 га удобряются. В центральной части расположены небольшие структурированные луга,

в сумме занимающие 125 га. Самые малые луга, обработка которых экономически не выгодна, занимают 35 га (Wiegmann et al., 2007).

В период с 10.08.2010 г. по 14.11.2010 г. (10.08.2010 г., 06.09.2010 г., 11.10.2010 г. и 14.11.2010 г.) на граничащих между собой интенсивно и экстенсивно используемых участках (биотопы № 2 и № 5 соответственно) Фрайзингского болота (географические координаты: 11°68′69′′ с. ш., 48°38′07′′ в. д.) нами проведены измерения концентрации CO_2 (ppm — «parts per million» — количество молекул CO_2, приходящееся на 1 млн частиц воздуха) с помощью инфракрасного газового анализатора, ФАР (фотосинтетически активной радиации) (мкмоль·м$^{-2}$·с$^{-1}$) с помощью сенсора «LI-190 Quantum Sensor», уровня грунтовых вод (см) каждые полчаса за исследуемый период с помощью автоматического прибора «Water pressure sensor», температуры воздуха (°C) на высоте 20 см и торфяно-болотной почвы на глубине –2 см с помощью специальных термометров в соответствии с методикой «Closed dynamic chamber technique» (Drösler, 2005).

Таблица

Аналитические параметры интенсивно и экстенсивно используемых биотопов

№ биотопа	Количество видов цветковых растений	Виды-доминанты	Среднее проективное покрытие, %	Обилие по Браун-Бланке, баллы	Экологические факторы почвы (по Д. Н. Цыганову), баллы			
					Увлажнение	Богатство азотом	Трофность	Переменность увлажнения
2	8	*Trifolium repens* L.	28.3	3	13	7	9.4	5
		Ranunculus repens L.	53.0	4				
		Alopecurus pratensis L.	70.0	4				
5	4	*Alopecurus pratensis* L.	11.7	2	15	6	9	7
		Carex acutiformis Ehrh.	86.7	5				

На интенсивно используемом участке (биотоп № 2), занимающем 3.1 га, проводят кошение с 3-кратным изъятием фитомассы и вносят органические удобрения 3 раза в год, тогда как на экстенсивно используемом участке (биотоп № 5), занимающем 0.9 га, кошение с изъятием фитомассы проводят 1 раз в год (для предотвращения зарастания болота кустарником). В течение исследуемого периода кошение в биотопе № 2 проводили 06.09.2010 г., непосредственно после измерений концентрации CO_2, ФАР, уровня грунтовых вод и температуры воздуха и торфяно-болотной почвы. До начала исследуемого периода кошение на экстенсивно используемом участке проводили 20.07.2010 г., на интенсивно используемом — 23.05.2010 г. и 07.07.2010 г.

Проективное покрытие видов растений, слагающих фитоценозы, снимали в пределах учетных площадок (0.75×0.75 м) в 3-кратной повторности (Федорук, 1976). За доминантный вид принимали таксон, формирующий проективное покрытие от 10 % и выше. Для определения степени видового сходства между

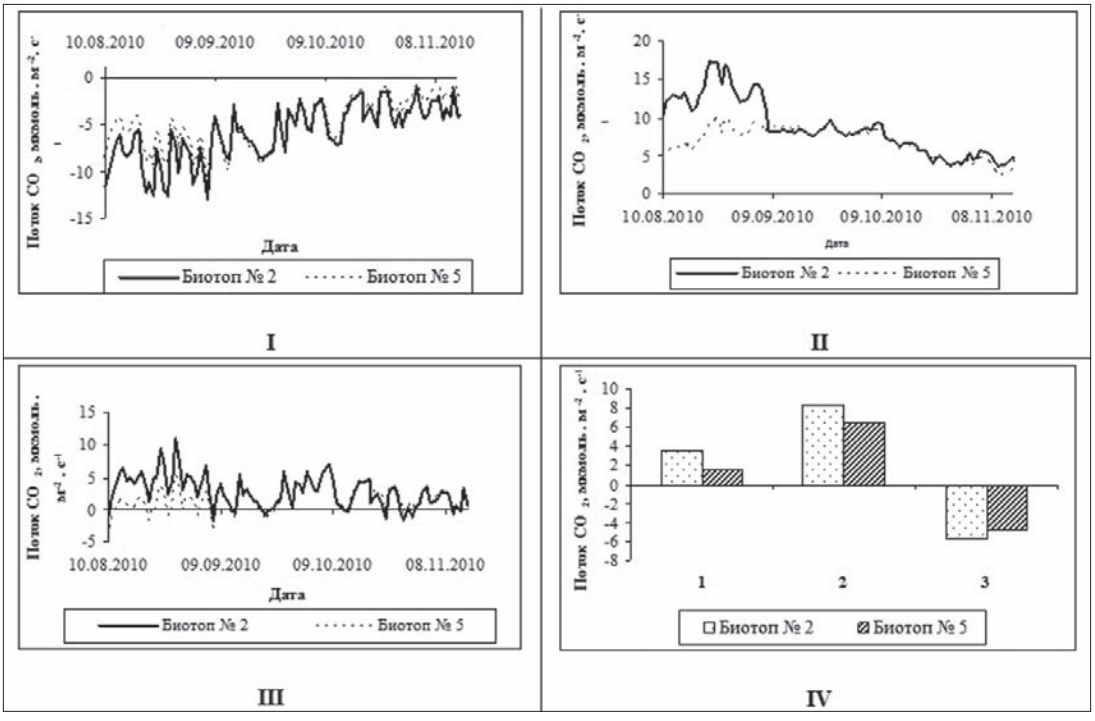


Рис. 1. Потоки CO_2 и суммарное количество углерода, содержащегося в CO_2, за исследуемый период.

I — брутто-первичная продукция экосистемы; II — дыхание экосистемы; III — нетто-обмен экосистемы; IV — суммарное количество углерода, содержащегося в CO_2, т/га (1 — нетто-обмен экосистемы, дыхание экосистемы, 3 — брутто-первичная продукция). По осям абсцисс — дата (*I*, *II*, *III*) и (*IV*); по осям ординат — потоки углекислого газа, мкмоль м$^{-2}$ с$^{-1}$ (*I*, *II*, *III*) и поток углерода, содержащегося в CO_2, т/га.

биотопами использовали коэффициент Жаккара (Денисова, 1999). Градации экологических факторов определяли по шкалам Д. Н. Цыганова (Цыганов, 1983).

В результате проведенных исследований нами выявлено, что различная форма эксплуатации ведет к формированию контрастных по составу и структуре фитоценозов. В фитоценозе с интенсивным использованием наблюдается эффект окультуривания, т. е. повышение степени выравненности и присутствия луговых мезотрофных видов, что приближает его к агроценозу. Хорошо сформирован горизонт растений с ползучими укореняющими побегами, а также розеточными видами как адаптация сообщества к частому кошению. При экстенсивном использовании формируются фитоценозы, близкие к естественным болотным: характеризуются относительно повышенной мозаичностью, формируемой типичными гигрофильными и гелофильными видами. Это сказывается на принципиальном различии двух ценозов по видовому составу — коэффициент Жаккара 0.09 (табл.). Для исследуемых биотопов выявлено сходство по трофности почвы; по остальным факторам — небольшие различия (табл.).

В результате анализа моделей, построенных на полученных данных, выявлены существенные различия между основными потоками углекислого газа (дыхание экосистемы, брутто-первичная продукция и нетто-обмен экосистемы) битопов с интенсивным (№ 2) и экстенсивным (№ 5) землепользованием. Отмечено, что до кошения количество CO_2, поглощаемого растительным покровом, в биотопе № 2 выше, чем в биотопе № 5 (рис. 1, I), и соответственно, количество CO_2, выделяемого в процессе дыхания также выше (рис. 1, II), что, на наш взгляд, связано с дифференцированным изъятием метаболически активной фитомассы.

В результате анализа нетто-обмена экосистемы, в биотопе № 2 до кошения (06.09) данный поток выше, чем в биотопе № 5 (рис. 1, III). По нашему мнению, это говорит о том, что интенсивная эксплуатация приводит к дисбалансу CO_2, т. е. в данном случае количество CO_2, выделившегося из экосистемы в атмосферу, больше, чем поглощенного.

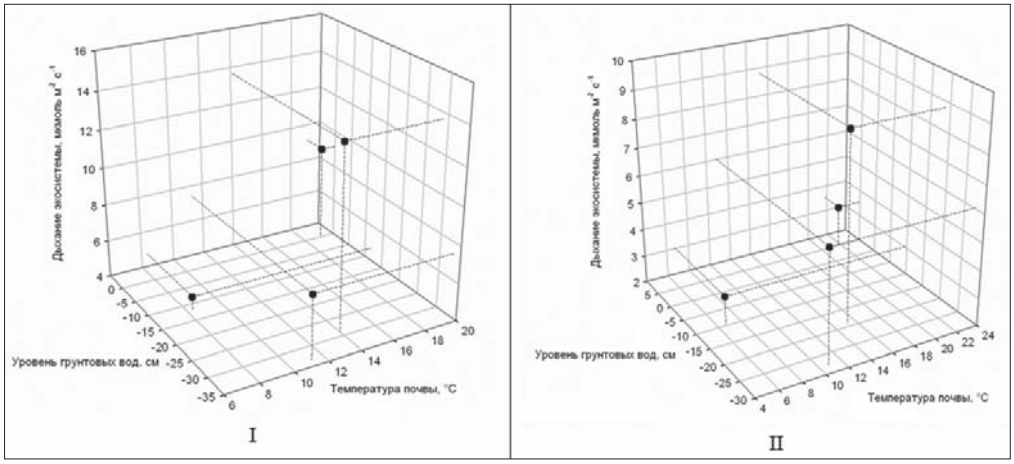


Рис. 2. Зависимость дыхания экосистемы от уровня грунтовых вод и температуры почвы за исследуемый период.

I — биотоп № 2; II — биотоп № 5. По осям абсцисс — уровень грунтовых вод, см; по осям ординат — температура почвы, °С; по осям аппликат — дыхание экосистемы, мкмоль $м^{-2}$ $с^{-1}$.

Анализ суммарного количества углерода из атмосферного CO_2 и изъятой фитомассы за исследуемый период показал, что экстенсивное использование ведет к уменьшению эмиссии углекислого газа.

Нами установлена зависимость дыхания экосистемы от уровня грунтовых вод и температуры почвы: при повышении температуры почвы происходит увеличение дыхания экосистемы при отрицательном уровне грунтовых вод, тогда как при положительном уровне грунтовых вод (+5 см) происходит уменьшение дыхания экосистемы (рис. 2) на фоне увеличения температуры грунта. На наш взгляд это связано с лимитирующим влиянием уровня грунтовых вод на объем аэробного слоя торфяно-болотной почвы, что является определяющим объема эмиссии углекислого газа.

Таким образом, восстановленная естественная растительность низинных болот (злаково-осоковые сообщества) при экстенсивном землепользовании, включая поддержание оптимального уровня грунтовых вод, является фактором уменьшения эмиссии углекислого газа в атмосферу и, как следствие, сохранения аутентичной биосфернозначимой газорегуляторной функции болотных ландшафтов.

Список литературы

Денисова С. И. 1999. Полевая практика по экологии. Учеб. пособие. Минск. 120 с. — *Модели* изменения биосферы на основе баланса углерода (по натурным и спутниковым данным и с учетом вклада бореальных экосистем) [Электронный ресурс] / Электрон. библиотека по моделям динамики измения биосферы. — Режим доступа: http://www.nsc.ru — Дата доступа: 03.02.2010. — *Ракович В. А., Бамбалов Н. Н.* 1996а. Особенности функционирования выработанных торфяных месторождений в биосфере // Природопользование. Вып. 1. С. 158–163. — *Ракович В. А., Бамбалов Н. Н.* 1996б. Классификация функций болот в природе и обществе // Природные ресурсы. № 1. С. 119–124. — *Федорук А. Т.* 1976. Ботаническая география. Полевая практика. Минск. 224 с. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 196 с. — *Brunacker K.* 1960. Erläuterungen zur Bodenkarte von Bayern 1 : 25 000 Freising-Süd. München, Verlag Bayrisches Geologisches Landesamt, Blatt Nt. 7636. — *Byrne K. A, Chojnicki B., Christensen T. R, Drösler M., Freibauer A., Friborg T., Frolking S., Lindroth A., Mailhammer J.,*

Malmer N., Selin P., Turunen J., Valentini R., Zetterberg L. 2004. EU peatlands: Current carbon stocks and trace gas fluxes // CarboEurope-GHG Concerted Action — Synthesis of the European Greenhouse Gas Budget. Report 4. ISSN 1723–2236. — *Drösler M.* 2005. Trace gas exchange and climatic relevanse of bog ecosystems, southern Germany. Freising, Dissertation, Technische Universität München. 179 S. — *Drösler M., Freibauer A., Christensen T. R, Fribord T.* 2008. Observations and status of peatland greenhouse gas emissions in Europe; Dolman A. J., Valentini R., A. Freibauer (Hrsg.): Observing the continental scale Greenhouse Gas Balanse of Europe // Ecological Studies, 203. S. 243–261. — *Huss H. -H., Schmitt.* 2002. Regionales Entwicklungskonzept Freisinger Moos Zukunft durch Stadt–Land–Partnerschaft. Im Auftrag des Landkreises Freising. Freising. 20 S. — *Kaufmann R.* 2004. Moorgrenzkartierung, gestützt durch das Globale Positionierungssystem (GPS,) und Folgen einer Wasserregelung und Moornutzung im Freisinger Moos. Freising, Diplomarbeit, Fachhoch Weihenstephan. 163 S. — *Wiegmann K., Heintzmann A., Peters W., Scheuermann A., Seidenberger, T., Thoss Ch.* 2007. Bioenergie und Naturschutz: Sind Synergien durch die Energienutzung von Landschaftspflegeresten möglich? Endbericht an das Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit. Darmstadt. 126 S.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *AGRIMONIA ASIATICA* JUZ. В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГОРЬЯ ЗАИЛИЙСКОГО АЛАТАУ

Н. М. Мухитдинов

Казахский национальный университет им. аль-Фараби
050038, Республика Казахстан, Алматы, пр. аль-Фараби, 71. E-mail Nashtay41@mail.ru

Ключевые слова: *ценопопуляция, популяционная экология, численность, возрастной состав, базовый спектр.*

Популяционные исследования незаменимы при решении практических задач охраны редких, исчезающих и хозяйственно полезных видов растений, а также для рационального использования и восстановления естественных и создания искусственных сообществ (Климашин, 1985).

Важным направлением в фитоценологии и популяционной экологии является изучение динамических процессов в растительном покрове (Жукова, Комаров, 1990).

Наиболее перспективными считаются популяционно-онтогенетические исследования в горных местностях, где на относительно небольшой территории наблюдается резкое изменение экологических условий, что приводит в действие те механизмы саморегулирования ценопопуляции, которые в однородных равнинных условиях не проявляются. В условиях гор формируются фитоценозы разных типов с множественным проявлением структурно-функциональных адаптаций растительных популяций. Изучение структуры фитопопуляций как целостных биологических систем — одна из актуальных проблем популяционной ботаники. Подобного рода исследования открывают перспективы для широкомасштабного мониторинга состояния популяций культурных, сырьевых, редких и исчезающих растений (Злобин, 1996).

В статье рассматриваются результаты исследования численности и возрастной структуры ценопопуляции важного лекарственного растения *Agrimonia asiatica* Juz. в растительных сообществах Заилийского Алатау.

Разграничения по возрастным группам и анализ возрастного состава проводился по методике Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1973), Л. Б. Заугольновой и О. В. Смирновой (1979).

Возрастная структура представляет собой один из существенных признаков ценопопуляции. Эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость.

Agrimonia asiatica (репейничек азиатский) — многолетнее растение семейства розоцветных 30–140 см высотой, корневищное, стебель прямостоячий, густо одетый, как и черешки листьев, длинными жесткими волосками с примесью коротких и мягких. Листья зеленые, опушенные. Прицветники крупные, остроузубые, соцветие длинное, 7–25 см, при плодах до 40 см длиной, прицветники трехраздельные, чашелистики темно-желтые, с тремя жилками, плодики поникающие, гипантий колокольчатый, одетый густыми оттопыренными волосками, верхняя поверхность плода выпуклая с шипиками. Растет на склонах гор, в поймах рек, вдоль дорог, растет рассеянно (Павлов, 1942; Флора Казахстана, 1961: 481).

Подземная часть растения содержит ароматические карбоновые кислоты и их производные, дубильные вещества, надземная часть — дубильные вещества, флавоноиды, тритерпеноиды, семена содержат стероиды, высшие ароматические углеводороды и жирные кислоты (Растительные…, 1987). Растение применяется как антибактериальное, гемостатическое, диуретическое, желудочное средство. Применяют для лечения заболеваний кожи, полости рта, болезней желудка, печени, почек. Используется в ветеринарии и как техническое (Павлов, 1942; Растительные …, 1987).

Изучение ценопопуляции репейничка азиатского проводилось в 6 растительных сообществах на склонах разных экспозиций:

№ 1 — полынно-разнотравное (*Origanum vulgare* + *Achillea millefolium* + *Trifolium pratense* + *Phlomis oreophila* + *Artemisia santolinifolia* + *A. absintium*) сообщество юго-восточного склона на высоте 1450 м над ур. м.;

№ 2 — шиповниково-разнотравно-полынно-злаковое (*Poa pratense + Dactilis glomerata + Artemisia santolinifolia + Sedum gibridum + Galatella coriacea + Seseli schrenkianum* (= *Libanotis schrenkiana*) + *Rosa alberti + R. acicularis)* сообщество юго-восточного склона на высоте 1500 м над ур. м.;

№ 3 — разнотравно-злаково-полынное (*Artemisia santolinifolia + A. absintium + Poa pratense + Origanum vulgare + Achillea millefolium + Phlomis oreophila + Hypericum perforatum + Ajania fastigiata)* сообщество южного склона на высоте 1450 м над ур. м.;

№ 4 — разнотравно-полынное (*Artemisia santolinifolia + Origanum vulgare + Achillea millefolium + Phlomis oreophila + Vicia tenuifolia + Nepeta pannonica + Galium verum)* сообщество южного склона на высоте 1500 м над ур. м.;

№ 5 — эфемерово-ирисово-полынно-разнотравное с типчаком (*Origanum vulgare + Achillea millefolium + Phlomis oreophila + Vicia tenuifolia + Nepeta pannonica + Galium verum + Potentilla orientalis + Glycyrrhiza uralensis + Artemisia santolinifolia + Iris alberti + Eremurus tianschanicus + E. robustus*) сообщество юго-западного склона на высоте 1300 м над ур. м.;

№ 6 — полынно-разнотравно-злаковое (*Bromus japonicus + Origanum vulgare + Achillea millefolium + Phlomis oreophila + Hypericum perforatum + Glycyrrhiza uralensis + Artemisia santolinifolia + A. dracunculus*) сообщество юго-западного склона на высоте 1450 м над ур. м.

В каждом из исследованных сообществ случайным или регулярным методом прокладывались ленточные трансекты размером 50 м^2, в них закладывались пробные площадки размером 1 м^2 (Ценопопуляции…, 1976). На площадках подсчитывались все растения изучаемого вида, и проводился их разбор по возрастным состояниям. В работе использовали морфологическую счетную единицу (Заугольнова, Смирнова, 1979) и применяли морфологический метрический метод (Жукова, Комаров, 1990).

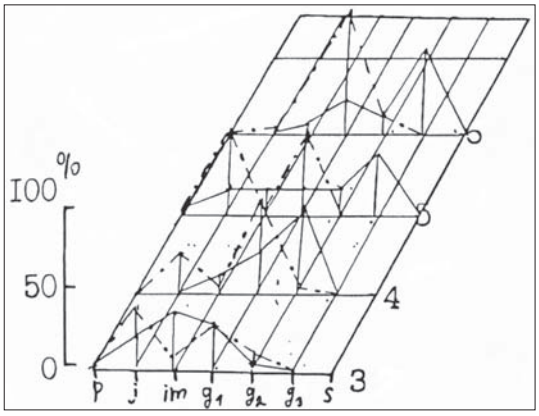
Были выявлены возрастные изменения особей на основе их биометрического изучения, начиная от появления всходов до завершения жизненного цикла. Полученные данные позволили выделить основные возрастные группы особей в пределах ценопопуляции и определить численность и возрастной спектр ценопопуляции путем однократных учетов (Работнов, 1969).

Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производилось на основании комплекса качественных признаков. Наиболее существенными из них являлись следующие: способ питания (связь с семенем), наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и их количественное соотношение у особей, способность особи к семенному или вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания у особей и т. п.

Выявление имматурных и виргинильных растений представляет трудности, так как оба состояния характеризуют переход от детских структур к взрослым и некоторыми авторами объединяются в одно. В наших исследованиях мы выявляли только имматурные особи.

Выявление сенильных и субсенильных особей также затруднительно, так как оба состояния характеризуются резким преобладанием процессов отмирания над новообразованием. Мы выделяли только сенильные особи (Заугольнова, Смирнова, 1979).

Важной характеристикой возрастного состава ценопопуляции является базовый спектр. Установить его можно следующим способом: имеющиеся возрастные спектры сопоставляют друг с другом по соотношению возрастных групп во взрослой части ценопопуляции и выделяют наиболее часто встречающиеся (модальный вариант спектра). Если имеется несколько модальных вариантов, то в пределах каждой группы спектров определяется базовый спектр на основе средней величины для процентного участия каждой группы.



а *б*

Рис. 1. Возрастной спектр ценопопуляций *Agrimonia asiatica*.

3–6 — номера участков; по оси абсцисс — возрастные состояния особей (от p до s); по оси ординат — количество особей в %. *а* — 2008 г.; б — 2009 г.

Поскольку базовый спектр представляет собой некоторую обобщенную характеристику, то каждая конкретная ценопопуляция будет обладать спектром, несколько отклоняющимся от базового, т. е. для каждого базового спектра вида будет существовать некоторая зона, в пределах которой возможны колебания, теоретически она должна заключаться в пределах:

$$M \pm 3S_r,$$

где M — среднее значение относительной численности (%) каждой возрастной группы, S_r-среднее квадратичное отклонение (Работнов, 1964).

В сообществах юго-восточного склона (№ 1, 2) *Agrimonia asiatica* не встречался, в остальных сообществах он не являлся доминантом, рос рассеянно или отдельными группами и не обильно, но, тем не менее, сохранял основные черты возрастной структуры.

В сообществе южного склона на высоте 1450 м над ур. м. (№ 3) ценопопуляция вида была нормальная, молодая, неполночленная. В возрастном спектре наблюдалось

два максимума — имматурные (39 %) и молодые генеративные (33 %) особи, их обилие вместе с большим участком ювенильных растений говорит о молодости вида и хорошем семенном возобновлении (рис. 1).

Численность вида в этом сообществе была близка к максимальной (3.60 экз/м^2). В 2009 г. численность репейничка составила максимально возможную (7.20 экз/м^2). В возрастном спектре максимум составили ювенильные особи (38.89 %), дополнительный максимум — молодые генеративные особи (33.33 %), ценопопуляция была нормальная, неполночленная молодая. Наибольшая численность вида (в 2008 г.) была обнаружена на участке № 4 — это 4.40 экз/м^2 (табл. 1).

Таблица 1

Численность ценопопуляций *Agrimonia asiatica* в сообществах Заилийского Алатау, экз/м^2 (2008 г.)

№ участка	Возрастные состояния особей							Всего
	p	j	im	g_1	g_2	g_3	s	
3	–	0.60±0.38	1.40±0.75	10.2±0.58	0.40±0.25	–	–	3.60
4	–	–	0.60±0.28	1.0±0.55	2.80±1.29	–	–	4.40
5	–	0.20±0.10	0.20±0.10	0.20±0.10	0.20±0.10	0.40±0.25	–	1.20
6	–	–	0.20±0.10	0.80±0.48	0.40±0.25	1.80±0.95	–	3.20

Ценопопуляция была зрелая (максимум в возрастном спектре составили зрелые генеративные особи), нормальная, неполночленная. Небольшое число имматурных особей говорит о средних темпах перехода от ювенильных к генеративным особям, а отсутствие проростков и ювенильных растений характеризует замедленное развитие ценопопуляции. В 2009 г. численность вида была близка к максимальной — 6.00 экз/м^2, абсолютный максимум в возрастном спектре составили особи молодой генеративной группы — 56.67 %. В данном сообществе в 2009 г. наблюдалось много ювенильных особей (в отличие от 2008 г.), что говорит о некотором улучшении условий существования вида (рис. 1, табл. 2).

Таблица 2

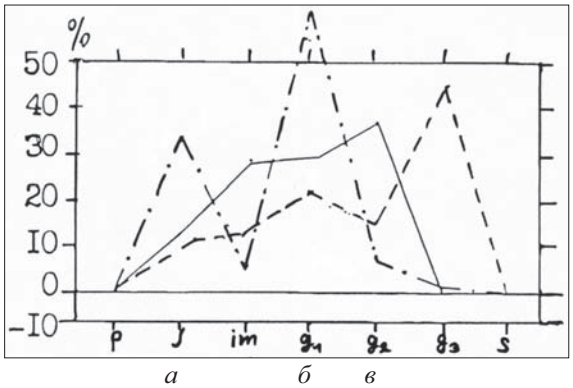
Численность ценопопуляций *Agrimonia asiatica* в сообществах Заилийского Алатау, экз/м^2 (2009 г.)

№ участка	Возрастные состояния особей							Всего
	p	j	im	g_1	g_2	g_3	s	
3	–	2.80±0.80	0.60±0.24	2.40±1.16	1.00±0.32	0.40±0.20	–	7.20
4	–	1.60±0.63	0.40±0.24	3.40±0.60	0.60±0.30	–	–	6.00
5	–	0.20±0.10	–	0.20±0.10	–	–	–	0.40
6	–	0.20±0.10	–	2.20±0.97	0.40±0.20	–	–	3.20

В сообществах юго-западного склона на высоте 1300 м над ур. м. (№ 5) численность вида была наименьшая (1.20 экз/м^2), что свидетельствует о менее благоприятных условиях для его существования. Характер возрастного спектра изменился — абсолютный максимум приходился на старые генеративные особи (рис. 1). Следовательно, ценопопуляция была старая, нормальная, неполночленная. Вид находился в мало благоприятных условиях произрастания. В 2009 г. состояние вида в этом сообществе еще более ухудшилось, на всем участке было обнаружено только два его экземпляра, численность отмечалась минимальная (0.40 экз/м^2).

В полынно-разнотравно-злаковом сообществе (№ 6) ценопопуляции *Agrimonia asiatica* была нормальная, старая, неполночленная. В возрастном спектре максимум приходился на старые генеративные особи (рис. 1), причем процент участия их был выше, чем в предыдущем сообществе (56.30 %). Это также говорит о неблагоприятных условиях существования вида, их отклонении от экологического оптимума. В 2009 г. в этом сообществе произошло самовозобновление ценопопуляции данного вида, так как в возрастном спектре максимум пришелся на молодые генеративные особи — 78.57 %. Спектр был левостороннего типа. Следовательно, условия юго-западного склона являлись менее благоприятными для существования вида *A. asiatica.*

Выделение базового спектра *A. asiatica* было затруднено (базовый спектр представляет собой среднюю характеристику). Для вида отмечались два типа базового спектра: 1-й был характерен для южного склона, где абсолютный максимум составляли зрелые генеративные особи и два дополнительных — имматурные и молодые генеративные особи (рис. 2), 2-й тип был характерен для юго-западного склона, где абсолютный максимум составляли старые генеративные особи, а дополнительный — молодые генеративные особи (рис. 2). В 2009 г. ценопопуляции вида в сообществах Заилийского Алатау стали более стабильными и поэтому был выделен 1 базовый спектр левостороннего типа с абсолютным максимумом,



а *б* *в*

Рис. 2. Базовый спектр *Agrimonia asiatica.*

По оси абсцисс — возрастные состояния особей (от p до s); по оси ординат — количество особей в %. *а* — 2008 г. (1-й тип); *б* — 2008 г. (2-й тип); *в* — 2009 г.

приходящимся на молодые генеративные особи, и с дополнительным максимумом, включающим ювенильные растения.

Репейничек азиатский ни в одном из сообществ не являлся константным и доминантным видом, исключение составило сообщество южного склона на высоте 1500 м над ур. м., где встречаемость вида была равна 80 %. (табл. 3).

Таблица 3

Встречаемость вида *Agrimonia asiatica*

№ участка	3	4	5	6
Год	R %			
2008	40	60	80	40
2009	100	100	20	60
R % средняя	70	80	50	50

Список литературы

Жукова Л. А., Комаров А. С. 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляции растений // Журн. общ. биол. Т. 51. № 4. С. 450–462. — *Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В.* 1979. Возрастная структура ценопопуляции многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биол. Т. 39. № 6. С. 849–858. — *Злобин Ю. А.* 1996. Структура фитопопуляции // Успехи современной биологии. Т. 116. Вып. 2. С. 133–147. — *Климашин А. С.* 1985. Структура ценопопуляции *Lusula sylvatica* в растительных сообществах Украинских Карпат // Бот. журн., Т. 70. № 8. С. 1031–1039. — *Павлов Н. В.* 1942. Дикие полезные и технические растения СССР. М. 641 с. — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7–204. — *Работнов Т. А.* 1964. Определение возрастного состава популяции видов в сообществе // Полевая геоботаника. Т. 3. М. С. 132–208. — *Работнов Т. А.* 1969. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 1. С. 141–149. — *Растительные* ресурсы СССР. 1987. Цветковые растения, их химический состав и использование. Семейство *Hydrangeaceae–Haloragaceae*. Л. 326 с. — *Уранов А. А.* 1973. Возрастной спектр фитопопуляции, как функция времени и энергетических волновых процессов // Бюл.МОИП. Отд. биол. № 2. С. 7–34. — *Флора* Казахстана. 1961. Алма-Ата. Т. 4. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА КОРРЕЛЯЦИОННЫХ ПЛЕЯД ДЛЯ ОЦЕНКИ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

М. Г. Опекунова

Санкт-Петербургский государственный университет
195178, Санкт-Петербург, В.О., 10 линия, 33. E-mail: m.opekunova@mail.ru

Ключевые слова: *растительность, видовое разнообразие, антропогенная динамика.*

Растительный покров, его структура, строение и видовой состав тесно связаны с окружающей средой. Среди основных факторов его формирования выделяется группа биологических (внутренних факторов), абиотических (внешних, естественных факторов окружающей среды) и антропогенных факторов. Кроме того, большое значение имеют исторические и динамические аспекты формирования растительности.

Негативное воздействие антропогенеза на природно-территориальные комплексы (ПТК) проявляется в изменении видового состава и структуры растительных сообществ. Как известно, присутствие любого вида в составе сообщества носит случайно-детерминированный характер (Сукачев, 1931; Корчагин, 1976; Василевич, 1983; и др.). С одной стороны, расселение видов определяется случайными факторами и зависит, например, у растений от пассивного переноса семян с помощью ветра, воды, животных или человека. Однако, попадая в различные местообитания, любой организм испытывает на себе влияние внешних факторов и вступает в конкурентные, системообразующие отношения, выдержать которые может не каждый. Таким образом, присутствие вида, его обилие и особенности распределения зависят от того, насколько условия биотопа отвечают тем требованиям, которые он предъявляет к условиям существования.

Для оценки вклада различных факторов в формирование фитоценозов и их динамики под влиянием антропогенной нагрузки использован нелинейный графический метод дендритов с выделением корреляционных плеяд видов. Исследования проведены на примере растительности Норильского плато, Южного Урала и севера Западной Сибири. Метод был предложен В. П. Терентьевым (1959) и широко внедрен в практику фитоценотических исследований Ю. Н. Нешатаевым (1976, 1987) для классификации растительности. Получаемые при этом группы тесно связанных между собой видов (плеяды) имеют различное происхождение. Они отражают как пути становления флоры регионов и воздействие на видовой состав основных географических и флористических центров, так и экологические условия местообитаний, в том числе воздействие антропогенеза.

Результаты исследования флористических связей растительности Норильского плато с использованием коэффициентов ранговой корреляции Бравэ и Коула подтвердили, что специфика флоры естественных гео-

химических аномалий региона определяется перекрытием ареалов доминирующих восточных элементов и ареалов северных (арктических и гипоарктических) элементов ареалами немногочисленных более южных видов (Опекунова и др., 2000). Дендрит, полученный на основе расчета коэффициента Бравэ, в большей степени отражает происхождение и генезис флоры плато. На уровне минимальной достоверной связи выделено 5 корреляционных плеяд, характеризующих влияние различных географических центров на формирование флоры: бореально-гипоарктического, гипарктического, аркто-сибирского, высокогорий Южной Сибири, восточно-сибирского кальцефитного. При повышении уровня связи происходит выделение подплеяд по признаку систематической структуры. Тесное сочетание в одной плеяде представителей различных элементов флор свидетельствует о том, что на пространстве между Енисеем и центральной частью Путорана проходит рубеж между областью господства условно-западных элементов флоры и областью господства восточно-сибирских бореальных и гипоарктических видов.

Плеяда аркто-сибирских видов в сочетании с представителями высокогорий Южной Сибири связана с первой плеядой через элементы петрофитно-степных восточно-сибирских ксерофитов, широко распространенных на Норильском плато (*Hierochloe alpina, Phlojodicarpus villosus*, латинские названия растений даны по С. К. Черепанову, 1995). В ее состав входит аркто-сибирский эндемик *Thymus reverdattoanus*. Южно-сибирское происхождение имеют также элементы плеяды, среди которых *Rododendron aureum*, *Silene paucifolia*, *Campanula langsdorffiana*. Группа широко распространенных на Норильском плато генетически западных бореальных видов (*Empetrum nigrum*, *Festuca vivipara, F. ovina*) связывает в дендрите плеяду восточно-сибирских кальцефилов (*Hedysarum dasycarpum, Dryas octopetola*) с гипоарктическими видами (*Cladonia alpestris, Cetraria islandica*).

Дендрит корреляционных связей, построенный на основе определения межвидовой сопряженности с помощью коэффициентов Коула, отражает особенности влияния экологических факторов на структуру растительности. На уровне минимальной достоверной корреляционной связи было выделено 3 плеяды. Первая обусловлена зональными климатическими и почвенно-грунтовыми условиями западной окраины плато Путорана, наиболее благоприятными для бореальных видов. Во вторую вошло большинство восточных гипоарктических, аркто-альпийских и бореальных условно-западных видов. При повышении уровня связи в ней выделились подплеяды экологических ниш, свойственных мозаичной мохово-лишайниковой тундре: сухих щебнистых склонов и осыпей, петрофитных, глинистых пятен, речных долин и др. Третья плеяда (*Rododendron aureum, Campanula langsdorffiana*) соответствует каменистым местообитаниям и связана с плеядой мохово-лишайниковой тундры через восточный бореальный темнохвойно-таежный вид *Solidago daurica*.

Таким образом, применение метода позволило установить флористические и экологические особенности формирования растительности региона и инициировало определение антропогенной динамики растительности с помощью метода корреляционных плеяд в районах с интенсивной техногенной нагрузкой. Как известно, антропогенное нарушение и загрязнение природной среды проявляется в вульгаризации флоры, изменении видового разнообразия, внедрении рудералов, увеличении обилия апохоров и в изменении структуры связей между видами. Так, например, при корреляционном анализе растительности Уренгойской тундры было выделено 20 корреляционных плеяд, отражающих географические центры формирования флоры или связанных с особенностями местообитаний и антропогенным воздействием (Арестова, Опекунова, 1998). Центральное место в системе заняли 3 плеяды: первая — умеренно-арктических видов, объединяющая *Salix phylicifolia, Juncus arcticus, Lycopodium clavatum, Stellaria pedunculus, Lophozia ventricosa, Pohlia nutans* и *Peltigera canina*. Она характеризует растительность ненарушенных сухих щебнистых тундр на водоразделах. При появлении техногенной нагрузки и увеличении влажности почв из состава сообщества начинают выпадать травянистые виды, на их место приходят сфагновые мхи. В результате формируются ивняково-сфагновые ценозы с участием *Salix phylicifolia., S. myrsinifolia* и *Sphagnum lenense*, отраженные в соответствующей плеяде.

Вторая плеяда объединяет бореальную растительность теплых местообитаний (*Salix arbuscula, S. viminalis, Aster sibiricus, Botrychium multifidum, Equisetum arvense, E. palustre, Festuca ovina, Hieracium umbellatum, Luzula multiflora, Pedicularis hyperborea, P. palustre, Polygonum viviparum, Pyrola rotundifolia, Solidago lapponica, Stellaria humifusa, Tanacetum bipinnatum* и др.). Подобные группировки распространены на луговинах по долинам рек на влажных и относительно теплых почвах. При увеличении обводненности почв в естественных и антропогенно нарушенных местообитаниях постепенно исчезают луговые растения, в составе ценоза появляются осоки и сфагновые мхи. Луговины уступают место гипново-осоковым и осоково-сфагновым болотам — эта смена отражена двумя плеядами. В первую из них входят *Carex capitata, C. rupestris, Calliergon stramineum* и *Polytrichum jensenii.* Вторая плеяда объединяет *Betula tundrarum, Arctous alpina, Licopodium alpinum, Majanthemum bifolium, Trichophorum caespitosum* и *Stereocaulon paschale.* В случае, если влажность почв относительно невелика, но почвы при этом достаточно теплые, луговые сообщества при удалении от речных долин сменяются ивняково-лишайниковыми ценозами, представленными плеядой из *Salix myrsinifolia, S. stipulifera, Polytrichum gracile, Cladonia cenotea, C. deformis, C. pleurota.*

Третьим из основных указанных комплексов является растительное сообщество сибирских бореальных видов, отраженных в плеяде из *Pinus sibirica, Sorbus sibirica, Rubus arcticus, Trientalis europaea* и *Vera-*

trum lobelianum. Все растения, входящие в данную плеяду, произрастают на незагрязненных субстратах в условиях ненарушенных или слабонарушенных ПТК. С этой плеядой тесно связана группа растений, представляющих собой сибирские варианты редколесий и представленная плеядой *Betula tortuosa, Larix sibirica* и *Picea abies.* Это сообщество замещает кедрачи на участках по берегам крупных рек. Мохово-лишайниковый покров данного фитоценоза представлен мхами бореальных долгомошных редколесий — плеяда из *Polytrichum commune, P. strictum.* Иногда, на более теплых местообитаниях, в составе этих фитоценозов появляются евроазиатские бореальные виды плеяды *Rosa cinnomomea, Cacalia hastata, Senecio nemoralis* и *Viola biflora.* С перечисленными тремя основными плеядами тесно связаны плеяды гипоарктических низкорослых ивняковых тундр; чернично-зеленомошных ивняковых тундр и типичных кустарничково-лишайниковых тундр сухих микрокомплексов.

При обустройстве нефтегазовых месторождений происходит нарушение растительного покрова и загрязнение территории. При слабом механическом воздействии первыми исчезают из сообщества кустарники *Betula nana, Salix glauca, S. lanata*; затем кустарнички — *Empetrum subholarcticum, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum,* одновременно происходит оголение грунта, вызывающее оттаивание многолетней мерзлоты. На дренированных участках увеличивается количество луговых видов, преимущество имеют *Chamerion angustifolium, Festuca ovina, Arctagrostis latifolia, Calamagrostis lapponica, C. langsdorffii,* что отразилось в составе и связях построенных корреляционных плеяд. Чаще всего разрастание этих видов отмечается на нарушенных луговых сообществах пойм и по колеям вездеходов на водоразделах. Подобное усиление доли этих видов в составе растительных группировок отражает начинающиеся процессы олуговения отдельных участков тундры. Характер сукцессии фитоценозов при нарастании антропогенной нагрузки можно установить по входящим в плеяду апохорным видам, получающим преимущественное развитие в случаи нарушения фитоценоза.

Метод корреляционных плеяд использован для оценки антропогенной динамики растительности Южного Урала. В настоящее время установлено достоверное разделение всех исследованных видов на 6 плеяд. Они отражают зональную дифференциацию растительности на южную лесостепь и настоящие степи, и изменение ее под воздействием антропогенной нагрузки. Четыре плеяды (степных и лесостепных видов; настоящих зональных ковыльных степей; остепненно-луговых и петрофильных видов; сухостепных элементов) являются абсолютно самостоятельными. Об этом свидетельствует отрицательная корреляционная связь между видами, образующими эти плеяды. Наличие высоких значений коэффициента корреляции между видами, составляющими плеяды и подплеяды, обусловлено мозаичностью и комплексностью исследованных ПТК, а также определяется наличием сукцессий, связанных с антропогенным воздействием. Не вошедшие в плеяды виды растений представляют лесные, луговые, типичные и петрофитные варианты степей.

В плеяду степных и лесостепных видов входит подплеяда типчаковых степей различного генезиса, характеризующаяся наибольшей видовой насыщенностью. Ядром видов вторичной сукцессии, как отмечалось выше, является *Festuca valesiaca*. Ядро объединяет реликт «плейстоценовой» степи *Artemisia armeniaca*, южносибирский горно-степной реликт *Potentilla sericea*, степные и горно-степные виды *Stipa capillata*, *Eryngium planum*, *Potentilla humifusa*, *Gypsophila altissima* и др. С типчаком тесно связаны представители луговых степей и остепненных лугов *Astragalus danicus*, *Bromopsis inermis, Vicia cracca, Centaurea scabiosa* и др. Через ксеромезофит *Poa pratensis* осуществляется его связь с луговыми видами *Trifolium medium, Carex vesicaria*, *Agrostis tenuis*, *Tanacetum vulgare* и *Phleum pratense*. Самостоятельные ветви образуют примыкающие к ним растения солончаков, солонцов и солонцеватых степей: *Saussurea amara*, *Lepidium crassifolium* и *Limonium gmelinii*. Эдафические варианты представлены генетически различными элементами петрофитной флоры: кальцефилом *Echinops ritro*; эндемичными южно-уральскими видами *Dianthus acicularis, Silene repens* и *Clausia aprica.* С ними тесно связана одна из ветвей этой плеяды, объединяющая *Aster alpinus*, *Trifolium montanum* и эндемики *Sedum stepposum, Eremogone longifolia, Orostachys spinosa*.

Центральным членом плеяды видов естественных геохимических аномалий является *Salvia stepposa*, объединяющая *Artemisia austriaca* и *Scabiosa ochroleuca* с *Festuca valesiaca*. Виды вторичных сукцессий образуют 2 подплеяды. Одна из них объединяет рудеральные виды *Picris hieracioides*, *Galeopsis ladanum*, *Lepidium ruderale*, *Hieracium cymosum*, *Melilotus albus*, *Elymus akmolinensis*, а вторая через *Calamagrostis canescens* — виды березовых колков западин, в травянистом покрове которых преобладают лугово-лесные и болотные виды: *Eleocharis palustris, Ranunculus polyphyllus, Rosa acicularis, Carex acuta, C. supina*. Березовые колки равнин и повышенных участков лесостепи появились на местах, прежде занятых степной растительностью, что подтверждает сукцессионный характер типчаковых степей. Данная плеяда положительно связана с плеядой видов богаторазнотравных степей (*Sanguisorba officinalis*, *Calamagrostis epigeios, Filipendula vulgaris, Seseli ledebourii*, *Linaria vulgaris* и др.).

В плеяду настоящих зональных ковыльных степей входят две подплеяды, связанные между собой через *Stipa pennata*. Одну подплеяду формируют виды относительно влажных местообитаний — *Geranium pratense*, *Equisetum pratense*, *Galium album* и *Brachyactis ciliata*, другую — в основном, эвримезофилы, эври- и мезоксерофилы (*Galium verum, Elytrigia repens*, *Rubus idaeus, Stipa pennata* и др.) и петрофи-

лы (эндемик *Elytrigia pruinifera*, а также *Silene chlorantha* и *Thalictrum flavum*). Здесь между палеарктическими луговыми растениями *Galium verum* и *Inula britannica* отмечается максимальная корреляционная связь. К ним примыкает плеяда рудеральной растительности, представленная *Cichorium intybus* и *Trifolium fragiferum.* Первый вид — сорный поликарпик, обильный в рудеральных и нарушенных растительных сообществах лесостепи, второй — пастбищное кормовое растение, обитающее на влажных солонцеватых лугах. Рудеральные виды широко представлены на начальных этапах восстановительных сукцессий деградированных пастбищ, в которых режим конкуренции ослаблен. В процессе самовосстановления растительного покрова они вытесняются видами вторичного зарастания. Последние формируют плеяду типчаковых степей различного генезиса. Ее центром является «звезда» корреляционных связей, объединяющая виды вторичной сукцессии, связанной с деградацией растительного покрова при пастбищной нагрузке, эдафические варианты фитоценозов, формирующиеся при близком залегании кристаллических пород и виды-концентраторы тяжелых металлов (ТМ), получающие максимальное развитие в условиях естественных геохимических аномалий. Такая форма обуславливает тройственную природу плеяды, которая может легко распасться при выпадении каких-либо средних членов «связей-лучей». Все главные виды, обуславливающие различный генезис данной плеяды, связаны между собой максимальным коэффициентом корреляции (r=1).

Доминантами плеяды остепненно-луговых и петрофитных склонов являются *Veronica incana* и *Festuca pratensis* (r=1). Они объединяют виды степей и остепненных лугов, в которые входят *Eremogone koriniana*, *Plantago media*, *Juncus ambiguus, Hypericum perforatum*. Тесная связь с ними *Veronica incana* указывает на переходный характер этой группировки от сухих степей к разнотравно-типчаковым-ковыльным сообществам (Растительность…, 1980). Плеяду сухостепных элементов, слагают палеарктический лугово-степной эвксерофил *Phlomis tuberosa* и растение солончаковых лугов и солонцов *Puccinellia tenuissima*.

Сравнение полученного дендрита с результатами исследований, проведенных на Южном Урале в 1979–1980-х гг., показывает наглядное изменение растительного покрова за истекшие 20 лет. По материалам геоботанических описаний методом корреляционных плеяд было выделено 4 плеяды, отражающие изменение состава растительного покрова под влиянием комплекса зональных факторов и, главным образом, изменения температурного и водного режимов: плеяда лугово-степных видов; плеяда лесостепных и умеренно-засушливо-степных видов; плеяда сухо-степных видов и плеяда настояще-степных казахстанских элементов флоры.

Плеяду лесостепных и умеренно-засушливо-степных видов составляли растения, слагающие зональные сообщества с доминированием *Stipa lessingiana* и кустарниковые степи с *Amygdalus nana* и *Spiraea hypericifolia*, а также их петрофитные варианты. Центром этой плеяды являлся реликт «плейстоценовой» степи *Artemisia armeniaca*. С ней тесно коррелировала подплеяда петрофитных элементов с участием *Festuca valesiaca*, что указывает на сукцессионный характер типчаковых сообществ. Плеяду сухостепных элементов объединяла смолевка волжская *Silene wolgensis.* Она связывала коренные плакорные сообщества из *Stipa lessingiana* с различными их эдафическими вариантами интра- и азонального характера. Ядро петрофитных сообществ составляли *Echinops ritro* и *Veronica spuria.* Плеяда с ядрами *Trifolium montanum — Filipendula vulgaris* примыкала к лесостепным и умеренно-засушливо-степным видам и отражала связь последних с лугово-степной флорой. Виды-концентраторы ТМ, не вошедшие в рассмотренные плеяды, *Artemisia austriaca*, *Potentilla humifusa*, *Salvia stepposa*, *Thymus marschallianus* и *Medicago falcata* примыкали к различным зональным группировкам.

Проведенный сравнительный анализ указывает на значительное изменение структуры видового состава сообществ настоящих зональных степей и лесостепи, обусловленное увеличением участия видов вторичных сукцессий. Произошел разрыв элементов «плейстоценовой» степи, и подчинение их типчаковой формации. Если типчак ранее входил в состав подплеяды петрофитных элементов, осуществляя связь с плеядой лесостепных и умеренно-засушливо-степных видов, то по последним данным он уже является центральным звеном дендрита корреляционных связей, объединяющим все виды вторичных сукцессий. Необходимо отметить, что сохраняется обнаруженная ранее высокая корреляционная связь *Echinops ritro* и петрофитных эндемиков Южного Урала. Однако участие их в составе типчаковой плеяды указывает на дальнейшее распространение растительности нарушенных местообитаний на горные вершины и склоны, и постепенную замену ими коренных видов. Особое внимание заслуживает тот факт, что виды-концентраторы ТМ, устойчивые к экстремальным геохимическим условиям естественных аномалий, в настоящее время тесно связаны с видами вторичных сукцессий, указывая на прогрессирующее загрязнение ТМ.

В целом, для растительности исследованной территории характерна постепенная смена настоящих видов зональных фитоценозов видами вторичных сукцессий. Нарастающую нагрузку комплексного техногенного воздействия на ПТК и их нарушение подчеркивает отрицательная связь между выделенными плеядами растений, а также большое количество в составе травостоя видов вторичного зарастания и рудералов. Существование плеяды настоящих зональных ковыльных степей, участие в составе биоценозов эндемичных видов и представителя «плейстоценовой» степи *Artemisia armeniaca*, который подчиняется доминанту видов вторичной сукцессии *Festuca valesiaca*, говорит о наличии внутреннего потенциала, определяющего возможность самовосстановления ПТК при снижении антропогенного стресса.

Таким образом, с помощью метода корреляционных плеяд удалось установить не только структурные географические и экологические ядра, определяющие видовой состав растительности, но и направленность сукцессий при нарастании антропогенеза. Состав плеяд позволяет прогнозировать характер изменения фитоценозов при увеличении стресса. Кроме того, дендриты корреляционных связей видов позволяют осуществить оценку устойчивости ПТК с использованием структурных связей растительности и решать ряд прикладных задач природопользования.

Список литературы

Арестова И. Ю., Опекунова М. Г. 1998. Применение метода корреляционных плеяд в фитоиндикационных исследованиях / Методические вопросы оценки экологического состояния окружающей среды // Материалы ежегод. раб. сессии Учебно-Научного центра «Современные методы оценки экологического состояния окружающей среды» на базе СПбГУ и БИН РАН. СПб. С. 51–53. — *Василевич В. И.* 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л. 248 с. — *Корчагин А. А.* 1976. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л. С. 7–313. — *Нешатаев Ю. Н.* 1976. Простейшие алгоритмы для вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ для целей классификации растительности // Бот. журн. Т. 61. № 5. С. 653–662. — *Нешатаев Ю. Н.* 1987. Методы анализа геоботанических материалов. Л. 192 с. — *Опекунова М. Г., Садиков М. А., Деменок Е. А., Кучеров А. В.* 2000. Микроэлементы в растениях Норильского плато // Вестн. СПбГУ. Сер. 7: Геология, география. Вып. 3. С. 75–86. — *Сукачев В. Н.* 1931. Руководство к исследованию типов леса. М.; Л. 328 с. — *Терентьев В. П.* 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестник ЛГУ. Т. 9. Вып. 2. С. 137–141. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ *HYPERICUM PERFORATUM* L. НА ГРАДИЕНТЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

В. М. Пархоменко, А. С. Кашин

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83. E-mail: parhomenko_vm@mail.ru, kashinas@sgu.ru

Ключевые слова: *Hypericum perforatum*, *ценопопуляции*, *изменчивость*, *пластичность*.

В настоящее время большая часть растительного сырья, используемого в фармацевтической промышленности, выращивается в культуре. Причиной тому являются рост потребности в растительном сырье, истощение природных ресурсов вследствие заготовок, и однородность лекарственного сырья, выращенного в одинаковых условиях (Ражинскайте, 1970; Рубцова, 1988; Murch, Saxena, 2006). В условиях интродукции образцы различного происхождения заметно отличаются друг от друга по динамике роста, размерам, длительности жизни, устойчивости в культуре, продуктивности сырьевой массы и БАВ (Шилова, 1993; Тюрина, Баяндина, 1997; Эчишвили, Портнягина, 2008). В связи с тем, что различия между популяциями сохраняются в культуре (Тюрина, 1985), исследования изменчивости и пластичности морфометрических параметров видов лекарственных растений в природных популяциях в целях введения их в культуру имеет большое практическое значение.

Целью данного исследования было изучение состояния ценопопуляций зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) на юго-восточной границе ареала вида в европейской части России. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: изучить согласованную и сопряженную изменчивость, пластичность и онтогенетическую тактику морфометрических параметров особей *H. perforatum* и оценить их реакцию на изменение эколого-ценотической обстановки местообитания.

H. perforatum — широко распространенный евроазиатский вид, произрастающий в лесных, луговых и степных ценозах (Иллюстрированный…, 2004). Входит в состав более 20 комплексных российских препаратов и эликсиров, обладающих общеукрепляющим, противовоспалительным, гипогликемическим, диуретическим, гепатопротекторным, анальгезирующем, седативным, антидепресантным и другими лекарственными свойствами (Беленовская, Буданцева, 2004).

Материал и методы. Исследования проводили в вегетационный период 2010 г. в 20 ценопопуляциях (ЦП) *H. perforatum*, находящихся в разных эколого-ценотических условиях. **Степные местообитания:** ЦП 1 — разнотравно-узколистномятликовое сообщество под выпасом (Вольский р-н, окр. с. Спасское); ЦП 3 — разнотравно-злаковое сообщество с участием подроста *Pinus sylvestris* L. (Калининский р-н, окр. г. Калининск); ЦП 6 — узколистномятликовое сообщество в нижней части пологого склона под выпасом (Татищевский р-н, окр. с. Каменка); ЦП 7 — ковыльное сообщество (Татищевский р-н, охотхозяйство «Гартовское»); ЦП 25 — разнотравно-ковыльно-типчаковое сообщество (Красноармейский р-н, окр. с. Дьяковка); ЦП 26 — разнотравно-злаковое сообщество в овраге под выпасом (Петровский р-н, окр. г. Петровск); ЦП 28 — разнотравно-злаковое сообщество на склоне мелового холма южной экспозиции (Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынск); ЦП 39 — разнотравно-злаковое степное сообщество (Красноармейский р-н, окр. с. Каменка). **Экотонные местообитания:** ЦП 9 — опушка дубово-березового леса под ЛЭП (Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка); ЦП 11 — поляна в березовом лесу (Лысогорский р-н, окр.

с. Урицкое); ЦП 13 — остепненная опушка смешанного леса (Ртищевский р-н, окр. с. Потьма); ЦП 29 — остепненная опушка смешанного леса (Воскресенский р-н, окр. с. 3-я Коммуна); ЦП 31 — опушка смешанного леса под интенсивным выкосом (Новобурасский р-н, окр. с. Лох); ЦП 35 — затененная поляна в смешанном лесу (Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынск). **Лесные местообитания:** ЦП 16 — дубрава злаковая (Алексеевка). **Антропогенно-трансформированные местообитания:** ЦП 19 — средневозрастная залежь по противопожарной полосе между сосновыми насаждениями (Базарно-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка); ЦП 21 — старовозрастная залежь с участием подроста *Acer platanoides* L. в лесном массиве (Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынск); ЦП 36 — молодые сосновые посадки (Лысогорский р-н, окр. с. Атаевка); ЦП40 — молодые сосновые лесные насаждения до 3 м высотой (Марксовский р-н, окр. с. Волково); ЦП41 — молодые лесные насаждения (сосна, дуб, клен) (Балашовский р-н, окр с. Большой Мелик, Большемеликское охотхозяйство).

Для сравнения исследуемых ЦП по морфометрическим параметрам в каждой из них случайным образом изымали 30–50 особей взрослого генеративного возрастного состояния (g_2). За особь принимали выросшее из семени растение или укоренившийся побег при вегетативном разрастании (Ценопопуляции…, 1988).

У исследуемых особей измеряли 13 морфологических статических параметров: W, г — воздушно-сухая фитомасса побега (далее — фитомасса побега); W_G, г — воздушно-сухая фитомасса генеративных органов (далее — фитомасса генеративных органов); W_L, г — воздушно-сухая фитомасса листьев (далее — фитомасса листьев); W_S, г — воздушно-сухая фитомасса стебля (далее — фитомасса стебля); d, мм — диаметр 3-го удлиненного междоузлия префлоральной зоны побега (далее — диаметр побега); h, мм — высота побега; L_L, мм — длина нижнего листа флоральной зоны побега (далее — длина листа); Wh_L, мм — ширина нижнего листа флоральной зоны побега (далее — ширина листа); N_G, шт. — число генеративных органов; B_2, шт. — число боковых побегов 2-го порядка; RE, % — репродуктивное усилие, LWR, % — фотосинтетичекое усилие, SWR, % — масса стеблей на единицу фитомассы. Символика обозначений параметров и их размерности являются общепринятыми (Злобин, 1989а, б).

Статистическую обработку результатов измерения проводили с помощью программы Statistica 6.0. Для определения достоверности различий средних значений использовали не чувствительный к форме распределения выборки U-критерий Манна-Уитни. Общую (межпопуляционную) и популяционную изменчивость морфометрических параметров особей оценивали по абсолютным средним значениям изучаемых признаков и значению коэффициента вариации (Cv, %) с учетом эмпирической шкалы изменчивости, предложенной С. А. Мамаевым (1972) для древесных, но используемой и для травянистых растений (Мамаев, Чуйко, 1981).

Согласованную изменчивость и характер изменчивости признаков в зависимости от условий окружающей среды определяли по Н. С. Ростовой (2002). Индекс виталитета ценопопуляции (VC) рассчитывали по методу, предложенному А. Р. Ишбирдиным и М. М. Ишмуратовой (2004). Индекс фитоценотической пластичности и онтогенетическую тактику морфометрических признаков определяли по рекомендациям Ю. А. Злобина (1989а).

Результаты и их обсуждение. Градиентный анализ является одним из важнейших методов оценки эколого-ценотических воздействий на особи растений. Использование прямого градиентного анализа требует наличие ведущего, перекрывающего влияние прочих, фактора (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). В связи с этим в своей работе мы используем комплексный эколого-ценотический фактор, устанавливаемый нами по индексу виталитета ценопопуляции — IVC.

Координация индекса по местообитаниям от максимального до минимального значения составила ряд ухудшения роста растений (см. табл.). Так, наиболее благоприятные условия для реализации ростовых потенций складывались в местообитаниях ЦП 19, 25, 29, 39, 40, 41 — в разнотравно-злаковых степях, молодых лесных насаждениях, на залежи и опушке. Наименее благоприятные условия нами отмечены в местообитаниях ЦП 6, 7, 9, 16, 26, 27 и 35 — степные участки под выпасом, на меловом склоне, остепненной опушке под ЛЭП, в остепненной дубраве и на сильно затененной поляне.

В исследованных ЦП амплитуда изменчивости средних значений морфологических показателей растений была довольно высокой по ряду размерных и количественных признаков (таблица). Наиболее изменчивым параметром является число боковых побегов 2-го порядка (от 0 до 137.4 шт.). Средние значения массовых параметров изменялись от 11.2 (фитомасса генеративных органов) до 6.4. Число генеративных органов различалось в 7 раз. Остальные признаки варьировали меньше — от 1.6 до 2.7 раз.

На градиенте комплексного эколого-ценотического фактора достоверно возрастали все массовые параметры ($r = 0.82–0.87$), диаметр побега ($r = 0.81$), число боковых побегов 2-го порядка ($r = 0.95$), число генеративных органов ($r = 0.91$) и в целом, высота побега ($r = 0.31$). Величина фотосинтетического усилия сначала убывала, а затем возрастала ($r = –0.29$). Величина отношения массы стеблевой части к общей массе побега на градиенте убывала ($r = –0.31$).

На межпопуляционном уровне амплитуда изменчивости признаков варьировала в следующих пределах: высоты растений — от низкой до средней, длины листа и вес стеблей на единицу фитомассы — от низкой до повышенной, диаметра и ширины листа — от средней до высокой, репродуктивного и фото-

синтетического усилия — от средней до очень высокой, числа генеративных органов и массовых параметров — от повышенной до очень высокой; амплитуда изменчивости числа боковых побегов 2-го порядка была или повышенной, или очень высокой; и числа цветков и плодов — от повышенной до очень высокой (см. табл.).

Таблица

Изменчивость морфометрических параметров *Hypericum perforatum*

	W	W_G	W_L	W_S	d	h	L_L	Wh_L	N_G	B_2	RE	LWR	SWR	IVC
ЦП1	2.06 39.2	0.77 48.0	0.29 49.2	0.99 45.0	2.35 20.3	361.10 17.6	12.50 19.9	6.47 21.8	50.10 35.4	8.73 157.8	37.14 24.6	0.14 28.3	0.49 19.9	0.555
ЦП3	3.70 31.6	1.29 38.1	0.79 34.4	1.61 44.4	3.05 26.1	573.80 11.4	23.40 15.8	12.03 21.7	90.07 37.5	23.17 25.8	35.47 24.8	0.22 21.8	0.43 22.8	0.926
ЦП6	1.59 35.4	0.39 37.0	0.43 36.6	0.78 50.7	2.10 17.1	506.97 16.1	15.50 18.3	6.60 34.3	37.39 27.6	1.58 405.4	25.40 33.8	0.27 23.6	0.47 22.1	0.504
ЦП7	1.00 28.6	0.29 30.4	0.26 33.7	0.42 36.7	1.38 21.7	368.50 10.1	16.77 11.5	6.23 22.9	25.36 30.6	0.00 300.9	30.15 14.2	0.27 15.9	0.43 12.8	0.339
ЦП9	1.17 33.4	0.23 51.5	0.24 43.7	0.70 39.4	2.11 22.0	475.40 17.3	14.32 23.9	5.36 24.0	27.40 45.2	1.12 90.4	19.94 40.2	0.21 30.0	0.60 18.1	0.445
ЦП11	1.73 40.1	0.42 50.3	0.41 44.6	0.90 63.0	2.26 37.7	476.20 14.0	22.57 14.2	12.60 22.2	42.03 34.1	6.50 90.4	23.94 27.1	0.28 43.4	0.48 29.6	0.544
ЦП13	3.24 66.1	0.74 83.9	0.58 55.4	1.92 64.7	2.70 29.4	621.82 10.3	23.09 18.1	14.64 15.7	67.64 51.5	39.64 135.3	21.80 26.2	0.18 20.1	0.60 11.7	0.914
ЦП16	1.27 29.2	0.33 39.1	0.36 38.6	0.57 44.8	2.27 30.1	544.17 15.6	23.17 20.4	10.50 18.0	30.43 101.1	0.47 237.0	27.62 40.4	0.28 22.7	0.44 24.7	0.490
ЦП19	3.45 34.8	0.65 35.3	0.71 37.9	2.09 37.2	3.40 17.2	678.17 11.0	30.53 15.1	14.47 21.8	79.37 101.7	18.37 96.0	19.04 20.5	0.21 14.3	0.60 8.6	0.927
ЦП21	3.53 44.4	1.31 49.5	0.59 34.0	1.62 51.8	2.64 24.0	593.45 12.2	21.97 18.1	11.48 20.5	73.48 38.0	31.52 108.5	36.85 18.6	0.18 31.4	0.45 15.9	0.894
ЦП25	3.00 52.0	0.87 56.7	0.64 37.9	1.49 64.6	2.28 28.2	513.55 14.6	14.84 16.7	6.26 22.6	67.06 55.5	96.03 53.0	29.00 19.0	0.23 23.1	0.48 16.3	1.077
ЦП26	1.49 54.9	0.31 49.7	0.42 52.8	0.76 64.5	1.66 47.0	420.36 16.6	17.25 20.1	9.32 24.4	29.04 48.0	1.36 473.0	22.27 30.8	0.29 21.8	0.49 15.8	0.418
ЦП27	0.64 33.3	0.14 51.1	0.16 34.5	0.33 42.7	1.43 22.7	413.35 11.7	14.60 27.9	7.15 30.5	15.45 40.4	0.00 44.1	22.87 41.1	0.26 26.6	0.51 21.0	0.315
ЦП29	2.73 37.6	1.22 39.5	0.50 35.2	1.02 50.1	2.67 16.3	410.00 10.6	15.45 16.8	7.14 29.9	102.07 38.9	77.67 0.0	44.53 18.8	0.19 23.9	0.37 17.8	1.051
ЦП31	2.23 48.6	0.69 55.2	0.42 48.2	1.12 58.5	2.40 23.2	518.83 11.4	21.17 15.7	9.43 29.9	49.63 55.1	2.20 155.8	31.23 26.6	0.19 28.8	0.50 20.5	0.596
ЦП35	0.96 21.7	0.16 41.1	0.27 26.6	0.53 26.0	2.13 16.6	557.78 10.0	27.22 15.0	13.83 16.1	14.56 36.8	0.00 0.0	16.11 27.8	0.29 30.2	0.55 11.9	0.429
ЦП36	2.07 36.3	0.54 42.6	0.41 36.6	1.12 46.5	2.25 16.7	478.77 13.3	16.32 17.2	7.29 26.5	51.94 34.0	21.63 97.9	26.09 28.1	0.21 32.5	0.53 16.0	0.652
ЦП39	2.20 26.5	0.85 29.7	0.46 28.5	0.91 31.4	2.29 22.8	388.42 8.4	13.59 16.7	6.28 21.7	78.12 40.0	103.28 24.9	38.54 14.5	0.21 20.8	0.41 12.8	1.043
ЦП40	3.83 53.3	0.86 41.3	1.16 63.8	1.81 59.9	2.98 23.8	530.33 14.6	18.27 17.5	9.53 22.2	81.93 59.8	137.40 45.0	23.92 27.2	0.30 27.7	0.46 22.7	1.390
ЦП41	4.71 47.6	1.62 51.1	0.95 49.4	2.14 56.2	2.70 22.9	577.27 12.4	17.20 28.8	6.63 24.9	97.10 41.5	36.10 111.9	34.78 25.7	0.21 25.5	0.45 18.4	1.034

Примечание. Над чертой — средние значения**,** под чертой — коэффициенты вариации (Cv, %). W, г — фитомасса побега; W_G, г — фитомасса генеративных органов; W_L, г — фитомасса листьев; W_S, г — фитомасса стебля; d, мм — диаметр побега; h, мм — высота побега; L_L, мм — длина листа; Wh_L, мм — ширина листа; N_G, шт. — число генеративных органов; B_2, шт. — число боковых побегов 2-го порядка; RE, % — репродуктивное усилие, LWR, % — фотосинтетическое усилие, SWR, % — масса стеблей на единицу фитомассы; IVC — индекс виталитета ценопопуляции.

Самая высокая изменчивость наблюдалась в ценопопуляциях 6, 9, 13, 16, 26 и 31. ЦП 6 и 26 подвергаются регулярному выпасу скота, ЦП 9 находится под ЛЭП, в ЦП 13 активно идет процесс старения и она выпадает из травостоя, ЦП 16 находится в остепненной дубраве, в травянистом ярусе которой доминируют степные и опушечные виды, ЦП 31 попадает под сенокос. По всей видимости, повышение изменчивости морфометрических параметров особей является стрессовым ответом и способствует виду сохраняться в травостое. Самые низкие коэффициенты вариации отмечены в ЦП 7, 35 и 39. Можно предположить, что это связано с равномерным распределением совокупного влияния факторов, что определяется с особенностью их местообитаний.

Как известно, приспосабливаясь к различным условиям обитания, ценопопуляции растений вырабатывают определенный уровень изменчивости признаков особей как форму тактики, которая может им обеспечить наиболее полную реализацию онтогенетической программы (Злобин, 1989а). По уровню варьирование на эколого-ценотическом градиенте у *H. perforatum* мы отмечаем 5 вариантов онтогенетических

тактик: 1) неопределенную (неопределенное изменение уровня варьирования) — диаметра и ширины листа; 2) конвергентную (уровень варьирования падает) — для высоты, числа боковых побегов 2-го порядка и репродуктивного усилия; 3) дивергентную (уровень варьирования возрастает) — для числа генеративных органов; 4) дивергенто-конвергентную (уровень варьирования сначала возрастает, а затем — убывает) — для всех массовых параметров, а также фотосинтетического усилия и массы стеблей на единицу фитомассы; 5) конвергентно-стабилизационную (уровень варьирования сначала убывает, а затем — стабилизируется) — для длины листа.

Высокую согласованную изменчивость (0.29–0.38) имели все массовых параметры и число генеративных органов. Диаметр и высота побега и число боковых побегов 2-го порядка обладали средней согласованной изменчивостью (0.19–0.24). У остальных параметров отмечалась низкая согласованная изменчивость (0.8–0.13).

Н. С. Ростовой (2002) показано, что в характере варьирования определенных признаков в зависимости от условий окружающей среды существуют некоторые общие закономерности, что позволяет использовать их в качестве системных индикаторов, объединяя при этом в группы по особенностям общей и согласованной изменчивости. По результатам исследования растений в ЦП *H. perforatum* Саратовской обл. проанализированные признаки подразделены нами следующим образом. Все весовые параметры, а также число генеративных органов и число боковых побегов 2-го порядка отнесены к группе эколого-биологических системных индикаторов, изменчивость которых зависит от внешних факторов и, определяя корреляционную структуру организма, влечёт за собой согласованные изменения всей структуры связей морфологической системы растения. Диаметр побега отнесен к биологическим индикаторам, которые в меньшей степени зависят от условий среды, но обладают общей согласованной изменчивостью, являясь ключевыми для всей морфологической структуры организма. Аллометрические и линейные параметры (длина и ширина листа), а также высота побега отнесены нами к группе генотипических (таксономических) индикаторов, которые являются относительно автономными параметрами, в меньшей степени зависящими от внешней среды.

Как известно, именно пластичность параметров морфогенеза приводит к различиям в облике растений, вырастающих в условиях эколого-ценотического оптимума или минимума (Злобин, 1989а). По результатам проведенного исследования, у *H. perforatum* наиболее отзывчивыми на изменение условий местообитания являются число боковых побегов 2-го порядка, число генеративных органов, фотосинтетическое усилие, масса стеблей на единицу фитомассы и все массовые параметры (I_p = –0.97 –1.0). Наименее пластичный признак — высота побега (I_p = –0.69). Уровень пластичности остальных параметров был от I_p = –0.80 до I_p = –0.93. Полученный ряд, в целом, совпадает с рядом возрастания коэффициентов вариации.

Выводы. Результаты исследования состояния 20 ценопопуляций зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) из Право- и Левобережья Саратовской обл. в 2010 г., позволяют сделать следующие выводы.

1. По характеру изменчивости исследованные признаки подразделились на 4 группы: эколого-биологические системные индикаторы — все массовые параметры, а также число генеративных органов и число боковых побегов 2-го порядка; биологические индикаторы — диаметр побега; генотипические (таксономические) индикаторы — длина и ширина листа, высота побега, фотосинтетическое и репродуктивное усилия, масса стеблей на единицу фитомассы

2. Ресурсные морфологические показатели являются наиболее пластичными.

3. Выявлено 5 различных онтогенетических тактик параметров — неопределенная (у диаметра и ширины листа), конвергентная (у для высоты, числа боковых побегов 2-го порядка и репродуктивного усилия), дивергентная (у числа генеративных органов) и смешанные — дивергенто-конвергентная (у фотосинтетического усилия и массы стеблей на единицу фитомассы) и конвергентно-стабилизационная (у длины листа).

Список литературы

Беленовская Л. М., Буданцева А. Л. 2004. Продукты вторичного метаболизма *Hypericum perforatum* L. и их биологическая активность // Раст. ресурсы. Т. 40. № 3. С. 131–153. — *Злобин Ю. А.* 1989а. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений: учеб.-метод. пособие. Казань. 147 с. — *Злобин Ю. А.* 1989б. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляции растений // Бот. журн. Т. 74. № 6. С. 769–780. — *Иллюстрированный* определитель растений средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные) 2004 / Под ред. Губанова И. А., Киселевой К. В., Новикова В. С., Тихомирова В. Н. М. 520 с. — *Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.* 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Сб. материалов VII Всеросс. популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар. Ч. 2. С. 113–120. — *Мамаев С. А.* 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. 283 с. — *Мамаев С. А., Чуйко Н. М.* 1981. Особенности внутривидовой изменчивости морфологических признаков у различных представителей рода *Rubus* на Урале // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск. С. 52–69. — *Ражинскайте Д. К.* 1970. Биология некоторых видов зверобоя. (Ч. 2. Рост, развитие и урожай зверобоя обыкновенного в зависимости от способа размножения) // Тр. АН ЛитССР. Серия В. Т. 1 (51). Стр. 37–46. — *Ростова Н. С.* 2002. Корреляции: структура и изменчивость. СПб. 308 с. — *Рубцова И. Д.* 1988. Зверобой проколотый и перспективы введения его в культуру Тамбовской области. Тамбов. 10 с. — *Тюрина Е. В.* 1985. Популяционная

изменчивость и ее значение в интродукционных исследованиях // Бюлл. ГБС АН СССР. № 137.С. 32–37. — *Тюрина Е. В., Баяндина И. И.* 1997. Внутривидовая изменчивость зверобоя продырявленного по хозяйственно ценным признакам // Бюлл. ГБС РАН. № 175. С. 36–44. — *Ценопопуляции* растений (очерки популяционной биологии) 1988 / Под ред. Заугольновой Л. Б., Жуковой Л. А., Комарова А. С. и др. М. 184 с. — *Шилова И. В.* 1993. Интродукция зверобоя продырявленного в ботаническом саду Саратовского университета // Бюлл. ботанического сада «Белые ночи». Сочи. С. 151–153. — *Эчишвили Э. Э., Портнягина Н. В.* 2008. Хозяйственно-ценные признаки и продуктивность зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) при выращивании в подзоне средней тайги Республики Коми // Эколого-популяционный анализ полезных растений: интродукция, воспроизводство, использование: Матер. X Междунар. симп. Сыктывкар. С. 246–248. — *Murch S.J., Saxena P. K.* 2006. St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.): Challenges and strategies for production of chemically consistent plants // *Canadian J.* of *Plant Science.* Vol. 86. № 3. P. 765–771.

ГЕМЕРОБИАЛЬНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЯКУТИИ (ОПЫТ КОРРЕКТИРОВКИ МЕТОДИКИ)

Б. Н. Пестряков[1], М. М. Черосов[2], А. Р. Ишбирдин[3], П. А. Гоголева[1]

[1] Северо-Восточный федеральный университет
677000, Якутск, ул. Белинского, 58. E-mail: pbnbot@mail.ru, sedum@mail.ru

[2] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677000, Якутск, пр. Ленина, 41. E-mail: cherosov@mail.ru

[3] Башкирский государственный университет, биологический факультет
450074, Уфа, ул. Заки Валиди, 32. E-mail: ishbirdin@mail.ru

Ключевые слова: *гемеробия, гемеробиальность, фитоценозы, антропогенная нарушенность.*

Для отражения процессов нарушенности растительности существует несколько понятийных систем и терминов, которые позволяют осветить вопрос гемеробиальности.

Гемеробия рассматривается как результирующая всех видов антропогенного влияния на экосистему. Уровень синантропности видов возрастает с увеличением гемеробии от естественных сообществ, где отсутствует антропогенное влияние (и виды его не выдерживают), к полностью деградированным искусственным ценозам с заасфальтированными или бетонированными площадками, очистными химическими сооружениями и т. д. Хотя проблема синантропизации и антропогенного пресса на природу в целом и признается актуальной, новых методик, учитывающих хорошо различимые признаки экосистемы в целом, и растительных сообществ в частности, практически отсутствуют.

Исследований по гемеробии растений Якутии, гемеробиальности растительности на базе изучения ценофлор синтаксонов, крайне мало. Изучению синантропной флоры и растительности по степеням гемеробии способствовали подходы зарубежных ученых, развивающих подход Яласа (в качестве примеров можно привести работы W. Kunick (1982), S. Klotz (1984) и др.), а также научные исследования по различным аспектам гемеробии растений европейской части России, проведенные Н. Г. Ильминских (1988, 1994) в общем плане, а Л. М. Ишбирдиной (1992) в г. Уфа. Но на данный момент в России практически перестали заниматься изучением гемеробии растений.

Существует известная научная школа профессора H. Sukopp (Германия, Берлин, технический университет) изучения гемеробии растений, которая включает большое разнообразие аспектов (степени нарушенности, динамики растительных сообществ, адвентизации растительности и др.). Это повышает интерес к проведению аналогичных исследований в России. Авторы сообщения занимаются данным вопросом в Якутии. Каждый новый регион, новые виды вызывают не только корректировки научных направлений, но и необходимость корректировки методических принципов и подходов.

Любое растение имеет определенный диапазон и центр по отношению к антропогенной нагрузке на растительность. По совокупности растений в ценофлоре можно определить степень гемеробии типа растительности. В естественной среде обитания виды по градиенту нарушенности встречаются не в одном типе гемеробии, а в ряде типов. Такое поведение видов лучше отражать не отнесением вида к одной степени гемеробии, а к целому ряду степеней (это позволит применить методические подходы, близкие к экологическим шкалам). Но обычно в работах используют «центрированные» оценки по степеням гемеробии, что сделано пока и в нашем случае.

Основой для сравнения послужила методика разделения видов на 7 степеней гемеробии по W. Kunick (1982), S. Klotz (1984). Шкала гемеробии имеет следующие 7 степеней по Яласу (Frank, Klotz, 1990):

a — агемеробные виды, не выносящие антропогенного влияния;

o — олигогемеробные виды лесов, лугов, верховых болот и т. д., выносящие очень незначительное антропогенное влияние;

m — мезогемеробные виды лесов, лугов, остепненных лугов и степей, испытывающих экстенсивное антропогенное влияние;

b — β-эугемеробные виды лугов и лесов с интенсивным уходом, выносящие евтрофикацию, известкование, незначительное нарушение грунта;

c — α-эугемеробные виды удобряемых лугов, деградирующих лесов, полевые сорняки;

p — полигемеробные виды — выращиваемые в культуре и типичные рудеральные растения, выносящие сильные и частые нарушения местообитаний;

t — метагемеробные виды полностью деградировавших экосистем и искусственных сообществ.

В данном сообщении нами предлагается результат проводимой нами корректировки методики оценки гемеробиальности, которая, на наш взгляд, позволяет более четко определять ее степень.

Научные исследования и материалоы по анализу флоры и растительности Якутии (Захарова и др., 2005; Черосов и др., 2005) позволили провести анализ 1984 видов растений, произрастающих в Якутии, подразделить на вышеуказанные степени гемеробии.

Вышеуказанные степени гемеробиальности являются качественными показателями. Возникают вопросы: можно ли качественную характеристику степеней гемеробии переводить в количественную шкалу гемеробии; можно ли проводить какие-либо статистические подсчеты и получить количественный показатель по гемеробии видов; позволит ли это лучше оценить сообщества и соответствовать «духу» подхода по изучению степени нарушенности?

В этой ситуации нам пригодился опыт и подход, предлагаемый М. М. Ишмуратовой с соавт. (2003) в работе, посвященной изучению степени толерантности некоторых орхидных растений на южном Урале. Предлагаемый ею подход по раздельному учету двух групп спектра гемеробности: a-o-m-отрезок (неустойчивых) и b-c-p-t-отрезок (антропотолератных) видов, а фактически учитывается в вышеуказанной работе только доля антропотолерантых видов) также не позволяет оценить точно степень гемеробиальности сообществ, так как роль второй группы спектра (a-o-m-отрезок) оценивается только опосредованно, все равно преобладает информация по антропотолерантным видам. Хотя такой точный анализ оценки долей групп видов для учета антропогенного фактора для орхидных растений явно необходим. Анализируемые нами фитоценозы по экологической амплитуде имеют гораздо больший диапазон по гемеробиальности, чем сообщества с орхидными видами. Поэтому потребовалась корректировка традиционной методики с учетом количественной оценки доли тех или иных групп видов. И в этом плане предлагаемый подход М. М. Ишмуратовой с соавт. (2003) позволил осуществить корректировку традиционной методики.

Переведя качественную оценку в количественную шкалу, мы провели статистические расчеты предлагаемого индекса гемеробиальности по нижеуказанным синтаксонам, которые позволили провести более достоверно определение степеней гемеробии. Мы предлагаем в исследованиях степеней гемеробии использовать количественную шкалу оценки ее степеней (табл. 1).

Таблица 1

Таблица количественной оценки степени гемеробии растений

Степени гемеробии	Качественная оценка	Количественная шкала
a. Агемеробы	1	–5
o. Олигогемеробы	2	–3
m. Мезогемеробы	3	–1
b. B-эугемеробы	4	+0.5
c. A-эугемеробы	5	+1
p. Полигемеробы	6	+3
t. Метагемеробы	7	+5

Суть предлагаемого индекса состоит в суммарном подсчете роли видов конкретных степеней гемеробии и сравнительном анализе полученных данных.

Формула индекса гемеробиальности следующая: $I_{gem} = \sum (K * D_{gem})$, где K_{gem} — коэффициент конкретной степени гемеробии по табл. 2, а D_{gem} — доля видов конкретной степени гемеробии в сообществе (в нашем случае мы работаем с «усеченной» ценофлорой, без видов с I классом постоянства: как известно, они встречаются единично, не отражают закономерностей сообществ, часто это случайные спутники). Предполагаем, что можно использовать при подсчете D_{gem} и другие количественные показатели (коэффициент фитоценотической значимости, постоянство видов в ценофлоре и др.).

Сначала по группе видов (по конкретным степеням гемеробии) получается цифра (для более естественных видов она отрицательная, для более гемеробных видов положительная), после суммирования всех показателей по группам видов мы получаем индекс гемеробиальности.

Нами проведен подсчет показателей гемеробии фитоценозов Якутии (по ценофлорам синтаксонов) по традиционной методике, а также проведена работа по корректировке методики с использованием разработанного нами индекса гемеробиальности (I_{gem}).

После подсчета индексов мы получили показатели, представленные в табл. 1, в которой индексы позволили в совокупности с другими характеристиками (в первую очередь, геоботанической и экологической) более объективно выявить степень гемеробиальности изучаемых фитоценозов Якутии.

В результате нами составлен рейтинг фитоценозов по степени гемеробии, позволяющий выявить различный уровень антропогенной нагрузки на растительность региона. Фрагмент показателей гемеробиальности изученных сообществ представлен в табл. 2.

Изменение методики объясняется ситуацией, когда традиционная методика приводила к появлению оценок по степеням гемеробии, которые по общей «идеологии» подхода не должны быть характерны для тех или иных сообществ. В табл. 2 приведен фрагмент таблицы показателей гемеробиальности фитоценозов Якутии, где мы провели учет доли видов различных степеней гемеробии по ценофлорам сообществ, в целом, и без видов с I классом постоянства.

Анализ всей таблицы показателей (в табл. 2 только фрагмент) позволил увидеть проблемы по оценке гемеробиальности с применением традиционной методики. Например, многие типичные рудеральные сообщества Якутии (например, традиционных классов ***Artemisietea vulgaris, Plantaginetea majoris***) необходимо было отнести к мезогемеробным сообществам (m) (табл. 1).

Таблица 2

Показатели гемеробиальности фитоценозов Якутии (анализ ценофлор основных синтаксонов растительности региона различного иерархического уровня, фрагмент)

Синтаксоны	Показатели гемеробиальности синтаксонов										Степени гемеробии	
	по традиционной методике				по разработанному индексу							
	доля (в %) видов a,o,m гемеробии в ценофлоре	рейтинг сообществ по столбцу 2	доля (в %) видов b,c,p,t, гемеробии в ценофлоре	рейтинг сообществ по столбцу 4	индекс гемеробиальности по a,o,m гемеробии	рейтинг сообществ по столбцу 6	индекс гемеробиальности по b,c,p,t, гемеробии	рейтинг сообществ по столбцу 8	индекс гемеробиальности по всем степеням гемеробии	рейтинг сообществ по индексу гемеробиальности	по традиционной методике	с использованием индекса гемеробиальности (I_{gem})
Scheuchzerio–Caricetea nigrae	96.2	2	3.8	2	–430.8	1	1.9	1	–427.8	1	a	a
Alectorio–Dryadetum octopetalae	94.9	3	5.1	3	–420.2	2	6.1	4	–412.1	2	a	a
Senecio-Poetum alpigenae	75.0	6	6.3	5	–262.5	4	18.8	6	–239.8	4	m	o
Saxifrago–Pinetum	80.0	4	20.0	9	–208.9	6	35.6	11	–167.3	5	m	m
Arctophiletea fulvae	71.4	7	25.0	13	–185.7	7	26.8	8	–151.9	6	m	m
Tripleurospermo–Poetum alpigenae	71.4	9	21.4	10	–214.3	5	64.3	15	–145.0	7	m	m
Ledo–Laricetum calanderii	54.2	16	5.1	4	–139.0	12	4.2	2	–122.7	8	m	m
Festuco–Laricetum cajanderii	68.6	10	19.6	8	–166.7	8	32.4	9	–126.3	9	m	m
Epilobietea	62.5	12	17.2	7	–143.8	10	18.8	7	–115.0	11	m	m
Calamagrostetea	71.4	8	23.8	12	–109.5	16	40.5	12	–53.0	13	m	m
Phragmiti-Magnocaricetea	66.7	11	33.3	14	–111.1	15	44.4	13	–51.7	14	m	m
Pulsatillion	57.1	15	42.9	16	–126.5	13	86.7	16	–26.8	15	m	m
Alopecurion	61.5	13	38.5	15	–92.3	17	63.5	14	–11.8	16	m	m
Festucion lenensis	41.7	18	58.3	18	–141.7	11	170.8	26	40.2	17	m	b
Hordeion	43.2	17	54.5	17	–70.5	18	104.5	17	52.1	18	m	b
Elytrigio-Glaucetum	35.3	20	58.8	19	–58.8	19	120.6	18	80.8	19	m	b
Bidentetea	25.0	25	75.0	25	–50.0	20	131.3	19	101.3	20	m	b
Potentillion anserinae	27.3	24	72.7	24	–27.3	25	136.4	21	134.1	21	m	c
Artemisio-Caricion	27.8	23	72.2	23	–50.0	21	161.1	24	132.1	22	m	c
Amorio-Artemisietum	20.0	28	80.0	28	–20.0	28	132.0	20	140.0	23	m	c
Puccinellion	36.4	19	63.6	20	–36.4	22	154.5	22	140.2	24	m	c
Beckmannio–Hordeetum jubati	33.3	21	66.7	21	–33.3	23	158.3	23	148.0	25	m	c
Puccinellio-Salicornietum	30.8	22	69.2	22	–30.8	24	161.5	25	154.8	26	m	c
Suaedo–Puccinellietum tenuiflorae	25.0	26	75.0	26	–25.0	26	175.0	27	176.0	27	m	c
Stellarietea	18.8	29	81.3	29	–18.8	29	181.3	29	191.5	28	c	p
Puccinellio–Hordetum jubati	25.0	27	75.0	27	–25.0	27	193.8	30	195.8	29		p
Elytrigio-Artemisietum	7.7	31	92.3	31	–7.7	31	180.8	28	204.1	30	m	p
Matricario-Polygonion	10.0	30	90.0	30	–10.0	30	210.0	31	230.0	31	m	p
Д. с. ***Chenopodium album***	0.0	32	100.0	32	0.0	32	233.3	32	265.3	32	p	p

В нашем случае, вышеуказанные рудеральные сообщества являются фитоценозами c- и p-гемеробии (с большой ролью α-эугемеробных, полигемеробных видов), которые отличаются более сильной степенью антропогенной нагрузки, чем относимые к m-степени гемеробии.

В практике имеются ситуации, когда в сообществе несколько степеней гемеробии имеют близкие показатели. Например, сообщества ***Amorio–Artemisietum mongolicae*** (типичные рудеральные сообщества класса ***Artemisietea vulgaris***) по всей ценофлоре имеют наивысший показатель по участию мезогемеробных видов, а по ценофлоре без видов I класса постоянства роль α-эугемеробов становится выше. Четыре группы (наряду с вышеуказанными 2 группами это также β-эугемеробы и полигемеробы) имеют практически одинаковые показатели (20–28 %), т. е. по традиционной методике даже трудно определить конкретную степень гемеробии.

Создается ситуация, когда при принятии окончательного решения по степеням гемеробии необходимо производить учет роли видов других степеней гемеробии. Но это лучше осуществить, когда вклад видов различных степеней дифференцирован. Наличие большой доли видов, близких к агемеробной степени (a-o), должно относить сообщества к более естественным степеням, чем небольшой процент мезо- или даже полигемеробных видов. Такие ситуации хорошо решаются с применением предлагаемого нами индекса (I_{gem}).

Мы напрямую не связывали те или иные показатели индекса со степенями гемеробиальности. Хотя количественный показатель позволяет более четко увидеть границу между степенями, когда отмечается существенная разница между показателями индекса. В нашем случае хорошо отделяются сообщества с a (разница с более гемеробной, o-гемеробиальностью, 150 баллов), o (аналогично разница с b более 50), m (разница более 50), b (более 30) степенями гемеробиальности. Различия между сообществами c- и p-гемеробии 15 баллов, что ниже разницы между другими степенями.

Мы предлагаем специалистам в регионах, в которых имеются работы по растительному покрову с использованием всего видового состава, провести работу по подсчету данных индексов и проверить предлагаемые подходы и методические корректировки.

Список литературы

Захарова В. И., Кузнецова Л. В., Иванова Е. И. и др. 2005 Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск. 320 с. — *Ильминских Н. Г.* 1988 Понятие «активность видов» и его место среди методов изучения растительного покрова // Растительный покров антропогенных местообитаний: Межвуз. сб. науч. тр. Ижевск. С. 25–36. — *Ильминских Н. Г.* 1994 Экотопологическая структура городской флоры // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Материалы 3-го раб. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1988 г.). СПб. С. 269–276 — *М.* 1992 Эколого-биологическая характеристика флоры и растительности города Уфы и их динамика за 60–80 лет: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Днепропетровск. 16 с. — *Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р., Суюндуков И. В.* 2003. Использование показателей гемеробии для оценки уязвимости некторых видов орхидей южного Урала и устойчивости растительных сообществ // Биологический вестник. Т. 7. № 7. С. 33–36. — *Черосов М. М., Слепцова Н. П., Миронова С. И., Гоголева П. А., Пестряков Б. Н., Гаврильева Л. Д.* 2005. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск. 575 с. — *Frank D., Klotz S.* 1990. Biologisch-oekologische Daten zur Flora DDR. Halle–Wittenberg. — *Klotz S.* 1984. Die ruderalgesselschaften eines neubaugebietes — ihre verbeitung und kombination // Acta bot. Slov. Acad. Sci. Slovacae. Ser. A. №. 1. S. 111–125. — *Kunick D.* 1982. Zonietung des Stadtgebietes von Berlin (West). Ergebnisse Floristischer Untersuchung // Gen. Schriftenr. d.Fachber. Landschaftsentwicklung u.Umweltforsch. 14. S. 1–164.

ПОВРЕЖДЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В МЕСТАХ АВАРИЙНЫХ ВЫБРОСОВ РАДИОНУКЛИДОВ НА СЕВЕРЕ ЯКУТИИ

В. В. Петровский, Т. М. Королева, О. В. Хитун

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2.

Ключевые слова: *растительность, арктические экосистемы, аварийные выбросы, радиоактивные нуклиды, Восточная Сибирь.*

Аварии, сопровождающиеся выбросом радиоактивных нуклидов, оказывают разрушительное и длительное воздействие на экосистемы прилегающих районов. Влияние радиации на арктические экосистемы изучено слабо. Наши материалы, собранные на севере Восточной Сибири, где участок лиственничной тайги был уничтожен аварийным выбросом от подземного ядерного взрыва (ПЯВ), позволяют охарактеризовать изменения, произошедшие в растительном покрове. В период с 1974 по 1978 г. в разных районах Якутии в мирных целях (главным образом для нужд горнодобывающей промышленности) было произведено 12 ядерных взрывов, 2 из них («Кратон-3» и «Кристал») завершились аварийными выбросами в атмосферу и радиоактивным загрязнением окрестностей. Т. М. Королева и В. В. Петровский приняли участие в экспедиции Института радиационной гигиены и НПО «Радиевый институт им. В. Г. Хлопина» на объекты «Кратон-3» и «Кристалл» в июле 2002 г., О. В. Хитун участвовала в камеральном анализе материала. Целью нашей работы было оценить состояние и восстановительный потенциал растительности на зараженных участках. Геоботанические описания и почвенные анализы делались на участках разной степени нарушенности и радиоактивной загрязненности и в фоновых ценозах.

Район исследования расположен на северо-восточной окраине Вилюйского плато, в верховьях р. Мархи, в полосе северных редколесий. Господствующая растительность — редколесья из *Larix gmelinii.* Своеобразие растительности обусловлено распространением карбонатных субстратов (доломитов). Климат резкоконтинентальный (среднеянварская температура воздуха составляет –41.6 °C, а среднеиюльская достигает 14.8 °C). Характерная форма рельефа — делли. Почвы дерново-карбонатные, слабощелочные. Повсеместно залегает вечная мерзлота (Аверина и др., 1962). Фоновая растительность представлена лиственничными редколесьями (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) с разреженным подлеском из низких кустарни-

ков (*Salix boganidensis, Betula exilis, Dasiphora fruticosa, Spiraea media),* кустарничками в нижнем ярусе *(Arctous erythrocarpa, Vaccinium uliginosum, Salix saxatilis, Dryas punctata)* и с мощным мохово-лишайниковым покровом *(Cetraria cucullata, C. islandica, Cladonia arbuscula, C. rangiferina, C. uncialis, C. gracilis, Hylocomium splendens, Rhytidium rugosum, Tomentypnum nitens*). Высота деревьев 6–10 м, сомкнутость крон 0.1–0.3. Такие леса представляют собой стабильную экосистему, существующую на этой территории уже более 200 лет.

Взрыв на объекте «Кратон-3», находившемся в 40 км от пос. Айхал, на берегу р. Мархи, был осуществлен в 1978 г. в целях сейсмического зондирования земной коры. Взрыв на объекте «Кристалл», в 2.5 км от г. Удачный, был осуществлен в 1974 г. с целью сооружения дамбы для горнодобывающего производства. Оба взрыва сопровождались выбросом в атмосферу радиоактивных веществ и заражением прилегающей территории. На зараженной территории вокруг объектов «Кратон-3» и «Кристалл» мощность дозы гамма-излучения в 3–4 раза выше фоновой, а уровни загрязнения ягеля и поверхностного слоя грунта превышают порог отнесения к твердым радиоактивным отходам. Во всех компонентах экосистемы отмечались повышенные концентрации радионуклидов ^{137}Cs, $^{239.240}$Pu, ^{90}Sr, ^{241}Am, трития. (Касаткин и др., 2004). На объекте «Кратон-3» первичная техническая рекультивация была выполнена в 1981 г., поверхностный слой почвы с растительностью и остатки оборудования были захоронены около устья зарядной скважины. Территория радиоактивного следа имеет протяженность до 5 км и ширину ок. 400 м. На объекте «Кристалл» в 1992 г. был сооружен насыпной саркофаг над эпицентральной частью взрыва. Вокруг него находится погибший лес, занимающий площадь 5.5 га. Протяженность загрязненной территории ок. 1.5 км. Концентрации ^{137}Cs в поверхностном слое почвы и лишайниках на участке «Кратон-3» варьирует в диапазоне 140–87 000 Бк/кг, а на «Кристалле» — 540–2100 Бк/кг, фоновые концентрации в обоих участках 23–61 Бк/кг; концентрации ^{90}Sr на «Кратоне-3» и «Кристалле» — 1100–190000 и 240–800 Бк/кг соответственно, фоновые в обоих участках — 13–97 Бк/кг (Рамзаев и др., 2004).

По степени повреждения растительного покрова зараженная территория может быть разделена на 4 зоны.

1) Зона рекультивации, в радиусе 200–300 м от устья скважины, где были удалены все растительные остатки и верхние слои почвы. Здесь отмечены самые высокие концентрации цезия, происходит зарастание щебнисто-суглинистого грунта видами местной флоры, наиболее активные колонизаторы — травы и кустарники *Potentilla fruticosa, Salix boganidensis, Arctous erythrocarpa, Dryas punctata, Festuca ovina, Parnassia palustris, Primula borealis.* В этой зоне на данном этапе происходит формирование вторичных сообществ (уплотнение имеющихся зарослей и заселение незадернованных участков). Зарастание происходит довольно медленно, так как через 20 лет заселенными оказываются только не более 50 % территории зоны 1. Причин замедленного зарастания несколько: а) недостаточное количество семязачатков, попадающих на территорию; б) снос попавших семян текучими водами (при таянии снегов, сильных ливнях и т. п.) на нижерасположенные участки шлейфа возле речной поймы, где сохранилась естественная растительность; в) уплотненный суглинистый грунт, затрудняющий прорастание, подверженный значительному пересыханию при засушливой погоде и скользкий при дождливой. Последнее обстоятельство не будет иметь существенного значения по мере зарастания территории, но на данном этапе это важное препятствие.

2) Зона «мертвого» леса протяженностью около 1 км по следу радиоактивного облака. Здесь погибли все ярусы растительности, мертвые деревья без коры остались вертикально стоящими. Характерно обилие мертвых растительных остатков и отсутствие лесной подстилки, полностью выгоревшей. Несомненно, что в этой зоне смогли сохраниться виды, имеющие подземные побеги и почки возобновления, луковицы, корневища и т. п. В связи с этим процесс восстановления растительности в зоне 2 происходит преимущественно за счет зачатков растений, сохранившихся на месте. Наблюдается интенсивное разрастание кустарников (*Salix saxatilis, S. boganidensis, Betula exilis, Dasiphora fruticosa),* достигающих до 1 м выс. Высокая жизненность этих кустарников, о чем свидетельствует изобилие их всходов и подроста, связана с обогащением почвы органическим опадом в результате разложения погибшего растительного покрова, кроме того, с отсутствием конкуренции за питательные вещества со стороны погибшего древесного яруса. Обнаружены единичные всходы и подрост лиственницы (до 0.5 м выс.). На пятнах голого грунта появились пионерные мхи (*Campyllium polyganum, Tortula fragilis, Polytrichum juniperinum*). Ослабление кустарничкового компонента в зоне 2 в значительной степени компенсируется разрастанием видов травянистых растений. Резко возрастает обилие осок — *Carex capillaris, C. redowskiana, C. sabynensis*. Очень обильны популяции *Thalictrum alpinum, Parnassia palustris, Selaginella selaginoides* и др. Поселение в этой зоне подроста лиственницы и нехарактерных для лесных сообществ молодых растений *Salix bebbiana, S. hastata, S. rhamnifolia, Dryas crenulata* свидетельствует об активном заносе семян с прилегающих территорий. Судя по развитию синузии мхов-эрозиофилов, процесс восстановления мохово-лишайникового яруса находится лишь в самой начальной стадии.

3) Зона живых нижних ярусов наиболее протяженная (3–5 км), захватывает участок от подножья до вершины холма. Здесь погибли деревья, но сохранились кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы и кустарники, вполне восстановившиеся функционально за истекшие 20 лет. Отмечено возрастание обилия пионерных видов местной флоры и отсутствие воспроизводства лиственницы. Восстановление дре-

весного яруса в этих сообществах затруднено из-за почти сплошного мохово-лишайникового ковра, препятствующего прорастанию семян лиственницы, которые попадают в эту зону из прилегающих фоновых сообществ, вероятно, в очень небольшом количестве, так как подрост и всходы лиственницы на большей части территории этой зоны не обнаружены. Для формирования древесного полога из деревьев лиственницы новых генераций потребуется не менее 100–150 лет.

4) Переходная, или буферная зона — узкая полоса между «мертвыми» и фоновыми лиственничниками. Здесь сохранились живыми примерно треть деревьев. Полусухостойный древесный ярус в этой зоне свидетельствует о, слабой степени, повреждения растительности, которое коснулось только древесного яруса. Мы предполагаем, что эта переходная полоса *расширяется в течение последних 20 лет*, так как среди сухостойных деревьев очень многие сохранили кору (иногда и ее естественный цвет) и массу мелких веточек, и, иногда, даже шишки, которые неизбежно должны были обломаться и отвалиться под воздействием ветров, дождей и снега в течение столь продолжительного времени. Вероятно, процесс усыхания деревьев продолжается все эти годы, и пятно «сухостойного» леса расширяется. Однако точно замаркировать этот процесс в ходе кратковременных и односезонных наблюдений весьма сложно. В районе ПЯВ «Кристалл» первые две зоны отсутствуют — на их месте находится саркофаг, а прямо от него начинается зона 3, и повреждение растительности в целом несколько меньше, чем в районе ПЯВ «Кратон-3».

Восстановление растительного покрова происходит фрагментарно и значительно медленнее, чем после обычных пожаров, низки темпы разрушения мертвой древесины и минерализации органических остатков. Причиной малого количества всходов и подроста (как на пораженной территории, так и вне ее) может быть низкая семенная продуктивность и плохая всхожесть семян, поскольку лиственница здесь и в фоновых сообществах растет в далеко не оптимальных условиях. Прирост годичных побегов у подроста лиственницы на загрязненной территории немного выше, чем в фоновых сообществах. Кустарники на зараженной территории имеют лучшую жизненность, более обильны, чем в естественных сообществах, наиболее активные колонизаторы — курильский чай (*Dasiphora fruticosa*), ивы боганидская и скальная (*Salix boganidensis, S. saxatilis*). Травянистые растения играют незначительную роль в сложении фоновых лиственничников, но становятся очень обильными (особенно виды разнотравья) на территории с поврежденным или уничтоженным мохово-лишайниковым ярусом (зона 1 и 2), маркируя своим обилием и увеличением разнообразия видов поврежденные участки. Для таких участков характерны как виды фоновых лиственничников, так и чуждые им растения из прилегающих сообществ речной поймы или долины ручьев (луговые виды, кустарники и т. п.).

Исследования показали, что поражающее воздействие последствий подземного ядерного взрыва на растительный покров проявилось в гибели всех ярусов растительности в прилегающих к скважине на расстоянии 200–300 м экотопах и по центру следа радиоактивного облака, и гибели древесного яруса при сохранении напочвенных ярусов по его периферии.

Массовая сухостойность древесного яруса, не характерная для фоновых растительных сообществ в районе исследований, где сухостойные деревья присутствуют всегда, но в единичном количестве (естественное отмирание старых деревьев), может служить индикатором территории с пострадавшим естественным растительным покровом от последствий подземного ядерного взрыва, и позволяет четко регистрировать границу поврежденной растительности. Показательно изменение роли в сложении сообществ видов древесного яруса и кустарников: лиственницы, ивы боганидской, ивы скальной, курильского чая, дриады мелкогородчатой, ерника, а также изменение их жизненности. Для ускорения зарастания наиболее поврежденной территории и предотвращения смыва и распыления загрязнений можно рекомендовать посев семян местных трав-эрозиофилов и подсадку черенков ивы.

Список литературы

Аверина И. М., Агапитов В. Г., Доронина Н. А. 1962. Северная Якутия: физико-географическая характеристика. 280 с. (Труды ААНИИ). Т. 236. — *Касаткин В. В., Ильичев В. А., Мясников К. В. и др.* 2004. Состояние радиационной безопасности на объектах мирных ядерных взрывов на территории Республики Саха (Якутия) // Радиационная безопасность Республики Саха (Якутия). Материалы II респ. конф., 16–18 декабря 2003, Якутск. Якутск. С. 82–100. — *Рамзаев В. П., Голиков М. Ю., Мишин А. С. и др.* 2004. Современная радиационно-гигиеническая ситуация в районах мирных подземных ядерных взрывов «Кратон-3» и «Кристалл» на территории Республики Саха (Якутия) // Радиационная безопасность Республики Саха (Якутия). Материалы II респ. конф., 16–18 декабря 2003, Якутск. Якутск. С. 123–133.

РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ФИТОКАТЕН ПРИГОРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ПЕТРОЗАВОДСКА И ПРОБЛЕМЫ ИХ ОХРАНЫ

Е. А. Платонова, А. С. Лантратова

Петрозаводский государственный университет
185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33. E-mail: meles@sampo.ru, mih_val@mail.ru

Ключевые слова: *катена, растительный покров, биоразнообразие, бореальные леса, охрана природы.*

Высокие темпы урбанизации обостряют экологическую ситуацию и ведут к усилению влияния антропогенных факторов на лесные экосистемы. В городских и пригородных лесах проблема снижения биологического разнообразия является особенно актуальной. Одним из наиболее реальных подходов к сохранению растительных ресурсов может служить выделение зон разного функционального назначения на базе инвентаризационных исследований и системы критериев, по которым оценивается природоохранный статус зеленых насаждений и их научная, историко-культурная, эстетическая, рекреационная, оздоровительная и иная возможность использования.

Исследования проводились на территории Петрозаводского городского округа и зеленой зоны и были направлены на выявление ресурсного потенциала лесной растительности и возможностей ее сохранения. В задачи исследования входило установление особенностей геоморфологической структуры ландшафтов, проведение инвентаризационных геоботанических исследований, оценка современного состояния и определение основных параметров разнообразия лесной растительности. В качестве основной единицы ландшафта рассматривалась катена — склоновая последовательность экотопов, для которой свойственны однонаправленный поток вещества, энергии и информации (Ландшафтно-геохимические..., 1989). Экологические параметры катен и экотопов определялись на основе экологических шкал (Цыганов, 1983), выполнялись замеры кислотности почв. Под термином фитокатена понимался комплекс растительных сообществ в пределах катены (Оценка и сохранение.., 2000). Параметры биоразнообразия оценивались с учетом современных методических рекомендаций (Заугольнова, Ханина, 2004). В работе использовались материалы геоботанических описаний лесной растительности и структуры популяций древесных видов на 300 пробных площадях.

Геоморфологическая структура территории отличается высокой степенью мозаичности в связи сложностью генезиса, начиная с этапов формирования вулканических пород протерозоя, и последующих процессов тектоники и денудации, деятельности ледника и Онежского озера. Согласно имеющейся картографической информации и литературным данным (Вампилова, 1999, Экосистемы ландшафтов..., 1990), юго-западная часть территории представляет собой плосковолнистую равнину с грядово-холмистым рельефом с неровностями в виде моренных холмов, озерных и озерно-ледниковых террас. Геологические структуры перекрыты мощным чехлом четвертичных отложений. Катена первого порядка представляет собой пологонаклонный склон к Петрозаводской губе Онежского озера и на исследуемой территории имеет протяженность около 3 км. Максимальная отметка высот соответствует 140 (193) м над у.м. В пределах катены первого порядка выделяются катены меньшего масштаба (катены второго порядка), которые имеют протяженность склона 100–200 м, перепад высот 3–15 м, базисом эрозии могут служить небольшие озера, межгрядовые понижения, малые реки Неглинка и Лососинка, ручьи. В составе катены грядово-холмистого ландшафта по форме рельефа, особенностям подстилающих пород и режиму увлажнения выделены экотопы: 1) вершины гряд с выходом на поверхность кристаллических пород; 2) вершины озов и камов, сформированных песками и гравием; 3) вершины и верхние части склонов гряд, частично снивелированные ледниковой аккумуляцией, занятые супесчаной мореной; 3) дренируемые нижние части склонов с суглинистой мореной; 4) нижние части склонов (окраины болот или заболоченные участки пойм ручьев), узкие депрессии с избыточным проточным или слабопроточным увлажнением; 5) депрессии с застойным увлажнением; 6) дренируемые склоны речных долин и ручьев с торфяно-илисто-глинистыми отложениями; 7 ровные участки песчаных отложений на озерных террасах.

Северная часть исследуемой территории располагается в денудационно-тектоническом грядовом типе ландшафта. Морфоструктура рельефа представлена структурно-денудационными ступенчатыми равнинами, денудационными грядами, отличающимися высокой расчлененностью, линейностью форм, проявляющейся в наличии грядового рельефа. Основными формами рельефа являются сельги и межсельговые понижения. Катены первого порядка в денудационно-грядовом ландшафте представляют собой склоны крупного водораздела. Для катен такого типа характерны значительная протяженность (800–1300 м) и перепад высот (50–90 м), базисом денудации является Онежское озеро. Катены характеризуются комплексностью в результате развития нескольких денудационных террас. Катены второго порядка имеют меньшие масштабы (перепад высот 3–30 м, протяженность 150–400 м), базисом денудации является низинные участки террас или межгрядовые ложбины. В составе катен денудационно-тектонического грядового типа ландшафта представлены экотопы: 1) вершины гряд с выходом на поверхность кристаллических пород; 2) вершины и верхние части склонов гряд с близким залеганием кристаллических пород, перекрытые супесчаной мореной; 3) дренируемые нижние части склонов с суглинистой мореной; 4) нижние части скло-

нов (окраины болот) или узкие депрессии с избыточным проточным или слабопроточным увлажнением; 5) депрессии с застойным увлажнением; 6) денудационные террасы с песчаными отложениями.

Проведенные нами расчеты основных экологических параметров (микроклиматические условия, режим увлажнения, трофности, богатства почв азотом, кислотность) позволили характеризовать полный диапазон экологических условий исследуемых ландшафтов; определить, по каким факторам и в какой степени различаются типы экотопов и катен; выявить те катены, которые наиболее полно охватывают экологические режимы, характерные для ландшафта.

Рельеф и подстилающие породы являются комплексными факторами, влияющими на перераспределение основных экологических режимов. Показано, что с понижением рельефа в катене увеличивается увлажнение, трофность, богатство почв азотом, уменьшается кислотность. Исключение составляют катены, в которых нижние участки представляют собой депрессии с застойным увлажнением, отличающиеся высокой кислотностью почв, низкой трофностью и содержанием азота.

Основные экологические параметры изменяются в широких пределах. Сравнительный анализ катен первого порядка в грядово-холмистом и денудационно-тектоническом грядовом типах ландшафта показал их значительное сходство по диапазонам основных экологических факторов. Самый широкий диапазон варьирования экологических факторов как в грядово-холмистом, так и в денудационно-тектоническом ландшафтах, охватывают только катены первого порядка (или озерные катены — по типу базиса эрозии), в которых представлен весь спектр экотопов. Поэтому при выделении территорий для сохранения всего разнообразия растительности необходимо использовать комплексный подход с сохранением катены первого порядка. Несмотря на то, что катены в грядово-холмистом и денудационно-тектоническом типах ландшафта имеют сходные диапазоны экологических параметров, особенности геологических структур в двух разных типах ландшафта могут являться дополнительным фактором, определяющим разнообразие растительного покрова (например, скальные обнажения в денудационно-тектоническом ландшафте, и практически отсутствующие в грядово-холмистом, являются местами обитания многих редких видов растений и лишайников).

Среди катен второго порядка более широкий диапазон варьирования экологических факторов имеют те из них, в которых базисом эрозии являются ручьи или реки. При ограничениях в области природоохраны, связанных с сильными нарушениями растительного покрова, невозможностью заповедания или установления иных форм охраны на всем протяжении катены первого порядка, целесообразно рекомендовать к охране катены второго порядка с более полным набором экотопов и широким диапазоном варьирования экологических параметров.

Несмотря на длительную историю использования природных ресурсов, лесной покров сохранился на преобладающей части территории (Платонова, Лантратова, 2009). В северной части преимущественно в денудационно-тектоническом грядовом ландшафте в настоящее время преобладают леса с доминированием раннесукцессионных видов. В южной части территории в грядово-холмистом ландшафте леса находятся преимущественно на стадии формирования первого поколения позднесукцессионных видов. Площади старовозрастных фрагментов в том и другом ландшафте крайне малы. Обследования территории показали высокую мозаичность растительного покрова, которая определяется как геоморфологической структурой территории, так и влиянием антропогенного фактора, что ставит необходимость дифференцированного подхода при планировании лесохозяйственных мероприятий и выделении фрагментов растительного покрова для их последующего сохранения.

Таблица

Показатели разнообразия трех типов фитокатен урочища Сайнаволок

Параметры разнообразия	**Фитокатена 1** ***Piceetum myrtillosum, Piceetum oxalidosum, Piceetum tiliosum, Piceetum uliginio-herbosum***	**Фитокатена 2** ***Pinetum myrtillosum, Pinetum ledoso-sphagnosum***	**Фитокатена 3** ***Piceetum myrtillosum, Piceetum uliginio-herbosum, Piceetum alnoso-glutinosum***
β-разнообразие	4	2	3
Видовое богатство	117	49	94
Видовая насыщенность (на площадь 400 кв. м)*	56–75	32	56–66
Количество фитоценозов с участием редких и охраняемых видов	3	-	1
Число уникальных видов (в совокупности сравниваемых катен)	8	10	2

Примечание. * — показатель включает число видов сосудистых растений и листостебельных мхов, ** — согласно Красной книге Карелии (2007) и Красной книге Восточной Фенноскандии (Red Data..., 1998).

Различие геоморфологической основы и современной структуры растительного покрова предопределяет выделение охраняемой территории в каждом типе ландшафта. Часть лесных территорий округа в денудационно-тектоническом ландшафте имеет статус особо-охраняемых природных территорий: это Ботанический сад Петрозаводского государственного университета площадью 367 га и ландшафтный заказ-

ник «Заозерский» площадью 2710 га. В грядово-холмистом ландшафте уникальный комплекс местообитаний, определяющий высокое разнообразие растительного покрова, представлен в урочище Сайнаволок. Эта территория располагается в границах Петрозаводского городского округа в береговой части Онежского озера и в настоящее время используется как рекреационная. Возможности полного заповедания отдельных территорий в пределах города и его зеленой зоны весьма ограничены, тогда как функциональное зонирование является одним из наиболее рациональных решений проблемы сохранения растительных ресурсов пригородных территорий. Полученный экспериментальный материал по лесной растительности урочища Сайнаволок позволяет выполнить такое зонирование с сохранением рекреационного значения сосновых лесов в пределах фитокатен второго типа и более тщательной охраны фитокатен первого и третьего типа с участием редких видов и высокими показателями разнообразия (таблица). Практически это может быть осуществлено путем специального планирования лесохозяйственных мероприятий и формирования оптимальной дорожно-тропиночной сети для регулирования рекреационной нагрузки.

Остальная территория городских лесов и лесов зеленой зоны города требует детального учета природных ресурсов, их картирования с целью выделения функциональных зон разного назначения, включая охраняемые территории, объекты особого научного значения, зоны рекреационного использования, резервные территории для лесопользования и строительства.

Авторы благодарят науч. сотр. Института биологии КарНЦ РАН М. А. Бойчук, П. Н. Лапшина за помощь в определении листостебельных мхов.

Список литературы

Вампилова Л. Б. 1999. Региональный историко-географический анализ. Кн. 1. Ландшафты Карелии.. Спб: Изд. РГГМУ. 240 с. — *Зауголнова Л. Б., Ханина Л. Г.* 2004. Параметры мониторинга биоразнообразия лесов России на федеральном и региональном уровнях // Лесоведение. № 3. С. 3–14. — *Красная* книга Карелии. 2007. Петрозаводск: Карелия. 368 с. — *Ландшафтно-геохимические* основы фонового мониторинга природной среды. 1989. Москва: Недра. 264 с. — *Оценка* и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. 2000. Москва: Научный мир. 196 с. — *Платонова Е. А., Лантратова А. С.* 2009. Формирование растительного покрова окрестностей Петрозаводска // Лесоведение. № 5. С. 24–33. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М: Наука. 196 с. — Экосистемы ландшафтов запада средней тайги. 1990. Петрозаводск: Карелия. 284 с. — Red Data Book of East Fennoscandia. 1998. Helsinki: [s.n.]. 351 p.

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ ПЕТРОФИТНО-СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. Н. Подгаевская, Н. В. Золотарева

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. E-mail: enp@ipae.uran.ru

Ключевые слова: *редкие виды, ценопопуляции, горные степи.*

Значительный вклад в сохранение биоразнообразия растительного мира может внести изучение изолированных популяций редких видов растений. Наиболее полно эту задачу можно реализовать при изучении горных степей, которые на территории Свердловской области имеют реликтовый характер и представлены изолированными участками (Горчаковский, Ромахина, 1966). В состав горностепных сообществ входит большое число редких, эндемичных и реликтовых видов растений. Значительная часть местообитаний горных степей в области относится к памятникам природы — наименее охраняемой категории особо охраняемых природных территорий (ООПТ). В настоящее время участки степей, даже расположенные в пределах ООПТ, испытывают все возрастающее антропогенное воздействие, подвергаются разрушению в результате распашки земель, выпаса скота, разработки карьеров, рекреации и туризма. Все это в совокупности с уже существующей фрагментацией степной растительности приводит к трансформации сообществ, изменению позиций входящих в них видов и структуры их ценопопуляций.

В юго-западных районах Свердловской области (в пределах Красноуфимской лесостепи) были исследованы участки горных степей как на территории ботанических памятников природы Свердловской области, так и не относящиеся к сети ООПТ (Природные резерваты…, 2004). Практически все фрагменты степной растительности находятся вблизи населенных пунктов и подвержены различным антропогенным воздействиям. Изучены ценопопуляции петрофитно-степных видов растений, включенных в Красную книгу Свердловской области (2008): *Bupleurum multinerve* DC., *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., а также *Oxytropis kungurensis* Knjasev, включенный в Приложение Красной книги, как вид, требующий особого внимания к состоянию его популяций. Рассматриваемые виды на территории области имеют единичные местонахождения.

Геоботанические описания фитоценозов выполнялись по стандартной методике. Определение возрастных состояний растений проводились на основе критериев, предложенных Т. А. Работновым (1950)

и А. А. Урановым (1975). При анализе онтогенетической структуры ценопопуляций определяли основные популяционные параметры: плотность (М, число особей на м^2), индексы возрастности (Δ, дельта) (Уранов, 1975), эффективности (ω, омега) (Животовский, 2001), восстановления (Iв), замещения (Iз) и старения (Iс) (Жукова, 1995; Глотов, 1998). Все исследованные виды растений — стержнекорневые каудексообразующие многолетники, имеют моноцентрический тип биоморфы. Онтогенез полный, партикуляции особей не происходит, возобновление осуществляется исключительно семенным путем.

Bupleurum multinerve володушка многожилковая — южносибирский вид, на Урале является плейстоценовым реликтом, имеет обособленный фрагмент ареала. Большая часть местонахождений данного вида в Свердловской области сосредоточена на северо-востоке. В пределах Красноуфимской лесостепи по данным П. Л. Горчаковского (1967) и М. С. Князева (Красная книга…, 2008) было выявлено 3 местонахождения володушки многожильчатой. В результате проведенных нами исследований найдено еще одно местонахождение вида у с. Сарсы. Изучено две ценопопуляции (ЦП) *Bupleurum multinerve* (табл. 1).

ЦП 1 расположена в нивяниково-пустынноовсецовой степи, расположенной в верхней части южного склона крутизной 10°. Сообщество имеет площадь 60 м^2, в его составе насчитывается 43 вида, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 40%, глубина почвенного слоя 4 см. *Bupleurum multinerve* отмечена с проективным покрытием 7 %. Доминируют *Leucanthemum vulgare* L. (15%), *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski (15%), с меньшим обилием встречаются *Amoria montana* (L.) Sojak, *Achillea asiatica* Serg., *Allium rubens* Schrad. ex Willd., *Arenaria serpyllifolia* L., *Androsace septentrionalis* L., *Artemisia commutata* Bess., *Artemisia sericea* Web., *Astragalus danicus* Retz., *Aster alpinus* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Campanula sibirica* L., *Centaurea scabiosa* L., *Centaurea sibirica* L., *Dracocephalum thymiflorum* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Filipendula vulgaris* Moench, *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Galium album* Mill., *G. tinctorium* (L.) Scop., *Gypsophila altissima L., Pilosella echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Melilotus albus* Medik., *Origanum vulgare* L., *Oxytropis pilosa, Pimpinella saxifraga* L., *Plantago media* L., *Poa angustifolia* L., *Potentilla argentea* L., *Salvia stepposa* Shost., *Stipa capillata* L., *Stipa pennata*, L., *Thalictrum minus* L., *Trifolium pratense* L. и др. ЦП володушки нормальная полночленная молодого типа (табл. 1). В возрастном спектре доминируют ювенильные и зрелые генетативные особи (рис., I), плотность популяции — 8.3 особей на м^2. Индексы восстановления и замещения высокие, индекс старения наоборот низкий, доля прегенеративной фракции составляет 54.9%, все это указывает на то, что популяция находится в стабильном состоянии.

Таблица 1

Демографическая характеристика исследованных ценопопуляций редких видов растений

Вид/ЦП	Местонахождение ЦП	Тип ЦП	М	Δ	ω	Iв	Iз	Iс
Bupleurum multinerve 1 ЦП	Гора Монастырская (с. Сарсы)	молодая	8.3	0.29	0.49	0.56	1.22	0.02
Bupleurum multinerve 2 ЦП	Гора Кама-Баскан-Тау (пос. Усть-Бугалыш)	переходная	13.7	0.38	0.60	0.4	0.66	0.1
Oxytropis spicata 1 ЦП	Ботанический памятник природы Александровские степи, гора Остреньская (с. Александровское)	молодая	6.1	0.33	0.48	0.58	1.13	0.08
Oxytropis spicata 2 ЦП	Ботанический памятник природы Александровские степи, гора Титечная (пос. Александровское)	зреющая	8.1	0.31	0.63	0.45	0.83	0
Oxytropis kungurensis	Ботанический памятник природы Бугалышские горные ковыльные степи (пос. Средний Бугалыш)	молодая	7.5	0.28	0.47	0.58	1.27	0.003

ЦП 2 *Bupleurum multinerve* находится в шелляовсецово-типчаково-двусемяннобурачковой петрофитной степи, расположенной в верхней части юго-юго-восточного склона крутизной 20°. Сообщество имеет площадь 100 м^2, в его составе насчитывается 38 видов высших растений, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 40%, глубина почвенного слоя 6.6 см. *Bupleurum multinerve* отмечена с проективным покрытием 5 %. Доминируют *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. (20%), *Festuca valesiaca* (15%), *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag. (15%), с меньшим обилием встречаются *Allium rubens, Artemisia frigida* Willd., *Aster alpinus, Bupleurum multinerve, Carex pediformis* C. A. Mey., *Centaurea sibirica, Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Echinops crispus* S. Majorov, *Euphorbia seguieriana* Neck., *Gypsophila altissima, Hypericum elegans* Steph. ex Willd., *Koeleria cristata, Onosma simplicissima* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Polygala sibirica* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht., *Thymus bashkiriensis* Klok. et Shost., *Veronica spicata* L., *Vincetoxicum albowianum* (Kusn.) Pobed. и др.

По классификации «дельта-омега» ЦП 2 володушки многожилковой относится к переходному типу (табл. 1), возрастной спектр бимодальный с максимумами на виргинильных и зрелых генеративных особях (рис., II). Плотность ценопопуляции выше, чем в ЦП 1, индексы восстановления и замещения наоборот ниже. Ценопопуляция в хорошем состоянии.

Обе изученные ценопопуляции володушки многожилковой в стабильном состоянии, доля прегенеративной фракции высокая, максимум на зрелых генеративных особях в возрастном спектре характерен для

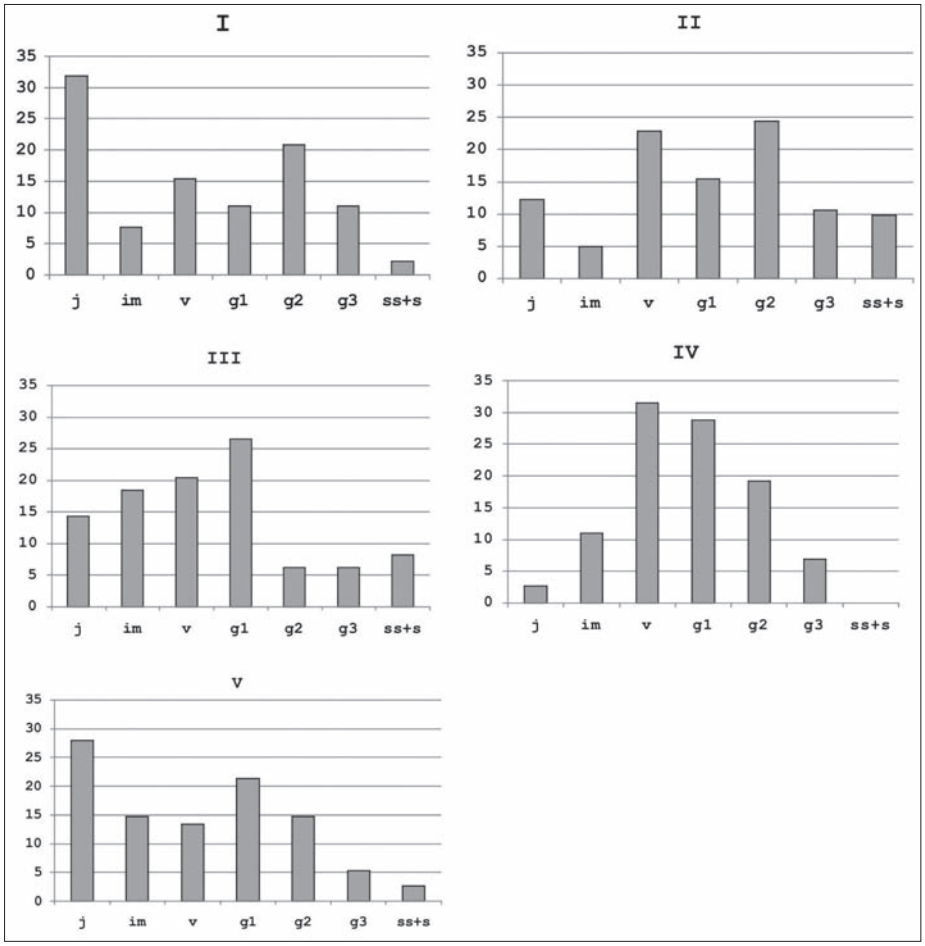


Рис. Онтогенетические спектры ценопопуляций.
I — *Bupleurum multinerve* ЦП 1; II — *Bupleurum multinerve* ЦП 2; III — *Oxytropis spicata* ЦП 1; IV — *Oxytropis spicata* ЦП 2; V — *Oxytropis kungurensis*. По осям абсцисс — онтогенетические состояния особей; по осям ординат — процентное содержание особей разных онтогенетических групп, %.

растений данной жизненной формы (Асташенков, Черемушкина, 2009). К сожалению, изученные ценопопуляции володушки находятся на участках, которые не относятся к ООПТ.

Oxytropis spicata остролодочник колосистый — эндемик Предуралья, Урала и Зауралья, произрастает в лесостепной зоне. На территории Свердловской области *O. spicata* имеет единичные местонахождения. Исследовано 2 ценопопуляции вида на территории памятников природы области (табл. 1).

ЦП 1 *Oxytropis spicata* расположена на вершине сопки в типчаково-мордовниково-шелковистополынных зарослях спиреи городчатой (площадь — 82.5 м^2). Сообщество насчитывает 53 вида, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 55 %, кустарникового — 35 %, глубина почвенного слоя 6.2 см, *Oxytropis spicata* отмечен с проективным покрытием 1 %. Доминируют *Spiraea crenata* L. (32 %), *Artemisia sericea* (15 %), *Echinops crispus* (15 %), *Festuca valesiaca* (8 %), значительно присутствие *Phleum phleoides* (5 %), с меньшим обилием встречаются *Anemone sylvestris* L., *Artemisia commutata*, *Aster alpinus*, *Centaurea scabiosa*, *Cerasus fruticosa* Pall., *Dianthus acicularis, Elytrigia reflexiaristata* (Nevski) Nevski, *Galium ruthenicum* Willd., *Galium tinctorum, Galium boreale* L., *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Hylotelephium trifyllum* (Haw.) Holub, *Hypericum elegans*, *Origanum vulgare*, *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Polygonatum odoratum*, *Onobrychis sibirica* (Sirj.) Turcz. ex Grossh., *Rosa majalis* Herrm. и др. Ценопопуляция *O. spicata* нормальная полночленная молодая (табл. 1). Возрастной спектр левосторонний с абсолютным максимумом на молодых генеративных особях (рис., III). Плотность особей невысокая — 6.1 шт. на м^2. Индексы восстановления и замещения свидетельствуют о нормальном возобновлении, состояние ценопопуляции можно считать стабильным.

ЦП 2 *O. spicata* находится петрофитноразнотравно-типчаковой степи, расположенной в верхней части юго-западного склона крутизной 12°. Сообщество имеет площадь 50 м^2, в его составе насчитывается 27 видов высших растений, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 80 %, глубина почвенного слоя 8.7 см. *Oxytropis spicata* отмечен с проективным покрытием 15 %. Доминирует *Festuca valesiaca* (70 %). с меньшим обилием встречаются *Aster alpinus, Artemisia commutata, Elytrigia lolioides* (Kar. et Kir.) Nevski, *Galium boreale, Galium ruthenicum, Gypsophila altissima, Linaria vulgaris* Mill., *Onobrychis sibirica, Lupinaster albus* Link, *Phleum phleoides, Potentilla humifusa, Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel., *Sanguisorba officinalis* L., *Silene klokovii* Knjasev, *Veronica spicata* и др. Ценопопуляция зреющая, в возрастном спектре доминируют виргинильные особи (рис., IV). Доля прегенеративных и генеративных особей высокая, что свидетельствует о стабильном состоянии ценопопуляции. Индексы восстановления и замещения указывают на хорошее возобновление вида в сообществе (табл. 1).

Обе изученные ценопопуляции *Oxytropis spicata* расположены на территории ботанических памятников природы Свердловской области, находятся в стабильном состоянии и успешно возобновляются.

Oxytropis kungurensis остролодочник кунгурский — эндемик Среднего Предуралья, основные местонахождения расположены на территории Пермской области (Князев, 1999). В Свердловской области известно единственное местонахождение данного вида на склонах р. Титнигул к северу от пос. Бугалыш.

Ценопопуляция *Oxytropis kungurensis* расположена на вершине известняковой сопки в сообществе северо-подмаренниково-типчаково-осоковой степи (площадь — 39 м^2), в сообществе 46 видов, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 60 %, глубина почвенного слоя 15.2 см, *Oxytropis kungurensis* отмечен с проективным покрытием 7 %. Доминируют *Festuca valesiaca* (15 %), *Carex pediformis* C. A. Mey. (15 %), значительно присутствие *Galium boreale* (10 %), *Elytrigia lolioides* (3 %), в меньшем обилии встречаются *Amoria montana*, *Artemisia armeniaca* Lam., *Aster alpinus, Astragalus silvisteppaceus* Knjasev, *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub, *Campanula sibirica*, *Campanula wolgensis* P. Smirn., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Filipendula vulgaris*, *Gypsophila altissima*, *Galium ruthenicum*, *Stipa pennata*, *Thesium ebracteatum* Hayne и др.

ЦП остролодочника кунгурского нормальная полночленная молодая (табл. 1). Возрастной спектр левосторонний с максимумом на ювенильных и молодых генеративных особях (рис., V), что указывает на хорошее семенное возобновление ценопопуляции. Индексы восстановления, замещения и старения также свидетельствуют об успешном возобновлении в ценопопуляции. М. С. Князев (SVER, 1999) указывал на малочисленность и низкую жизненность ценопопуляции *Oxytropis kungurensis*, в связи с активным выпасом коз на склоне сопки. В последние годы выпас существенно уменьшился, ценопопуляция остролодочника кунгурского восстанавливает свою численность. На настоящий момент ценопопуляция *Oxytropis kungurensis* хорошо возобновляется и находится в стабильном состоянии.

Все изученные виды растений стержнекорневые каудексообразующие поликарпики, относятся к моноцентрическому типу биоморф. Побеговая система образована разными типами монокарпических побегов. Онтогенезы всех видов простые, без партикуляции. У всех видов наиболее продолжительный по времени генеративный период, в частности, средневозрастное генеративное состояние. Ценопопуляции изученных видов растений нормальные, полночленные. Основные демографические популяционные параметры, а также высокая доля ювенильных растений в онтогенетических спектрах, указывают на стабильное состояние и хорошее возобновление ценопопуляций. Тем не менее, необходимы дальнейшие наблюдения, для выявления динамических тенденций, выяснения жизненной стратегии и уточнения статуса редкости видов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-«Урал» № 10-04–96055.

Список литературы

Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А. Состояние ценопопуляций *Bupleurum multinerve* DC. в различных условиях Хакасии и Алтая // Растительный мир Азиатской России, 2009. № 1(3). С. 94–99. — *Глотов Н. В.* Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149. — *Горчаковский П. Л.* Красноуфимская лесостепь — ботанический феномен Предуралья // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 11. С. 1574–1592. — *Горчаковский П. Л., Ромахина Н. П.* Северные форпосты степной растительности на предгорьях Урала: (В пределах Красноуфимской лесостепи) // Зап. / Свердл. отд-ние Всесоюз. ботан. о-ва. 1966. Вып. 4: Вопросы физиологии и геоботаники. С. 37–52. — *Животовский Л. А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. № 1. С. 3–7. — *Жукова Л. А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с. — *Князев М. С.* Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. I. Виды родства *Oxytropis uralensis* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 113–122. — Красная книга Свердловской области: Животные, растения грибы / М-во природ, ресурсов Свердл. обл.; [сост. В. Н. Большаков и др.; отв. ред. Н. С. Корытин]. Екатеринбург: Баско, 2008. 256 с. — Природные резерваты Свердловской области: Справочник / Составители С. А. Мамаев, В. В. Ипполитов, М. С. Князев, В. А. Ухналев. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 129 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. 176 с. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. № 2. С. 7–33.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ

Т. А. Полянская[1], Ю. А. Дорогова[2]

[1] Федеральное государственное учреждение «Национальный парк «Марий Чодра»
425090, Республика Марий Эл, Звениговский р-н, Красногорский, ул. Центральная, 73. E-mail: zamnayki@mail.ru

[2] Марийский государственный университет
424001, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1. E-mail: botanicamgy@inbox.ru

Ключевые слова: *эколого-ценотические группы, экологические шкалы, экологическая валентность.*

Классификация эколого-ценотических групп (ЭЦГ) сосудистых растений европейской части России произведена О. В. Смирновой и Л. Б. Заугольновой (Оценка…, 2000; Сохранение…, 2002) на основе эколого-ценотических свит А. А. Ниценко (1969) и исторических свит Г. М. Зозулина (1973). Бореальная (таежная) ЭЦГ объединяет виды растений, связанные с фитогенезисом темнохвойных лесов гумидных стран Евразии (Восточноевропейские…, 1994). Они характеризуются бореальным типом ареала, теневынослив-

востью, приспособлениями к условиям длительной зимы, влаголюбием в период вегетации, вегетативным способом разрастания (Полянская, 2006).

Цель данной работы: выявить экологическое разнообразие модельных видов растений бореальной ЭЦГ с помощью амплитудных экологических шкал Д. Н. Цыганова (1983). Объектами исследования являлись 9 видов растений разных жизненных форм: дерево — береза повислая (*Betula pendula* Roth); кустарники — бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.) и крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.); кустарничек — черника (*Vaccinium myrtillus* L.); травянистые многолетники: длиннокорневищный — майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), короткокорневищный — кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), рыхлодерновинный — ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), подземно-столоноклубнеобразующий — седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.) и однолетник — марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.).

Латинские названия видов растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

В данной работе использованы геоботанические описания лесных фитоценозов, сделанные авторами на территории Республики Марий Эл (РМЭ), и материалы по Московской области из базы данных FORUS-1, предоставленные ее создателями — Центром по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН и Институтом математических проблем биологии РАН (Smirnova et al., 2006). Для получения экологических параметров местообитаний ценопопуляций (ЦП) модельных видов флористические списки сосудистых растений соответствующих геоботанических описаний обработаны нами с использованием компьютерной программы EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 20006). Оценка экологических режимов лесных фитоценозов произведена с помощью метода средневзвешенной середины интервала (Компьютерная…, 2008) по 9 шкалам Д. Н. Цыганова: Tm — термоклиматической, Kn — континентальности климата, Om — омброклиматической аридности-гумидности, Cr — криоклиматической, Hd — увлажнения почвы, Tr — солевого режима почв, Nt — богатства почв азотом, Rc — кислотности почв, Lc — освещенности-затенения. Экологическое разнообразие модельных бореальных видов оценивали с помощью фракций экологической валентности, предложенных д.б.н., проф. Л. А. Жуковой (Жукова, 2004; Экологические…, 2010). Экологическая валентность — мера приспособленности популяций конкретного вида к изменению только одного экологического фактора (Жукова, 2004). Потенциальная экологическая валентность вида (PEV) равна отношению диапазона баллов (ступеней) конкретного вида ко всей шкале (Жукова, 2004; Дорогова, Жукова, 2009):

$$PEV = \frac{\left(A_{\max} - A_{\min} + 1\right)}{n},$$

где $A_{\max}$ и $A_{\min}$ — максимальные и минимальные значения баллов (ступеней) шкалы, занятых отдельным видом; n — общее число баллов (ступеней) в шкале; 1 — добавляется как 1-е деление шкалы, с которого по данному фактору начинается диапазон вида.

При проведении исследований конкретных ЦП в сообществе можно определить реализованную экологическую валентность (REV) по следующей формуле (Жукова, 2004; Дорогова, Жукова, 2009):

$$REV = \frac{\left(A_{\max} - A_{\min} + 0{,}01\right)}{n},$$

где $A_{\max}$ и $A_{\min}$ — максимальные и минимальные значения баллов (ступеней) шкалы, занятые конкретными ценопопуляциями на шкале; n — общее число баллов (ступеней) в шкале; 0.01 — добавляется как 1-е деление шкалы, с которого встречаются изученные ценопопуляции.

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ЦП оценивается при помощи коэффициента экологической эффективности (*К. ec.eff.*) (Жукова и др., 2007; Экологические…, 2010), вычисляемого по формуле:

$$Ke\ .eff. = \frac{REV}{PEV} \times 100\ \%,$$

где *PEV* — потенциальная экологическая валентность, *REV* — реализованная экологическая валентность.

В основе распределения видов по фракциям валентности лежит экспертная оценка Л. А. Жуковой (2004), согласно которой стеновалентными считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, эвривалентными — более 2/3 шкалы, остальные виды — мезовалентными (Жукова, 2004).

По термоклиматической шкале модельные таежные виды занимают мезовалетные позиции (*PEV* = 0.47–0.59), и только *Euonymus verrucosa* является гемистеновалентным (*PEV* = 0.35). Полученные реальные диапазоны свидетельствуют о достаточно узких позициях исследованных видов в условиях Московской области (баллы: 6.09–8.58). Несколько шире они распространены в фитоценозах РМЭ (баллы: 5.00–9.00). Наибольшие показатели коэффициента экологической эффективности получены для *Vaccinium myrtillus* (40), *Frangula alnus* (38), *Trientalis europaea* (36). Для шкалы континентальности климата, показывающей преобладание определенных воздушных масс, характерно доминирование эвривалентной фракции (*PEV* = 0.73–0.90). И только у *Maianthemum bifolium* низкое значение *PEV* (0.47), он — мезовалент. У большинства модельных видов наблюдается максимальный диапазон значений по данной шкале: от 3 до

15 баллов. Это свидетельствует о достаточной приспособленности большинства исследованных таежных видов к континентальному климату Европейской России. По омброклиматической шкале, показывающей соотношение осадков и испарения, у модельных бореальных растений наблюдается преобладание стеновалентной и гемистеновалентной фракций с *PEV* =0.27–0.40. Для местообитаний РМЭ выявлены более высокие показатели *REV* (0.07–0.17) по сравнению с Московской областью (*REV* = 0.05–0.12). Наибольшие значения коэффициента экологической эффективности получены для *Luzula pilosa* (52) и *Oxalis acetosella* (36). По криоклиматической шкале большинство видов мезоваленты с *PEV* = 0.47–0.53. Низкие значения *PEV* у стеновалента *Euonymus verrucosa* (0.27). Береза повислая — гемиэвривалент (*PEV* = 0.60), ее ЦП способны обитать в разнообразных условиях криоклиматического фактора. Наибольшие экологические возможности реализованы у ожики волосистой (*K. ec.eff.* = 47), крушины ломкой (*K. ec.eff.* = 47) и черники (*K. ec.eff.* = 40). По шкале увлажнения почв среди таежных модельных растений не выявлена доминирующая фракция; примерно в равных соотношениях встречаются мезоваленты, стеноваленты и гемистеноваленты. Следовательно, для многих объектов исследования данный фактор является лимитирующим. Нами расширена шкала увлажнения почв в сторону увеличения действия фактора у *Maianthemum bifolium* (до балла 16.0 — сыро-лесолугового/болотно-лесолугового увлажнения) и *Luzula pilosa* — в сторону уменьшения действия фактора (до балла 10.0 — лугово-степное/сухо-лесолуговое увлажнение) (табл.). Коэффициенты экологической эффективности наибольшие у *Maianthemum bifolium* (84) и *Luzula pilosa* (73). По шкале солевого режима почв наблюдается явное преобладание фракции гемистеновалентных видов (*PEV* = 0.37–0.38). По данной шкале, насчитывающей 19 баллов, наиболее часто встречается диапазон значений от 1-го (особо бедных почв) до 7-го (довольно богатых почв) баллов. В правой части шкалы на более богатых почвах эти виды встречаются крайне редко. И только *Betula pendula* с *PEV* = 0.47 является мезовалентным видом. Нами уточнены экологические позиции по шкале солевого режима почв для крушины ломкой и седмичника европейского в сторону увеличения действия фактора (табл.). Коэффициенты экологической эффективности наиболее высокие у *Fragula alnus* (45) и *Trientalis europaea* (70).

Таблица

Уточненные экологические позиции модельных бореальных видов растений по шкалам Д. Н. Цыганова (1983)

Вид	Экологические шкалы				
	Hd	**Tr**	**Nt**	**Rc**	**Lc**
Euonymus verrucosa			1.00–7.00 1.00–7.18 (299)	7.00–11.00 5.50–11.00 (299)	
Frangula alnus		1.00–7.00 1.00–7.19 (321)		1.00–6.00 1.00–7.23 (321)	
Luzula pilosa	11.00–17.00* 10.00–15.00** (484) ***		3.00–7.00 4.00–8.00 (484)	5.0–7.00 3.00–7.80 (484)	3.00–8.00 2.00–6.30 (484)
Maianthemum bifolium	11.00–15.00 11.70–16.00 (620)				
Melampyrum pratense		1.00–7.00 4.00–7.10 (257)	1.00–7.00 4.00–7.10 (257)	1.00–7.00 4.00–8.00 (257)	
Oxalis acetosella			5.00–10.00 4.00–8.00 (414)		
Trientalis europaea		1.00–6.00 4.00–6.89 (487)	1.00–5.00 3.00–7.17 (487)	1.00–7.00 3.00–8.02 (487)	
Vaccinium myrtillus				1.00–6.00 2.70–7.70 (480)	

Примечание. Экологические шкалы Д. Н. Цыганова: Hd — увлажнения почвы, Tr — солевого режима почв, Nt — богатства почв азотом, Rc — кислотности почв, Lc — освещенности-затенения. * — балловые диапазоны вида, указанные Д. Н. Цыгановым; ** — уточненные нами балловые диапазоны видов, *** — количество использованных геоботанических описаний

По шкале богатства почв азотом преобладает фракция гемиэвривалентных видов (*PEV* = 0.61–0.65). Особенно широки экологические позиции у *Betula pendula* (*PEV* = 0.82). Нами уточнены балловые диапазоны по шкале богатства почв азотом в сторону увеличения действия фактора для бересклета бородавчатого, ожики волосистой, седмичника европейского, а в сторону уменьшения действия фактора — для кислицы обыкновенной (табл.). *REV* выше в фитоценозах РМЭ у 7 видов (*Fragula alnus*, *Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Melampyrum pratense, Oxalis acetosella, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus*). Наибольшие экологические возможности реализованы у черники (*K. ec.eff.* = 77). Большинству модельных

бореальных видов свойствен широкий диапазон адаптаций, как к бедным, так и к богатым азотом почвам. По шкале кислотности почв исследованные ЦП растений относятся к различным фракциям экологической валентности. Таежные виды обитают в условиях от очень сильно кислых до слабощелочных почв с обобщенными балловыми диапазонами 1–11. Нашими исследованиями показано, что *Euonymus verrucosa, Frangula alnus, Luzula pilosa, Melampyrum pratense, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus* могут встречаться в более широких экологических диапазонах кислотности почв по сравнению с указанными Д. Н. Цыгановым (табл.). Высокий *K. ec.eff.* (78) выявлен у ожики волосистой в сообществах РМЭ. Особо стоит шкала освещенности-затенения, по которой в бореальной ЭЦГ преобладают эвривалентные виды с *PEV* = 0.78–0.0.89. Береза повислая является гемиэвривалентом с *PEV* = 0.67. Для ожики волосистой расширена левая граница диапазона по данной шкале до балла 2.00 (табл.). Таким образом, фактор освещенности-затенения для модельных видов растений не является лимитирующим, и их ЦП осваивают как достаточно затененные местообитания, так и экотонные сообщества лесных полян и опушек.

Принадлежность модельных бореальных видов растений к различным жизненным формам не определяет степени их экологических адаптаций. Изучение экологических позиций по шкалам позволяет установить для каждого вида ограничивающие их распространение факторы.

Таким образом, для модельных видов бореальной эколого-ценотической группы лимитирующими экологическими факторами являются омброклиматический, увлажнения почв и солевой режим почв. Наибольшее экологическое разнообразие выявлено по двум шкалам Д. Н. Цыганова (1983): криоклиматической и кислотности почв. По ним отмечены все фракции экологической валентности видов: стеновалентные, гемистеновалентные, мезовалентные, гемиэвривалентные, эвривалентные.

Список литературы

Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. / Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова, С. И. Чумаченко и др. М. 364 с. — *Грохлина Т. И., Ханина Л. Г.* 2006. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола. С. 87–89. — *Дорогова Ю. А., Жукова Л. А.* 2009. Экологическая характеристика ценопопуляций липы сердцевидной в подзоне хвойно-широколиственных лесов // Вестник Казанского гос. аграр. ун-та. № 2 (12). Казань. С. 155–160. — *Жукова Л. А.* 2004. Оценка экологической валентности основных эколого-ценотических групп: подходы и методы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Кн. 1. С. 256–259. — *Жукова Л. А., Турмухаметова Н. В., Акшенцев Е. В.* 2007. Экологическая характеристика некоторых видов растений // Онтогенетический атлас растений / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола. Т. 5. С. 318–331. — *Зозулин Г. М.* 1973. Исторические свиты растительности Европейской части России // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1081–1092. — *Компьютерная* обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWine. 2008. / Е. В. Зубкова, Л. Г. Ханина, Т. И. Грохлина, Ю. А. Дорогова. Йошкар-Ола, 96 с. — *Ниценко А. А.* 1969. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. Т. 54. № 7. С. 1002–1014. — *Оценка* и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. 2000. / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина и др. М. 196 с. — *Полянская Т. А.* 2006. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка «Марий Чодра». Йошкар-Ола. 156 с. — *Сохранение* и восстановление биоразнообразия 2002. / В. Е. Флинт, О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова и др. М. 286 с. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 198 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). 1995. СПб. 990 с. — *Экологические* шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография. 2010. / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова, М. Н. Гаврилова, Т. А. Полянская. Йошкар-Ола. 368 с. — *Smirnova O.*, *Zaugol'nova L.*, *Khanina L.*, *Braslavskaya T.*, *Glukhova E.* 2006. FORUS database on geobotanic relevés of European Russian forests // Математическая биология и биоинформатика: I Междунар. конф. (г. Пущино, 9–15 октября 2006 г.): доклады. М. С. 150–151.

ЗАПОВЕДНИКИ СРЕДНЕГО УРАЛА — СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЕ В СТРУКТУРЕ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОГО И ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНОВ

Т. С. Проказина

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84. E-mail: tsprokazina@gmail.com

Ключевые слова: *лесные экосистемы, темнохвойные леса, флористическое разнообразие, эколого-ценотическая структура, экологическая диагностика.*

Урал — уникальная природная территория, как в географическом, так и в биологическом отношении. На территории этой горной страны, вытянувшейся почти строго с севера на юг, перекрываются ареалы европейских и сибирских видов, что создает совершенно уникальное видовое разнообразие. На Среднем и Северном Урале, благодаря труднодоступности и малой освоенности, сохранились флористически богатые участки темнохвойных бореальных лесов, представляющие огромную ценность в природоохранном отношении и интерес для исследований.

Уральские горы мешают движению воздушных потоков с запада, поэтому на их западном макросклоне осадков выпадает больше, чем на восточном. Многие исследователи (Игошина 1964; Горчаковский и др., 1994; и др.) отмечают различия по характеру растительности между западным и восточным макросклонами. Целью данного исследования являются характеристика этих различий и выявление их флористической, эколого-ценотической и экологической основы.

В качестве модельных территорий были выбраны два среднетаежных заповедника Среднего Урала, расположенные по разные стороны Большого Уральского хребта (рис. 1).

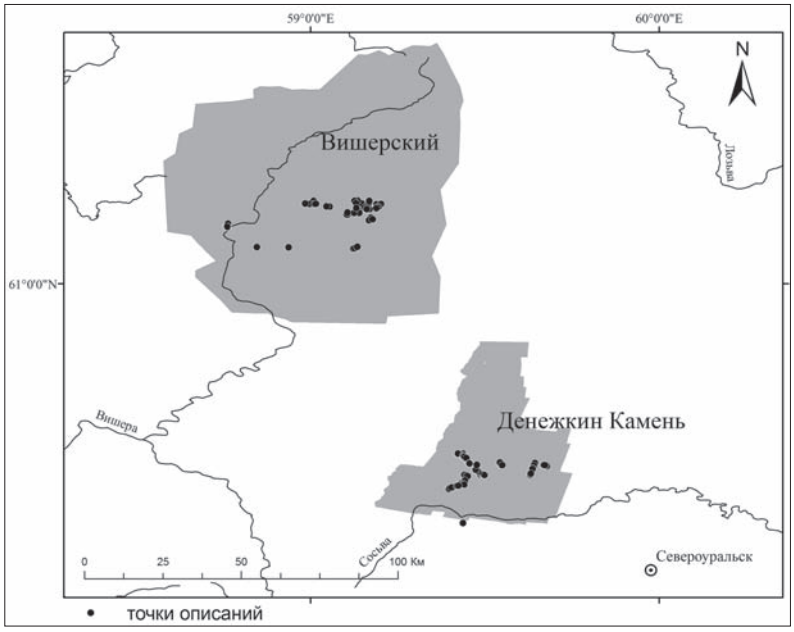


Рис. 1. Географическое положение модельных территорий.

Вишерский заповедник (Пермская область) расположен на западном макросклоне Урала, на границе Среднего и Северного Урала. На расстоянии менее 10 км от него начинается граница заповедника «Денежкин Камень» (Свердловская область), относящегося уже к восточному макросклону. Их разделяет хребет с максимальной высотой в этой части 1410 м над ур. м. Расстояние между теми участками заповедников, где сделано большинство описаний — около 90 км.

Описания были сделаны в среднегорных районах обоих заповедников, фоновая растительность которых представлена темнохвойными лесами. Так как одной из задач экспедиций было описание всех типов лесной растительности заповедников, то, помимо ненарушенных и старовозрастных темнохвойных лесов, были сделаны описания различных производных вариантов (березняки, осинники, сосняки, участки массовых ветровалов и т. д.). Таким образом, мы сравнивали на разных склонах Большого Уральского хребта темнохвойные леса и их производные.

Геоботанические описания выполнялись на площадках 100 м^2, на которых выявлялся полный видовой состав сосудистых растений и мохообразных. Обилие видов указывалось по шкале Браун-Бланке. Всего было выполнено 201 описание (115 в заповеднике «Денежкин Камень» и 86 — в Вишерском заповеднике), материал был собран в 1999, 2006 и 2007 гг.

При обработке собранного материала были использованы следующие методы:

- ординация описаний по флористическому сходству;
- кластеризация по методу Уорда;
- детальный анализ флористического состава сообществ в составе выделенных кластеров, определение синтаксономического положения кластеров в эколого-флористической классификации и в типологической схеме лесов по Л. Б. Заугольновой;
- составление и анализ эколого-ценотических спектров для выделенных кластеров, определение их положения в экологическом пространстве (используются шкалы Д. Н. Цыганова).
- сравнение общего флористического состава кластеров на основе коэффициента Жаккара и Съеренсена-Чекановского.

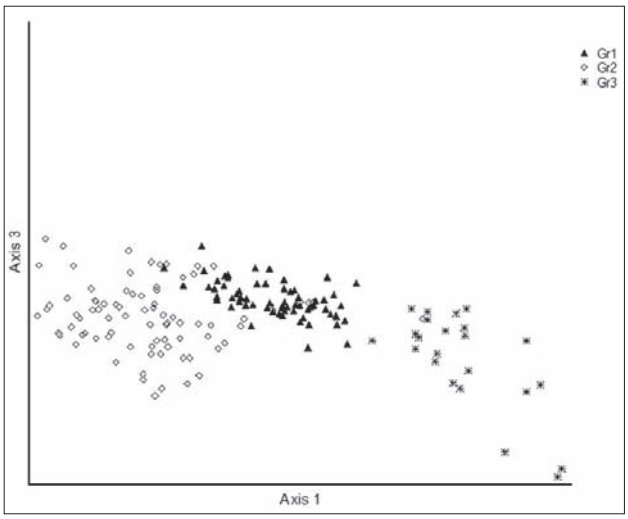


Рис. 2. Результаты ординации и кластеризации геоботанических описаний по флористическому сходству.
По обеим осям — размах варьирования показателя флористического сходства. Условные обозначения: Gr1 — группа 1. Gr2 — группа 2. Gr3 — группа 3.

В результате кластеризации и ординации было выделено три группы описаний (рис. 2). Две из них включают преимущественно описания из заповедника «Денежкин камень», тогда как практически все описания, выполненные в Вишерском заповеднике, составляют отдельную группу. Группы были пронумерованы в соответствии с порядком их отделения при кластеризации.

В ходе анализа флористического состава групп методом составления классификационных таблиц,

были выявлены их различия по следующим характеристикам. Группы 1 и 2 включают описания темнохвойных и производных от них лесов (березняки и осинники), в травяном покрове которых представлены как высокотравные, так и мелкотравные виды. Группа 1 — это преимущественно описания с восточного макросклона (заповедник «Денежкин Камень»), группа 2 — только описания с западного макросклона (Вишерский заповедник). При классификации по составу диагностических константных видов обе группы отнесены к асс. ***Aconito septentrionalis–Piceetum obovatae*** Zaugoln et Moroz. 2004 (пихто-ельники высокотравные); дифференцированы же они, в основном, малоконстантными видами. В эколого-флористической классификации к ассоциации относят все производные сообщества, если они сохранили основу флористического состава, свойственного малонарушенным сообществам, поэтому, помимо собственно пихто-ельников, эти группы включают описания березняков и осинников, сформировавшихся на месте вырубок. Группа 3 — это сосняки заповедника «Денежкин Камень», имеющие пирогенное происхождение (на что указывает значительное количество углей в почве; угли обнаружены при выполнении практически всех описаний в этом заповеднике), нередко — заболоченные. Эта группа четко дифференцирована набором олиготрофных видов.

Таким образом, группы 1 и 2, включающие описания высокотравных лесов, наиболее похожи по общему флористическому составу, несмотря на то, что леса относятся к разным макросклонам. От них резко отличаются олиготрофные пирогенные сосняки (группа 3), особенно от высокотравных лесов западного макросклона (группа 2), тогда как между группами 1 и 3, включающими описания с одного и того же восточного макросклона, различия менее значительны.

В табл. 1 представлены коэффициенты Жаккара и Съеренсена-Чекановского, на основе которых сравниваются сводные флористические списки выделенных групп описаний.

Таблица 1

Коэффициенты Жаккара и Съеренсена-Чекановского

	Группа 1	Группа 2	Группа 3
Группа 1			0.42 *0.59*
Группа 2	0.512096774 *0.677333333*		
Группа 3		0.30952381 *0.472727273*	

Примечание Верхний коэффициент посчитан по методу Жаккара, нижний (выделен курсивом) — по методу Съеренсена-Чекановского.

Для сравнения групп была также использована ординация по экологическим шкалам Цыганова (1983). Хотя эти шкалы разработаны для регионов Центральной России и применение их в условиях горного Урала очень условно, но мы считаем возможным пользоваться этими шкалами (без их предварительной калибровки и верификации) при решении задачи сравнения групп, выделенных при кластеризации, путем их взаимной ординации.

При ординации по шкалам описаний лесов заповедников «Денежкин камень» и Вишерский наиболее высока корреляция с 1-й осью флористической ординации по фактору азотного богатства почвы (t = 0.697) (табл. 2), для шкал остальных почвенных факторов эта связь слабее. Из табл. 2 видно, что связь с флористической ординацией описаний также обнаруживают их оценки по шкалам климатических факторов — таких как суровость зим (Cr) и среднегодовые температуры (шкала бореальности-неморальности климата, Tm).

Таблица 2

Показатели связи между ординацией описаний по флористическому сходству (1-я ось) и по экологическим шкалам

Шкала	Коэффициент корреляции Пирсона
Tm (термоклиматическая)	**–0.543**
Kn (континентальность климата)	0.275
Om (засушливость климата)	0.430
Cr (криотермность — показатель суровости зим)	**0.585**
Hd (степень увлажения почвы)	–0.158
Tr (трофности (общее богатство) и солевой режим почвы)	**–0.524**
Nt (богатство почвы азотом)	**–0.697**
Rc (кислотность почвы)	–0.351
Lc (освещенность)	– 0.227
Fh (устойчивость увлажнения)	– 0.412

Для анализа флористических различий кластеров также были составлены эколого-ценотические спектры, показывающие соотношение видов разных эколого-ценотических групп (ЭЦГ) в каждом кластере (табл. 3).

Таблица 3

Эколого-ценотические спектры групп описаний, указаны доли разных эколого-ценотических групп в выделенных группах описаний

Выборка	Br_k	Br_m	Hh	Md	Nm	Nt	Olg	Pn	Wt	Видовая насыщенность
Группа 1	18.17	33.58	27.97	3.73	5.65	**4.62**	**0.69**	1.48	4.11	43
Группа 2	18.85	35.09	22.38	3.27	5.7	**4.62**	**2.61**	4.36	3.12	31
Группа 3	23.23	30.01	21.62	3.11	6.75	**0**	**7.16**	5.09	3.04	33

Примечание. Br_k — бореальные кустарнички, Br_m — бореальное мелкотравье, Hh — высокотравные виды, Md — луговые виды, Nm — неморальные виды, Nt — нитрофильные виды, Olg — олиготрофные виды (в основном, виды верховых болот), Pn — боровые виды, Wt — болотные виды (виды низовых болот и прибрежные виды).

Из табл. 3 видно, что группы описаний заметнее всего различаются долей олиготрофных видов (в сводном списке группы 3 число этих видов максимально, в сводном списке группы 1 — минимально) и нитрофильных видов (в группе 3 виды этой ЭЦГ отсутствуют). В остальном выделенные в ходе флористической ординации группы описаний очень схожи по эколого-ценотическим спектрам.

Подводя итоги обсуждения, можно сказать следующее. Несмотря на заметные флористические различия, «флористическое ядро» лесных сообществ на обоих макросклонах Среднего Урала идентично, и основной тип среднегорной растительности — это пихто-ельники разнотравные с участием высокотравных и нитрофильных видов. Различные производные сообщества — березняки и осинники — сформировались после вырубок или ветровалов, которым подвергались леса этих заповедников. Более сильным антропогенным воздействиям подверглась территория заповедника «Денежкин Камень» (в разные периоды этот заповедник имел разную площадь, в период с 1961 по 1991 г. на его территории был леспромхоз). Поэтому большинство лесов этого заповедника глубже нарушены, и эколого-ценотический спектр их флоры более широк, однако, несмотря на это, леса заповедника «Денежкин камень» все же сохранили основные черты, характерные для пихто-ельников. Климатические факторы, связанные с различием макросклонов, влияют на флористическую дифференциацию исследованных лесов менее значительно, чем можно было ожидать. Чем меньше глубина нарушений лесных сообществ, тем меньше они подвержены воздействию этих факторов.

Выражаю огромную благодарность за помощь в подготовке тезисов моему научному руководителю О. В. Смирновой, и Т. Ю. Браславской.

Список литературы

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А., Князев М. С. и др. 1994. Определитель растений Среднего Урала. М.: Наука. 525 с. — *Игошина К. Н.* Растительность Урала // Геоботаника. М. Вып. 16. 1964. С. 83–230. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 196 с.

СОСТАВ, СТРУКТУРА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ПРЕДВОЛЖЬЯ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

Н. Б. Прохоренко, А. Е. Красавина

Казанский (Приволжский) федеральный университет
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18. E-mail: nbprokhorenko@mail.ru

Ключевые слова: *эколого-ценотические группы, экологические шкалы, экологическая валентность видов.*

Согласно ботанико-географическому районированию Республики Татарстан (РТ) широколиственные леса (липово-дубовые и дубовые) распространены на территории 4 экологических регионов, расположенных преимущественно в Предволжских и Закамских, а также Предкамских районах (Бакини др., 2001). В пределах РТ сообщества широколиственных лесов подвержены значительной трансформации под влиянием хозяйственной деятельности, за исключением Волжско-Камского возвышенно-равнинного региона, где они охраняются на территории Сараловского участка Волжско-Камского государственного заповедника.

Для хвойно-широколиственных и широколиственных лесов Европейской части России проведены обобщающие исследования с позиций эколого-флористического подхода, которые позволили наиболее точно определить ландшафтные различия между сообществами, и на этой основе выделить классификационные единицы (Заугольноваи др., 2001; Заугольнова, Браславская, 2003; Восточноевропейские…, 2004). Леса РТ и других восточных районов Европейской России в меньшей степени охвачены аналогичными исследованиями.

В задачи наших исследований входило: 1) дать характеристику видовому разнообразию и строению сообществ; 2) определить их эколого-ценотическую структуру; 3) провести анализ экологической валентности ценотически значимых видов растений.

Геоботанические описания и количественные перечеты проводились в Верхнеуслонском р-не РТ в течение вегетационных периодов 2009–2010 гг. Видовой состав и строение сообществ анализировались на

12 временных пробных площадях в 1000 м^2, а количественное участие видов подлеска и подроста — на лентах площадью 140 м^2. Принадлежность вида к определенной эколого-ценотической группе устанавливали с использованием материалов, представленных на сайте http://www.impb.ru/spm/geobot./ecg., которые были получены методами математической статистики В. Э. Смирновым с соавт. (2006). По количественному соотношению эколого-ценотических групп судили об эколого-ценотической структуре сообществ в целом. Для экологической оценки местообитаний константные виды со встречаемостью более 40 % анализировались по их отношению к 6 факторам среды с использованием шкал Д. Н. Цыганова (1983): Tm — термоклиматической, Om — омброклиматической, Hd — увлажнения почв, Tr — солевого режима, Rc — кислотности почв и Nt — богатства почв азотом. Согласно диапазону, который занимает вид по каждой из шкал, определялась его потенциальная экологическая валентность *PEV*:

$$PEV = (A_{max} - A_{min} + 1)/n,$$

где A_{max} и A_{min} — максимальные и минимальные значения баллов (ступеней) шкалы, занятых отдельным видом; n — общее число баллов (ступеней) в шкале; 1 — добавляется как 1-е деление шкалы, с которого по данному фактору начинается диапазон вида. По значению *PEV* виды были отнесены к определенной фракции: стено-(СВ) (0.01–0.33), гемистено- (ГСВ) (0.34–0.44), мезо- (МВ) (0.45–0.55), гемиэври- (ГЭВ) (0.56–0.66) или эвривалентным (ЭВ) (0.67–1.00) (Восточноевропейские…, 2004).

Таблица 1

Состав и количественное участие видов различных ярусов (фрагмент)

Номер описания	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**Встречаемость, %**	**ЭЦГ**
Экспозиция	**Ю-ЮЗ**	**Ю-В**	**С-З**	**В**	**З**	**Ю-З**	**Ю-ЮВ**	**В-ЮВ**	**Ю-ЮВ**	**Ю**	**В**	**С-З**		
Крутизна, °	**20**	**16**	**25**	**28**	**25**	**20**	**40**	**30**	**25**	**15**	**30**	**25**		
Сомкнутость крон, %	**75**	**60**	**50**	**55**	**60**	**60**	**35**	**75**	**65**	**65**	**50**	**45**		
Общее покрытие подлеска, %	**35**	**5**	**15**	**40**	**35**	**65**	**60**	**65**	**45**	**45**	**40**	**20**		
Проективное покрытие травяного яруса, %	**80**	**55**	**40**	**65**	**54**	**90**	**90**	**40**	**50**	**60**	**45**	**50**		
Список сосудистых растений	**Частное проективное покрытие, %**													
Деревья														
Acer platanoides	40	10	54	40	60	35	25	45	40	35	50	55	100	Nm
Sorbus aucuparia	10	2	3	10	15			18	15	15	10	5	83	Br
Populus tremula	30		21		42	15	10	15	15	20		20	75	Nm
Quercus robur	50	50			40	28	15			20			50	Nm
Betula pendula				21	8			20			10		33	Br
Malus sylvestris					5	8		15					25	MFr
Ulmus glabra		2		4							10		25	Nm
Padus racemosus	2									5			17	Nt
Tilia cordata		20				15							17	Nm
Кустарники														
Corylus avellana	50	5	19	18	28	45	30	25	20	25	10	20	100	Nm
Euonymus verrucosa	10			25	20	45	20	35	30	20	55	23	83	Nm
Rosa majalis					15	5	15	10	10				42	MFr
Sambucus racemosa					15	10		8	8	7			42	Br
Lonicera xylosteum		2		2						5			25	Nm
Viburnum opulus						15		18			3		25	Nt
Rubus idaeus			15				10					10	25	Br
Cerasus fruticosa								3	5				17	St
Daphne mesereum				3							5		17	Br
Amelanchier canadensis	2												8	Nm
Humulus lupulus	1												8	Nt
Травяной покров														
Convallaria majalis	20	50	19	45	35	43	55	35	20	30	45	15	100	Nm
Aegopodium podagraria	85	55	25		30	50	40	20	20	20		25	83	Nm
Polygonatum multiflorum	10		5	5	15	19				10	4	5	66	Nm
Actaea spicata	5	3		1	10	10	15				4		58	Nm
Campanula trachelium	2	1		1	2	2	5	10					58	Nm
Fragaria viridis		1	11	34	24						45	15	50	MDr
Viola mirabilis	7		2			1	5		3			4	50	Nm
Taraxacum officinale		1	3		3			3	3			4	50	MFr
Agrimonia eupatoria			5			5		8	5	3			42	MDr
Arctium minus			2			5	4					4	33	MFr
Artemisia vulgaris		2				2		5		2			33	MFr
Asarum europaeum	10	5				15	45						33	Nm
Mercurialis perennis	2			3		8					4		33	Nm
Poa nemoralis	2				4		8				5		33	Nm
Solidago virgaurea				8				4	4	6			33	Br
Urtica dioica				6			3	2		2			33	Nt
Galium mollugo									5	3	10		25	MFr

Примечание. Nm — неморальные; Br — бореальные; MFr — влажно-луговые; MDr — суходольно-луговые; Nt — нитрофильные; St — степные виды.

Исследуемые широколиственные леса произрастают на пологих и крутых склонах (16–40°) различных экспозиций. В составе сообществ нами было обнаружено 65 видов сосудистых растений, среди которых 9 видов — древесные растения, 11 — кустарники, остальные виды — полукустарники и многолетние травы (табл. 1). В составе одной пробной площади насчитывается от 17 до 25 видов. Только около 10 из общего числа видов характеризуются встречаемостью более 60 %, остальное большинство видов не обладает высоким постоянством.

В древостое наибольшую роль играют *Acer platanoides, Quercus robur, Populus tremula* и *Sorbus aucuparia.* Сомкнутость крон варьирует в пределах 35–75 %. Естественное возобновление, согласно оценочной шкале (Анучин, 2004), редкое, его средняя численность составляет около 1200 шт./га. Среди молодого поколения количественно преобладают растения *Acer platanoides* (табл. 2).

Доминантами кустарникового яруса во всех описаниях выступают *Corylus avellana* и *Euonymus verrucosa,* их доля участия более 90 % (табл. 3). Общее число растений, формирующих подлесок, не высокое и в среднем составляет 350 шт./га.

Таблица 2

Характеристика подроста

Вид	Среднее кол-во, шт./га	Доля участия, %
Acer platanoides	1039	86
Quercus robur	109	9
Sorbus aucuparia	46	3.8
Populus tremula	9	0.7
Betula pendula	6	0.5
Общая численность, шт./га	1209	100

Таблица 3

Характеристика подлеска

Вид	Среднее кол-во, шт./га	Доля участия, %
Corylus avellana	173	51.8
Euonymus verrucosa	137	41
Rubus idaeus	14	4.2
Rosa majalis	10	3
Общая численность, шт./га	334	100

В травяном покрове, проективное покрытие которого в среднем около 60 %, наибольшее постоянство отмечено для *Convallaria majalis, Aegopodium podagraria, Polygonatum multiflorum, Actaea spicata, Campanula trachelium, Fragaria viridis* и *Viola mirabilis.*

Эколого-ценотический анализ показал, что большинство встреченных в районе исследований видов (45 %) относится к неморальной группе, что характерно для широколиственных лесов на протяжении всей зоны произрастания (рис.).

Однако, по сравнению с широколиственными лесами Центральной России, в составе которых неморальных видов насчитывается от 60 до 75 % (Заугольнова, Браславская, 2003), в исследуемых сообществах участие этой группы заметно меньшее. Снижение доли неморальных видов происходит в основном за счет повышения роли луговых, нитрофильных и степных видов. Общее число луговых видов, как совокупность влажно- и сухолуговых, в районе исследования составляет около 30 %, а нитрофильных — 7 %, в то время как для широколиственных лесов Московской области, заповедника Калужские засеки, юга Брянской области их количество не превышает соответственно 13 и 3 %. Наличие видов степной группы, которая объединяет в своем составе растения луговых и настоящих степей, во многом указывает на дефицит увлажнения в широколиственных лесах Верхнеуслонского р-на. Такие представители, как *Cerasus fruticosa, Campanula bononiensis, Eryngium planum, Gentiana cruciata,* произрастают и в составе открытых сообществ остепненных склонов. Их участие в эколого-ценотическом спектре составляет около 10 %. Количество бореальных видов невелико (15 %) и сопоставимо с данными из других районов Центральной России. Нами не были выявлены виды боровой группы, хотя они всегда присутствуют (около 3 %) в широколиственных лесах, расположенных западнее и южнее территории РТ. Таким образом, в зоне широколиственных лесов при продвижении с запада на восток эколого-ценотическая структура сообществ изменяется в сторону повышения роли луговых и лугово-степных растений на фоне снижения участия неморальных видов.

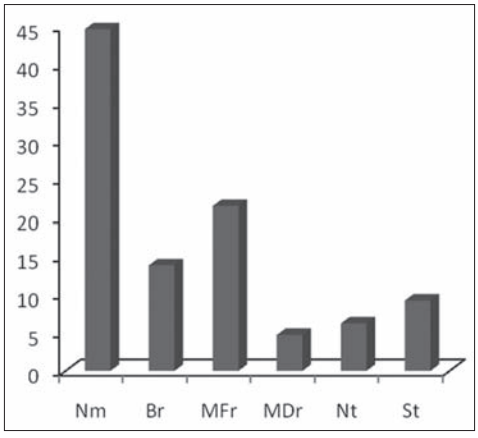


Рис. Доля участия видов различных эколого-ценотических групп в составе широколиственных лесов Предволжья РТ.

По оси абцисс — эколого-ценотические группы: Nm — неморальная, Br — бореальная, MFr — влажно-луговая, MDr — суходольно-луговая, Nt — нитрофильная и St — степная; по оси ординат — количество видов, %.

Изучение экологических особенностей 16 видов, играющих ценотически значимую роль в составе сообществ, показало различную степень их приспособленности к изменениям того или иного фактора среды (табл. 4). По факторам терморежима и влажности климата (соотношение осадков и испарения) большинство видов (около 70 %) относятся к гемистеновалентным и мезовалентным, т. е. диапазон их распространения находится в пределах от 1/3 до 2/3 объема соответствующих шкал. Согласно градациям термоклиматической шкалы (17 ступеней) исследуемые виды приспособлены к диапазону от бореальных до субсредиземноморских условий (5–12 ступени), а по влажности климата (шкала из 15 ступеней) — от мезоаридных до гумидных условий (5–11 ступени) (Цыганов, 1983).

По отношению к фактору увлажнения почв (шкала из 23 ступеней) доминируют стеновалентные (охватывают диапазон менее 1/3 шкалы) и гемистеновалентные виды (по 37 %). Среди них *Actaea spicata*, *Polygonatum multiflorum*, *Acer platanoides* и другие виды связаны в своем развитии с более влажными условиями — от сухолесолуговых до сыро-лесолуговых (11–15 ступени), а *Fragaria viridis*, *Campanula bononiensis* и другие виды, наоборот, с более засушливыми — от сухостепных до влажно-лесолуговых (5–13 ступени). Следовательно, к увлажнению почвы исследуемые виды имеют достаточно узкие диапазоны приспособленности, что характеризует их слабую лабильность при резких колебаниях увлажнения почв.

По фактору обобщенного солевого режима почв (шкала из 19 ступеней) большинство видов относятся также к гемистеновалентным (44 %), их произрастание приурочено к условиям от бедных до богатых почв (3–9 ступени). Отдельные виды (*Artemisia vulgaris*, *Agrimonia eupatoria* и др.) выдерживают и слабо засоленные почвы (5–11 ступени). По отношению к кислотности почв (шкала из 13 ступеней) виды разделились между гемистеновалентной (44 %) и эвривалентной (50 %) фракциями. Такие эвривалентные виды, как *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula* и др., имеют широкую амплитуду толерантности к данному фактору среды (охватывают диапазон более 2/3 шкалы), а их устойчивость находится в пределах от очень кислых до слабощелочных почв (1–11 ступени). Другие виды (*Euonymus verrucosa*, *Campanula trachelium*, *Viola mirabilis*) имеют узкий диапазон приспособленности к влиянию данного фактора (7–11 ступени), охватывающий условия от слабокислых до слабощелочных почв. По фактору обогащенности почв азотом (шкала из 11 ступеней) выявлена высокая доля участия эвривалентных видов (40 %), которые характеризуются широкой амплитудой толерантности. Они способны произрастать в условиях от анитрофильных (безазотных) до нитрофильных (богатых азотом) почв (1–9 ступени).

Проведенный анализ показал, что основу исследованных широколиственных лесов составляют виды, наибольшую требовательность предъявляющие к увлажнению и солевому режиму почв, по шкалам которых они проявляют стеновалентные и гемистеновалентные свойства. Факторы кислотности и богатства почв азотом, влажности и терморежима климата в меньшей степени показательны для оценки условий их произрастания.

Таблица 4

Экологическая характеристика видов

Вид	Экологическая валентность (ЭВ) и ее фракция по отношению к режимам факторов среды					
	Tm	Om	Hd	Tr	Rc	Nt
Acer platanoides	0.35 ГСВ	0.33 СВ	0.39 ГСВ	0.32 СВ	0.85 ЭВ	0.81 ЭВ
Sorbus aucuparia	0.65 ГЭВ	0.47 МВ	0.39 ГСВ	0.47 МВ	0.92 ЭВ	0.81 ЭВ
Populus tremula	0.53 МВ	0.4 ГСВ	0.48 МВ	0.53 МВ	1 ЭВ	0.9 ЭВ
Quercus robur	0.41 ГСВ	0.4 ГСВ	0.43 ГСВ	0.42 ГСВ	1 ЭВ	0.81 ЭВ
Corylus avellana	0.59 ГЭВ	0.53 МВ	0.48 МВ	0.42 ГСВ	1 ЭВ	0.81 ЭВ
Euonymus verrucosa	0.35 ГСВ	0.33 СВ	0.3 СВ	0.37 ГСВ	0.38 ГСВ	0.63 ГЭВ
Convallaria majalis	0.41 ГСВ	0.33 СВ	0.48МВ	0.42 ГСВ	0.85 ЭВ	0.45 МВ
Aegopodium podagraria	0.47 МВ	0.53 МВ	0.3 СВ	0.47 МВ	0.38 ГСВ	0.36 ГСВ
Polygonatum multiflorum	0.41 ГСВ	0.47 МВ	0.2 СВ	0.3 СВ	0.54 МВ	0.45 МВ
Actaea spicata	0.47 МВ	0.47 МВ	0.2 СВ	0.26 СВ	0.38 ГСВ	0.45 МВ
Campanula trachelium	0.59 ГЭВ	0.6 ГЭВ	0.3 СВ	0.37 ГСВ	0.38 ГСВ	0.36 ГСВ
Fragaria viridis	0.41 ГСВ	0.47 МВ	0.39 ГСВ	0.47 МВ	0.38 ГСВ	0.63 ГЭВ
Viola mirabilis	0.53 МВ	0.47 МВ	0.38 СВ	0.37 ГСВ	0.38 ГСВ	0.81 ЭВ
Taraxacum officinale	0.7 ЭВ	0.73 ЭВ	0.57 ГЭВ	0.68 ЭВ	1 ЭВ	0.63 ГЭВ
Agrimonia eupatoria	0.53 МВ	0.6 МВ	0.39 ГСВ	0.37 ГСВ	0.38 ГСВ	0.45 МВ
Artemisia vulgaris	0.65 ГЭВ	0.53 МВ	0.39 ГСВ	0.47 МВ	0.85 ЭВ	0.36 ГСВ

Таким образом, на территории Предволжья РТ распространены сообщества широколиственных лесов, которых отличает заметное участие в травяном покрове луговых, лугово-степных и нитрофильных видов при преобладающей роли неморальных. Экологические особенности константных видов отражают проявление сухостепного режима почвенного увлажнения и слабой засоленности почв.

Список литературы

Анучин Н. П. 2004. Лесная таксация. М. 552 с. — *Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П.* 2000. Сосудистые растения Татарстана. Казань. 496с. — Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. Кн. 1 / Отв. ред. О. В. Смирнова. 479с. — *Заугольнова Л. Б., Браславская Т. Ю.* 2003. Анализ ассоциаций мезофитных ши-

роколиственных лесов в центре Европейкой России // Растительность России. № 4. С. 3–28. — *Заугольнова Л. Б.*, *Истомина И. И.*, *Тихонова Е. В.* 2001. Экологический, ценотический и флористический анализ растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюл. МОИП. Сер. Биологическая. Т. 111. № 2. С. 36–47. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 197с. — *Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В.* 2006. Основание системы эколого-ценотических групп видов групп ассоциаций хвойно-широколиственных лесов центра Европейской России // Растительность России. № 7. С. 38–48.

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА АДАПТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ АСТРАГАЛОВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Г. Н. Родионова

Поволжская государственная социально-гуманитарная академия
443090, Самара, ул. Антонова-Овсеенко, 24. E-mail: gn-rodionova@mail.ru

Ключевые слова: *популяционная экология, мониторинг, адаптация, астрагалы Самарской области.*

На современном этапе развития ботанической науки актуальной является разработка методологических подходов к оценке степени экологической адаптации ценопопуляций растений, играющих различную роль в сложении фитоценозов. Адаптация организмов к изменяющимся условиям существования достигается путем перестройки комплекса признаков на всех уровнях биологической организации вида.

Автором более 15 лет изучаются популяции растений рода *Astragalus* L. Во флоре Самарской области произрастают 26 видов рода (Сосудистые…, 2007; Флора…, 2007). Анализ жизненных форм показал, что 52 % астрагалов относятся к травянистым многолетникам, среди них доминирует группа стержнекорневых, составляющая 28 %. К ним относятся *Astragalus arenarius* L., *A. asper* Jacq., *A. austriacus* Jacq., *A. helmii* Fisch., *A. henningii* (Stev.) Klok., *A. glycyphyllos* L., *A. onobrychis* L., *A. physodes* L., *A. rupifragus* Pall., *A. sulcatus* L., *A. tauricus* Pall., *A. testiculatus* Pall., *A. ucrainicus* M. Pop. et Klok., *A. wolgensis* Bunge. Древесно-кустарниковые формы составляют 48 %, доминирующей группой являются полукустарнички, составляющие 36 %. К ним относятся *A. albicaulis* DC., *A. macropus* Bunge, *A. pseudotataricus* Boriss., *A. subuliformis* DC., *A. virgatus* Pall., *A. zingeri* Korsh. По отношению к фактору увлажнения явно преобладают астрагалы ксерофиты, их количество составляет 68 %, они произрастают в степных и пустынно-степных сообществах Самарской области. В качестве модельных видов представляем данные о популяциях *Astragalus helmii, A. wolgensis, A. zingeri, A. testiculatus*. Методика проведения ценопопуляционного мониторинга изложена в учебном пособии «Практикум по демэкологии растений» (Родионова, 2008).

Адаптивные признаки изучены на разных уровнях организации:

I. Организменный уровень:

а) структурно-функциональные; б) биоморфологические; в) онтогенетические.

II. Популяционный уровень:

а) виталитетная структура; б) пространственная структура; в) динамика численности, плотности; г) динамика возрастной структуры; д) способы самоподдержания.

III. Эколого-ценотический уровень:

а) стратегии выживания; б) индикационные возможности видов.

Для выявления путей структурно-функциональной адаптации изучали морфолого-анатомические и физиологические особенности 15 видов степных растений, произрастающих в балке «Каменный овраг»: *Astragalus zingeri*, *A. wolgensis*, *Astragalus testiculatus*, *Amygdalus nana* L., *Aster amellus* L., *Centaurea sumensis* Kalen., *Crinitaria villosa* (L.) Grossh., *Echinops sphaerocephalus* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Onosma simplicissima* L., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Phlomis pungens* Willd., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Veronica incana* L. Акцент в работе (Родионова, Чугунова, 2010) сделан на: а) морфолого-анатомическую характеристику объектов изучения, описаны листовая пластинка и стебель растения по параметрам (морфологическое описание, цвет, характеристика поверхности, густота жилкования, количество сосудистых пучков, хлоренхима, покровная ткань, особые признаки); б) определены основные закономерности интенсивности транспирации в зависимости от времени суток; в) изучен суточный ритм работы устьичного аппарата в зависимости от абиотических условий среды обитания; г) проведен анализ суточных и сезонных изменений водного дефицита в тканях листьев изучаемых видов.

Выявлены следующие анатомо-физиологические адаптации.

1. Для вегетативных органов изученных растений характерны особенности:

а) листовой пластинки

• небольшие размеры, одно-многослойный эпидермис, содержащий защитные образования, уменьшающие транспирацию: трихомы, плотный кутикулярный слой, восковой налет;

• хорошо развита столбчатая паренхима, клетки губчатой паренхимы небольшого размера, межклетники развиты плохо, тип мезофилла — изопалисадный;

• проводящие пучки типичного строения в количестве 1–3, густота жилкования колеблется от 0.7 до 5.8 см/см^2, степень густоты жилкования прямо пропорциональна опушенности листа;

• хлоренхима составляет от 5 % до 75 % в зависимости от вида растения;

б) стебля

• различная форма: чаще округлая, треугольная, четырехгранная;

• количество сосудистых пучков от 4 и более, у некоторых видов слои ксилемы и флоэмы располагаются сплошь по кругу;

• механические ткани представлены в виде склеренхимы;

• у большинства видов присутствует центральная воздухоносная полость;

• хлоренхима составляет от 5 % до 25 %.

2. Динамика ИТ (интенсивность транспирации) характеризуется одновершинными кривыми с максимумом в околополуденные часы. Зависимость ИТ от времени суток носит периодический характер. По мере увеличения влажности воздуха и содержания воды в листьях растений происходит уменьшение ИТ. Согласно проведенным исследованиям, наиболее ксероморфными чертами обладают *Aster amellus, Astragalus zingeri, Centaurea sumensis, Onobrychis arenaria, Veronica incana*.

3. В режиме работы устьичного аппарата отмечена значительная пластичность: чем выше амплитуда колебаний факторов среды, тем лабильнее их суточная динамика.

4. Средний показатель ВД (водный дефицит) за сезон позволяет расположить исследуемые виды в порядке возрастания засухоустойчивости следующим образом: *Astragalus wolgensis — Onobrychis arenaria — Crinitaria villosa — Hedysarum grandiflorum — Astragalus zingeri*. Наиболее гидролабильными видами являются *Onobrychis arenaria*, *Hedysarum grandiflorum*.

5. Форма дневных колебаний водного режима во многом обусловлена функциональным состоянием всего растения, который определяется разными физиологическими изменениями в ответ на изменения факторов среды. Зафиксирован параллельный и синхронизированный ритм элементов водного режима с факторами среды.

Исследование динамических процессов на организменном уровне организации сопровождали фенологическими наблюдениями, что способствовало изучению биоморфологических адаптаций астрагалов в зависимости от экологического режима их местообитания. При изучении ритма сезонного развития основное внимание мы уделяли вопросам побегообразования, отмечали морфолого-биологические особенности этого процесса (Родионова, 2000). В результате наблюдений получены данные о динамике развития вегетативных и генеративных побегов астрагалов с ранней весны до осени. Фенологические наблюдения проводили в природе в течение 5 лет на стационарных участках в Правобережье и Левобережье Самарской области, а также на агробиостанции педуниверситета (ныне ПГСГА). Прослежено влияние географического положения на смещение сроков вегетации, особенно в период весны и начала лета. Разница в относительных сроках наступления ритмологических фаз составляет (5)7–(10)14 дней. Ритмологическая адаптация проявляется в сдвиге фенофаз у особей астрагалов как в одной ценопопуляции при разногодичных наблюдениях, так и в разных локальных популяциях за один вегетационный сезон. Пластичность ритма сезонного развития астрагалов обусловлена, прежде всего, метеорологическими условиями конкретного года. Холодная погода задерживает как начало зацветания, так и само цветение. В более теплую весну и лето развитие растений происходит быстрее, чем в обычные годы. В то же время исследования ряда авторов (Беданокова и др., 1975; Глотов, 1983) показали, что сдвиг сроков цветения у растений может быть обусловлен генетически и является стабилизирующим фактором для сохранения самоподдержания ценопопуляций при неблагоприятных воздействиях.

Адаптационные возможности популяций астрагалов расширяют сочетание различных скоростей и направлений переходов между онтогенетическими состояниями особей. Этот факт определяет, с одной стороны, постоянную гетерогенность популяций астрагалов, а с другой стороны — их устойчивость. Наблюдения за маркированными растениями астрагалов проводили в природных популяциях на стационарных участках гор Малая и Большая Бахилова, Стрельная, балки «Каменный овраг» и агробиостанции. Изучение темпов индивидуального развития особей астрагалов позволило выделить основные варианты путей онтогенеза. Динамическая поливариантность проявляется в наличии у растений нормального и ускоренного развития, временного покоя, перерывов в цветении генеративных особей, омоложения и квазисенильности. Наблюдения за фиксированными особями показали, что для астрагалов свойствен «пульсирующий онтогенез», т. е. обратимые флюктуационные изменения онтогенетического состояния особи на любое другое в пределах взрослой части возрастного спектра.

Длительность пребывания особей астрагалов в том или ином онтогенетическом состоянии зависит от эколого-ценотических условий произрастания видов. Темпы развития особей могут меняться в зависимости от воздействия экзогенных и эндогенных факторов. В качестве эндогенного фактора может выступать внутрипопуляционная плотность, а в качестве экзогенного — погодные условия года. Как показали наши наблюдения, при увеличении плотности особей астрагалов выше оптимальной, происходит замедленное их развитие. Особи длительное время пребывают в виргинильном или временно не цветущем состоянии. Скорость прохождения онтогенетических состояний выше на склонах, чем на плакорных участках.

Многолетние наблюдения за маркированными особями астрагалов позволяют предполагать общую продолжительность онтогенеза видов. В караганово-разнотравно-злаковом сообществе горы Малая Бахилова полный онтогенез *Astragalus zingeri* длится 15.0–27.5 и более лет, в разнотравно-ковыльном сообществе горы Стрельная — 14.0–24.5 и более лет. В условиях интродукции малый жизненный цикл может быть пройден за 8–18 лет, при этом темпы развития особей в прегенеративном периоде значительно ускоряются, вместе с тем усиливаются процессы дезинтеграции и отмирания особей. Длительность онтогенеза *A. helmii* в астрагалово-тимьяновом сообществе горы Большая Бахилова составляет 19–34 и более лет, длительность онтогенеза *A. wolgensis* в караганово-разнотравно-злаковом сообществе Каменного оврага составляет 15.0–27.5 и более лет.

Популяционный уровень адаптации проявляется, прежде всего, в виталитетной гетерогенности ценопопуляций астрагалов. Под действием экологических и фитоценотических факторов происходят изменения морфоструктуры и уровня физиологических процессов особей. Варьируя от места к месту, эколого-фитоценотическая обстановка, накладываясь на исходную разнокачественность диаспор, приводит к изменениям жизненного состояния особей астрагалов, так как одни из них получают большие, другие — меньшие возможности для реализации онтогенетической программы роста и развития. Многомерный подход к качеству особей астрагалов позволил выявить их иерархию, объективно существующую в популяциях. Оценка размерной дифференциации особей астрагалов проведена в природных сообществах гор Большая Бахилова, Попова, Лысая, Стрельная, Девья, Лысая, Васильевская, в балке «Каменный овраг», а также в сообществах близ с. Верхняя Орлянка, на Молодецком кургане.

В качестве детерминирующих признаков у астрагалов анализировались: высота растений, количество вегетативных и генеративных побегов, диаметр каудекса, размер листовой пластинки, количество цветков в соцветии и др. После проведения статистической обработки по каждому признаку было выделено три уровня жизненности особей: I — высший, II — промежуточный, III — низший. Особи разных классов виталитета выполняют в популяциях различные функции (Родионова, 2003а). Особи первого уровня жизненности имеют мощно развитую вегетативную и генеративную сферы, полностью проходят свой жизненный цикл, сохраняют высокий жизненный потенциал на протяжении всего онтогенеза. По своим биоморфологическим параметрам особи первого уровня значительно превосходят другие особи. Ко второму уровню жизненности относятся среднеразвитые особи, составляющие, как правило, основную часть популяции. Они в основном проходят свой жизненный цикл, но при сильном угнетении развитие может идти и по сокращенному пути. К третьему уровню жизненности относятся слаборазвитые, мелкие особи с подавленной жизненностью, по своим биоморфологическим показателям значительно отстающие от других особей. Но даже такие особи полезны в качестве резерва для заполнения освобождающихся экологических ниш и как материал для микроэволюции, наиболее обогащенный мутациями.

Виталитетная структура ценопопуляций меняется в ответ на эколого-фитоценотические воздействия. Предварительное ухудшение жизненности особей в ценопопуляциях, нивелирование растений по размеру приводит к снижению гетерогенности особей, а впоследствии — к выпадению видовых популяций из сообществ. В основе виталитетной гетерогенности популяций астрагалов лежит пластичность особей. Благодаря этому качеству выполняется ряд функций: более эффективно используются ресурсы местообитаний; обеспечивается наибольшая заполненность экологических ниш; поддерживается способность к репродукции при стрессовых факторах среды; достигается обратимость состояния растений и, наконец, популяции астрагалов играют роль буфера, позволяющую им сохранять свои позиции в сообществах при флюктуациях экологического режима.

Рассматривая положение мест обитания астрагалов в рельефе местности, следует отметить, что участки степей с участием видов издали кажутся совершенно лишенными растительности, за что получили у местного населения названия «лысин». В большинстве своем они приурочены к известняковым склонам речных долин, оврагов, балок и гор. Для центральной левобережной зоны Высокого Заволжья характерно наличие асимметрично построенных водоразделов, вытянутых в основном в широтном направлении. Южные склоны водоразделов довольно крутые и короткие, северные более пологие и вытянутые. Склоны Жигулевских гор с участками каменистых степей выпуклы, их обычная крутизна 20–30°, хотя нередко бывает 40–45°. Склоны северной экспозиции обычно покрыты слоем делювия, хотя имеются и выходы скальных пород над Волгой. Для склонов южной и юго-западной экспозиций характерны выходы коренных пород в виде скалистых уступов, сопровождаемых каменистыми осыпями. Их появление объясняется повышенной инсоляцией и интенсивным выветриванием под влиянием юго-западных ветров.

Экспозиция склонов играет немаловажную роль в размещении астрагалов. Наибольшая их встречаемость отмечена нами на склонах юго-западной и западной экспозиций, микроклиматические условия которых в наибольшей степени соответствуют ксерофитной природе видов. При переходе склона на северо-западную и северо-восточную экспозиции растения не встречаются. Экологическая индивидуальность конкретного вида проявляется в его способности обитать лишь в определенных пределах выраженности экологических факторов. Каждый вид астрагала характеризуется особым экологическим ареалом и экологическим оптимумом. Экологический диапазон местообитаний астрагалов устанавливался на основе классификации растительных сообществ по экологическим шкалам богатства и увлажнения почв (Раменский

и др., 1956). Оптимальному их состоянию соответствуют сообщества с относительно разреженным травостоем и наличием группы сопряженных ксерофильных видов. Экологический ареал таких местообитаний астрагалов смещен в сторону более богатых почв и среднестепного увлажнения.

Исследование особенностей семенного самоподдержания астрагалов, биологии прорастания семян, их банка в почве показало, что в зависимости от фитоценотического оптимума произрастания количество семян в плодах астрагалов вариабельно, напротив, число семяпочек является величиной относительно постоянной и видоспецифичной. Прорастание семян у астрагалов надземное, банк семян не является основным источником появления всходов (Родионова, 2003б).

Таким образом, наши исследования подтверждают, что использование классических геоботанических исследований и современных популяционных методик при длительном мониторинге за растениями позволяет точно оценить состояние их популяций в ареале и рекомендовать конкретные режимы охраны (Родионова, Хмелев, 2000). Комплексный ценопопуляционный анализ является высокоинформативным методом выявления механизмов и направленности адаптивных реакций видов, углубляет представления о патиентном характере стратегии жизни изученных астрагалов.

Список литературы

Беданокова О. А., Воронцова Л. И., Михайлова Н. Ф. 1975. Некоторые биологические особенности ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) в степях Наурзумского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 2. С. 90–91. — *Глотов Н. В.* 1983. О генетической гетерогенности природных популяций. Количественные признаки // Экология. № 1. С. 3–10. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с. — *Родионова Г. Н.* 2000. Ритм сезонного развития *Astragalus zingeri* Korsh. // Всерос. науч. конф. «Флористические и геоботанические исследования в Европейской России». Саратов. С. 247–248. — *Родионова Г. Н.* 2003а. Виталитетная гетерогенность популяций эндемичных астрагалов // Экологические, морфологические особенности и современные методы исследования живых систем. Казань. С. 52–54. — *Родионова Г. Н.* 2003б. Репродуктивная активность эндемичных астрагалов // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межвуз. сб. науч. трудов. Вып. 3(1). Самара. С. 82–94. — *Родионова Г. Н.* 2008. Практикум по демэкологии растений: Учеб. пособие. Самара. 148 с. — *Родионова Г. Н., Хмелев К. Ф.* 2000. Экологический мониторинг эндемичных астрагалов в Среднем Поволжье // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан / Материалы IV Республ. науч. конф. Казань. С. 263. — *Родионова Г. Н., Чугунова М. В.* 2010. Адаптации эуксерофитов к среде обитания в лесостепи // Вестн. ПГСГА. ЕГФ. Вып. 7. Самара. С. 63–67. — Сосудистые растения Самарской области. 2007. Учеб. пособие / Под ред. А. А. Устиновой и Н. С. Ильиной. Самара. 400 с. — Флора Самарской области. 2007. Учеб. пособие / Под ред. А. А. Устиновой и Н. С. Ильиной. Самара. 321 с.

ВЛИЯНИЕ УВЛАЖНЕНИЯ НА ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PULSATILLA MULTIFIDA* (G. PRITZ.) JUZ. В ЛЕСНЫХ И СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ЮГО-ЗАПАДНОЙ И ЗАПАДНОЙ ЯКУТИИ

Е. А. Сафонова[1], М. М. Черосов[2]

[1] Северо-Восточный федеральный университет
677000, Якутск, ул. Белинского, 58. E-mail: se–26@yandex.ru

[2] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677000, Якутск, пр. Ленина, 41. E-mail: cherosov@mil.ru

Ключевые слова: *ценопопуляция, виталитет, степные и гемибореальные сообщества.*

Увлажнение является одним из важнейших экологических факторов, влияющих на растения, но степень его влияния зависит от типа растения по отношению к увлажнению, экологического оптимума вида, местонахождения ценопопуляции (далее ЦП) в рельефе, характера почвы и многих других факторов. Одним из признаков адаптации к различной степени увлажнения является и ритм развития.

Нами изучается в Якутии популяционная биология одного из видов степного разнотравья — прострела многонадрезанного (*Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz.), многолетнего травянистого раннецветущего растения семейства лютиковых. На примере этого модельного вида можно проследить приспособительную реакцию и по отношению к фактору увлажнения, и по ритмам развития. Вид имеет лекарственное и декоративное значение.

В Якутии *P. multifida* произрастает в 6 из 7 флористических районов: Арктическом (низовья рек Анабар, Колыма), Оленекском, Центрально-Якутском, Колымском, Верхне-Ленском, Алданском (бассейны рек Учур, Мая), в лесах и опушках лесов, на скалах, в зарослях кедрового стланика, на каменистых и щебнистых склонах, степных участках, каменистых и щебнистых тундрах, у наледей. Как видно из этого списка местообитаний экологическая пластичность вида в условиях Якутии достаточно велика. Ниже приведены результаты, которые характеризуют вид в типичных условиях Центральной Якутии.

Материалы и методы исследования. Изучение состояния и структуры ценопопуляций *P. multifida* проводили в течение 2007–2010 гг. на территориях Юго-Западной и Западной Якутии (Олекминский

и Мирнинский районы) с различными экологическими условиями и степенью антропогенной нагрузки. Было исследовано 22 ЦП *P. multifida* во всех возможных местообитаниях изучаемых регионов. Названия видов приведены по С. К. Черепанову (1995).

Сообщества, в которых были изучены ценопопуляции, представляли собой экологический ряд от гемибореальных лесов, представляющих собой лесные сообщества с большой ролью степного разнотравья (особенно *P. multifida*, *Helictotrichon schellianum*, *Poa transbaicalica*) до луговых степей с доминированием практически тех же видов степного разнотравья (*Artemisia commutata, Carex pediformis, Bromopsis inermis, Helictotrichon schellianum, Poa transbaicalica*).

В работе использовали общепринятые популяционно-онтогенетические, геоботанические, статистические методы (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Жукова, 1987, 1995; Злобин, 1989; Миркин, Наумова, 1998; Животовский, 2001; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

Для оценки жизненности (виталитета) ЦП нами был использован индекс виталитета IVC по А. Р. Ишбирдину, М. М. Ишмуратовой (2004) (далее IVC), рассчитываемый по размерным спектрам составляющих ценопопуляции особей генеративного возрастного состояния. Наибольшее значение индекса соответствует наилучшим ростовым процессам, а наименьшее — худшим условиям. Для вычисления индекса IVC нами использовались биометрические показатели (высота растений, число репродуктивных побегов, длина до подцветного листа, количество листьев, длина и ширина листа, ширина средней доли среднего листа, длина черешка). Для их измерения случайным способом отбирали по 30 растений среднегенеративного возрастного состояния (g_2).

Оценка виталитетного типа ЦП проведена нами с использованием критерия *Q,* для оценки степени процветания или депрессивности ЦП использовали отношение $I_Q=(a+b)2c$ (Злобин, 1989). Экологическую характеристику местообитаний ЦП определяли по составу видов в растительных сообществах с использованием экологических шкал (Королюк и др., 2005).

Статусы сообществ с объектами исследования по увлажнению относятся в основном к сухолуговому типу, а арктоусово-овсяницево-дриадового и рододендрово-брусничного сосняков — к влажнолуговому (табл. 1).

Таблица 1

Экологическая характеристика мест произрастания ценопопуляций *Pulsatilla multifida* и показатели виталитета

Номер ЦП	Доля особей по классам виталитета (%)			IVC	*(a+b)/2c*	*Q*	Виталитетный тип ЦП	Статус увлажнения	Увлажнение
	a	B	c						
1*	6.7	80.0	13.3	0.92	3.25	13.00	Процветающая	61.80	Сухолуговое
2	33.3	60.0	6.7	1.03	7.00	14.00	Процветающая	65.50	Влажнолуговое
3	30.0	53.3	16.7	1.05	2.50	12.50	Процветающая	57.50	Сухолуговое
4	20.0	60.0	20.0	1.19	2.00	12.00	Процветающая	64.50	Влажнолуговое
5	0	73.7	26.7	1.02	1.37	11.00	Процветающая	62.75	Сухолуговое
6	0	10.0	90.0	0.89	0.05	1.50	Депрессивная	61.25	Сухолуговое
7	6.7	53.3	40.0	0.89	0.75	9.00	Депрессивная	62.37	Сухолуговое
8	16.7	63.3	20.0	1.04	2.00	12.00	Процветающая	59.78	Сухолуговое
9	33.3	33.3	33.3	0.93	1.00	10.00	Равновесная	57.58	Сухолуговое
10	22.7	50.0	27.3	0.97	1.33	8.00	Процветающая	60.07	Сухолуговое
11	36.7	43.3	20.0	1.06	2.00	12.00	Процветающая	57.22	Сухолуговое
12	43.3	36.7	20.0	1.04	2.00	12.00	Процветающая	57.22	Сухолуговое
13	6.7	56.7	36.7	0.92	0.86	9.50	Депрессивная	61.94	Сухолуговое
14	6.7	53.3	40.0	0.91	0.75	9.00	Депрессивная	57.63	Сухолуговое
15	10.0	50.0	40.0	0.91	0.75	9.00	Депрессивная	55.73	Сухолуговое
16	7.7	69.2	23.1	1.03	1.66	10.00	Процветающая	58.17	Сухолуговое
17	36.7	53.3	10.0	1.19	4.50	13.50	Процветающая	58.44	Сухолуговое
18	16.7	60.0	23.3	0.92	1.64	11.50	Процветающая	58.50	Сухолуговое
19	13.3	66.7	20.0	0.86	2.00	12.00	Процветающая	59.60	Сухолуговое
20	60.0	36.7	3.3	1.28	14.50	14.50	Процветающая	58.80	Сухолуговое
21	23.3	70.0	6.7	0.98	7.00	14.00	Процветающая	61.40	Сухолуговое
22	10.0	6.7	83.3	0.96	0.10	2.50	Депрессивная	59.39	Сухолуговое

Примечание. * — Названия сообществ: 1 — арктоусово-овсяницево-дриадовый сосняк с можжевельником; 2 — арктоусово-овсяницево-дриадовый сосняк с можжевельником; 3 — сосняк дриадово-можжевельниковый; 4 — рододендрово-брусничный сосняк; 5 — сосново-лиственничный брусничник; 6 — остепненный сосняк простреловый; 7 — брусничнo-лишайниково-рододендроновый сосняк; 8 — мохово-толокнянково-арктоусовый остепненный ельник с участием сосны; 9 — луговая степь с овсецом Шелля; 10 — остепненный толокнянковый сосняк; 11 — луговая степь с мятликом степным; 12 — закустаренная луговая степь; 13 — остепненный толокнянково-рододендроновый сосняк; 14 — гемибореальный сосняк с овсецом Шелля; 15 — остепненнный толокнянково-рододендроновый сосняк; 16 — остепненный сосняк простреловый; 17 — остепненный разнотравно-мятликовый сосняк; 18 — простреловo-можжевельниковый сосняк с лиственницей; 19 — бруснично-можжевельниковый сосняк; 20 — гемибореальный сосняк; 21 — гемибореальный лиственничник с простелом; 22 — гемибореальный лиственничник с простелом. Местонахождение сообществ: 1–17 — Олекминский р-н, 18–22 — Мирнинский р-н.

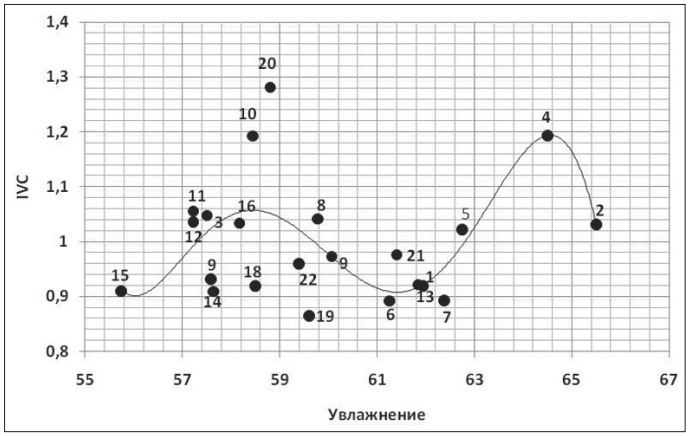


Рис. Зависимость виталитета (IVC) ценопопуляций *Pulsatilla multifida* от показателей увлажнения (в баллах).

Номера соответствуют номерам сообществ в табл. 1. По оси абсцисс — баллы шкалы увлажнения по экошкалам (Королюк и др., 2005); по оси ординат — значения индекса виталитета (IVC).

Наиболее благоприятные условия для роста оказались в сообществах гемибореальных сосняков с доминированием степного разнотравья — ЦП 5, 17, 20 (IVC, соответственно, 1.19, 1.19 и 1.28), в наименее благоприятных условиях находятся растения ЦП 6, 7, 19 (IVC=0.89, 0.89, 0.86) в сообществах гемибореальных сосняков с большей ролью типично лесных видов — мхов, лишайников, полукустарников и кустарничков.

По виталитетному типу ЦП 6, 7, 13, 14, 15, 22 сообществ гемибореальных сосняков и лиственничников являются депрессивными, ЦП 9 луговой степи с большой ролью овсецом Шелля является равновесной, остальные процветающие (табл. 1)

По имеющимся данным нами не установлена зависимость жизненности ЦП (IVC) от степени увлажнения. Лучшие условия по ростовым характеристикам формируются для вида в типичных гемибореальных сосняках с большой ролью степного разнотравья и толокнянки (ЦП 10, 20) (рис.).

По возрастной структуре все ЦП являются нормальными, неполночленными. ЦП местностей Токко, около г. Мирный, пос. Алмазный являются левосторонними, ЦП около с. Дабан — правосторонними. У ЦП около г. Олекминск преобладает левосторонний тип возрастного спектра в сообществах луговой степи, остепненных гемибореальных сосняках (ЦП 9, 13–17), ЦП 8, 10, 11 в сообществах остепненного ельника, остепненного толокнянкового сосняка и луговой степи с преобладанием мятлика степного имеют центрированные типы, бимодальный тип характерен для ЦП 12 в сообществе закустаренной луговой степи (табл. 2).

Таблица 2

Возрастная (онтогенетическая) структура изученных ценопопуляций *Pulsatilla multifida*

Номер и место-обитание ЦП*		Возрастные группы, %									Популяционные показатели					Плот-ность, шт./м²	Тип возрастного спектра
		pl	*j*	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*	$I_в^*$	$I_з^*$	Δ^*	ω^*	Δ–ω		
1	*Т*	21.98	8.79	13.18	43.96	1.09	6.59	3.29	1.09	0.00	8.00	7.27	0.13	0.33	Молодая	30	Левосторонний
2	*Т*	40.00	10.9	14.54	21.82	3.63	3.63	1.81	3.63	0.00	9.60	6.86	0.11	0.23	Молодая	18	Левосторонний
3	*Т*	8.69	15.2	8.69	52.18	6.52	4.34	4.34	0.00	0.00	5.57	5.57	0.14	0.38	Молодая	15	Левосторонний
4	*Д*	6.06	3.03	9.09	12.12	3.03	6.06	37.8	21.21	1.51	0.64	0.43	0.53	0.54	Переходная	22	Правосторонний
5	*Д*	0.00	0.00	0.00	20.00	20.00	33.33	0.00	26.66	0.00	0.37	0.25	0.47	0.68	Переходная	5	Правосторонний
6	*Д*	0.00	6.66	20.00	10.00	0.00	36.66	3.33	23.33	0.00	0.91	0.57	0.43	0.57	Переходная	10	Правосторонний
7	*Д*	0.00	3.70	18.51	29.62	25.9	0.00	18.51	3.70	0.00	1.16	1.07	0.28	0.52	Молодая	9	Левосторонний
8	*Ол*	11.76	11.76	2.94	26.47	47.07	0.00	0.00	0.00	0.00	1.12	1.12	0.16	0.49	Молодая	11	Центрированный
9	*Ол*	38.62	20.44	2.27	18.17	11.36	4.54	4.54	0.00	0.00	3.88	3.88	0.11	0.27	Молодая	15	Левосторонний
10	*Ол*	0.00	0.00	0.00	25	8.33	58.33	8.33	0.00	0.00	0.33	0.33	0.40	0.81	Зреющая	4	Центрированный
11	*Ол*	0.00	0.00	0.00	10.01	30.03	40.04	20.02	0.00	0.00	0.11	0.11	0.43	0.83	Зреющая	3	Центрированный
12	*Ол*	36.57	0.00	2.43	7.31	29.26	12.19	12.19	0.00	0.00	0.86	0.86	0.24	0.49	Молодая	14	Бимодальный
13	*Ол*	37.14	23.42	16.57	7.42	11.42	4.00	0.00	0.00	0.00	5.48	5.48	0.07	0.21	Молодая	58	Левосторонний
14	*Ол*	20.44	9.08	2.27	9.08	40.89	11.36	6.81	0.00	0.00	0.69	0.69	0.23	0.54	Молодая	15	Левосторонний
15	*Ол*	23.28	11.64	11.64	35.61	13.69	3.42	0.68	0.00	0.00	4.61	4.61	0.11	0.33	Молодая	49	Левосторонний
17	Ол	7.13	0.00	21.41	7.13	42.82	21.41	0.00	0.00	0.00	0.55	0.55	0.24	0.62	Зреющая	5	Левосторонний
18	*М*	0.00	21.87	13.28	36.71	14.84	9.374	3.905	0.00	0.00	2.55	2.55	0.16	0.43	Молодая	43	Левосторонний
19	*М*	0.00	1.503	10.52	65.41	20.30	0.75	0.00	1.50	0.00	3.67	3.43	0.15	0.46	Молодая	44	Левосторонний
20	*Ал*	0.00	17.39	10.87	36.96	8.69	2.17	17.39	6.52	0.00	2.30	1.87	0.27	0.44	Молодая	15	Бимодальный
21	*Ал*	0.00	24.52	18.86	47.16	3.77	0.00	0.00	5.65	0.00	24.00	9.60	0.12	0.30	Молодая	18	Левосторонний
22	*Ал*	0.00	0.00	26.09	56.53	10.87	4.348	0.00	2.17	0.00	5.42	4.75	0.14	0.42	Молодая	15	Левосторонний

Примечание. * — Названия сообществ с ЦП вида (1–22) **—** см. в табл. 1. Местообитания: *Т* — р. Токко (Олекминский р-н); *Д* — окр. с. Дабан (Олекминский р-н); *Ол.* — окр. г. Олекминска (там же); *М* — окр. г. Мирного (Мирнинский р-н); *Ал* — окр. пос. Алмазный (там же). Возрастные группы: *pl* — проростки, j — ювенильные особи; *im* — имматурные особи; *v* — виргинильные особи; g_1 — молодые генеративные особи; g_2 — среднегенеративные особи; g_3 — старые генеративные особи; *ss* — субсенильные особи; *s* — сенильные особи. Популяционные показатели: $I_в^*$ — индекс восстановления, $I_з^*$ — индекс замещения, Δ^* — индекс возрастности, ω^* — индекс эффективности, Δ–ω — тип ЦП по классификации «дельта-омега» Животовского (2001).

Все возрастные спектры ЦП *Pulsatilla multifida* Мирнинского р-на (ЦП 18–22) имеют абсолютный максимум на виргинильных особях. В онтогенетических спектрах ЦП Мирниского р-на и ЦП около с. Дабана Олекминского р-на отсутствуют проростки и сенильные особи.

Плотность особей в ЦП изменяется от 3 до 58 растений на 1 м^2 (табл. 2). Наименьшая плотность (3 и 4 особи на 1 м^2) отмечена в ЦП 10 и11 сообществ остепненного толокнянкового сосняка и луговой степи с мятликом степным (окрестности г. Олекминска), которые находятся в верхней части склона. Наибольшая плотность наблюдается в ЦП 13 (г. Олекминск, остепненнный толокнянково-рододендроновый сосняк). Индекс восстановления варьирует в достаточно большом диапазоне от 0.11 до 24.00, индекс замещения — от 0.11 до 9.60. Высокие значения индексов замещения и восстановления имеют ЦП местностей с. Токко, г. Мирного, пос. Алмазного (табл. 2). Низкие популяционные индексы ЦП местности Дабан объясняются нахождением их недалеко от одноименного села, возле которого создается достаточно сильный уровень антропогенной нагрузки. По классификации «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001) ЦП местности Дабан являются переходными от молодой к зреющей, ЦП 10, 11, 17 в сообществах остепненных сосняков и луговой степи (около г. Олекминск) — зреющие, большая же часть исследованных ЦП являются молодыми (табл. 2).

P. multifida является мезоксерофитом, по жизненной стратегии S-стратегом (патиентом). Являясь раннецветущим растением, вид успевает за достаточно короткий период весной и ранним летом сформировать жизнеспособное потомство в различных экологических условиях. Этим мы объясняем то, что вид формирует процветающие популяции практически на всем своем экологическом диапазоне по фактору увлажнения.

В регионах Якутии вид изучен в типичных условиях, нами пока не найдены ЦП в условиях труднодоступных местообитаний (заросли кедрового стланика, на каменистых и щебнистых склонах, каменистых и щебнистых тундрах, у наледей), что и предстоит выполнить в дальнейшем.

Список литературы

Животовский Л. А. 1987. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7. — *Жукова Л. А.* 1987. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев. С. 9–19.— *Жукова Л. А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 225 с. — *Злобин Ю. А.* 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань. 146 с. — *Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.* 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара (16–21 февраля 2004). Сыктывкар. Ч. 2. С. 113–120. — *Королюк А. Ю., Троева Е. И., Черосов М. М., Захарова В. И., Гоголева П. А., Миронова С. И.* 2005. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск. 108 с. — *Миркин Б. Н., Наумова Л. Г.* 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа. 413 с. — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л. Вып. 6. С. 7–204. — *Уранов А. А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. С. 7–33. — *Черепанов С. К.* 1995 Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.

БЕРЕГА ВОДОЕМОВ ДОЛИН РЕК КАК ОБЪЕКТ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

А. В. Славгородский

Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»
399240, Липецкая обл., Задонский р-н, с. Донское. E-mail: slavgorodsky@dev-reserve.vsu.ru

Ключевые слова: *гидроботаника, водоем, берега, жизненные формы, индикаторы.*

Изучая гидрофильные растения рек Европейской России, исследователи всегда имеют дело с обширными зонами мелководий и периодически затапливаемых берегов. Низкая прозрачность рек затрудняет развитие растений на глубине более 3–5 м. Средние и малые реки имеют глубины, не превышающие 2–3 м, а в аридных областях они периодически пересыхают. Таким образом, наибольшая часть растительного покрова рек сосредоточена у берегов.

Под «рекой» понимаю водоток значительных размеров, текущий в естественном русле и питающийся за счет поверхностного и подземного стока своего водосборного бассейна (Реймерс, 1990). Вместе с рекой рассматриваю все водоемы, формируемые водотоком в долине (Раменский, 1971: 300), а также искусственные водоемы (пруды, водохранилища и др.). Термин «водоем» использую в широком значении: естественное или искусственное скопление текучих и/или стоячих вод (Реймерс, 1990).

В геоботанике и в гидроботанике не создано классификации берегов водоемов долин рек, исходя из свойств растений. Обычно исследователи произвольно описывают место исследований, ту часть водоема, где они производились. Используются гидрологическая или лимнологическая классификации (см., например, Материалы I (VII)..., 2010). В «Инструкции для исследования высшей водной растительности» (Лепилова, 1934) водоем разделен на собственно водоем и береговую зону. Границей между ними является урез воды. Л. Г. Раменским (1971) констатирована зональность местообитаний в водоемах. Им выделены прибрежная зона затопления, то покрывающаяся водой, то обсыхающая, и зона прибоя и заплеска, рас-

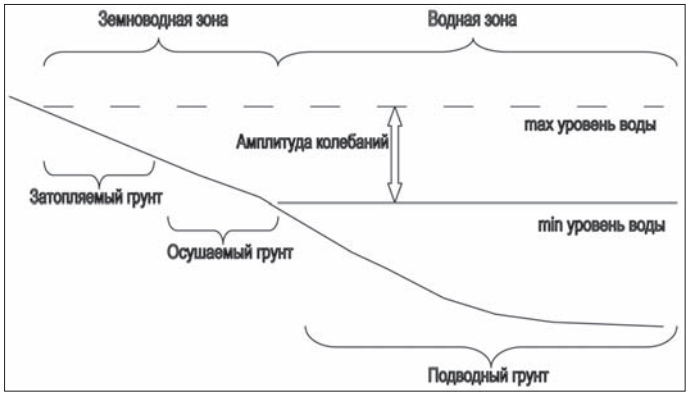


Рис. Зоны и типы грунтов идеального водоема.

полагающаяся над уровнем затопления и водой не покрываемая (кроме редких случаев), но орошаемая брызгами воды. Также указано, что смена условий местообитаний хорошо отражается растительным покровом, однако не выделены растения-индикаторы.

Как было показано (Макрофиты-индикаторы..., 1993), жизненные формы растений водоемов могут являться индикаторами изменений условий среды. Была предложена классификация экобиоморф (Hejny, 1960, 1971; Гейны, 1993). Однако она практически не используется в русской гидроботанике, поскольку требует высокой квалификации и многолетних исследований для точного выделения экобиоморф.

В данной статье характеру адаптивного реагирования растения на изменяющуюся среду я ставлю в соответствие определенную среду обитания. Такое соответствие вполне вероятно обнаружить у всех растений, а не только произрастающих в водоемах и около них.

Помимо регулярного половодья (с мощным подъемом воды) уровень воды в реках, как правило, непрерывно колеблется в зависимости от чередования засушливых и дождливых периодов. С этими колебаниями связано образование более или менее развитой земноводной зоны, в которой растения то затапливаются, то оказываются в воздушной среде (Раменский, 1971: 285). Земноводная зона включает осушаемое дно водоема и затопляемый берег. Водная зона, в таком случае, будет испытывать колебания уровня воды, но без обнажения дна.

Дно водоема может диагностироваться по растениям характерным для покрытых водой грунтов, а затопляемый берег — по их отсутствию. Регулярно осушаемое дно водоема имеет, кроме того, характерные жизненные формы растений.

Чем же отличается осушаемый грунт от затопляемого грунта? Только продолжительностью затопления. Если время, на которое вода покрывает грунт, оказывается достаточным для формирования жизненных форм растений, характерных для подводного грунта, то это осушаемый грунт, а если нет — затопляемый грунт.

Таким образом, любой водоем, формируемый рекой, состоит из трех частей: 1) затопляемый грунт, 2) осушаемый грунт, 3) подводный грунт (рис.). Земноводная зона не является обязательным элементом водоема. В случае если коренной берег крутой (обрыв), то водная зона непосредственно соприкасается с сушей. Иногда земноводная зона может растягиваться на многие сотни метров (например, берега Рыбинского водохранилища).

На рис. показан идеальный водоем, здесь я пренебрегаю неровностью грунта. В том случае, если рельеф земноводной и водной зон будет осложнен неровностями, то границы между тремя типами грунта будут в плане представлять собой мозаику участков. Л. Г. Раменским (1971) выделены и рассмотрены следующие факторы, влияющие на характер границ: различное развитие русла и сезонные смены его гидрологического режима; проникновение света на глубину; химизм воды; волнение; зарастание растительностью; уклон дна; тип грунта; скорость течения воды.

Применяя принцип верности (Braun-Blanquet, Furrer, 1913; Баркман, 1991; Славгородский, 2001), выделяю 3 варианта характерных жизненных форм. В разные вегетационные сезоны одни и те же растения могут формировать разные жизненные формы. В один вегетационный сезон разные жизненные формы могут формироваться у растений одного вида, находящихся в разных водоемах одной реки.

Далее необходимо дать определения. «Преобладающая жизненная форма растения» — основная жизненная форма (Хохряков, 1981), численно преобладающая в местной популяции вида. «Характерная жизненная форма растения» — жизненная форма (Серебряков, 1962), встречающаяся только в микроместообитаниях одного типа грунта. Она указывает на повторяемость (периодичность) или направленность происходящих процессов. В экотонных сообществах характерные жизненные формы не преобладают, малочисленны, а иногда и уникальны. В прочих сообществах характерными будут являться преобладающие жизненные формы.

Три варианта характерных жизненных форм:

1. Для подводного грунта характерны растения, побеговая система которых поддерживается толщей воды (*Potamogeton crispus* L., *P. lucens* L., *P. natans* L., *P. nodosus* Poir., *P. perfoliatus* L., *P. pectinatus* L.). Преобладающая жизненная форма этих растений имеет водный облик, она же является характерной.

2. Для периодически осушаемого грунта характерны растения, при осушении формирующие наземные жизненные формы (*Potamogeton gramineus* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Callitriche palustris* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Hippuris vulgaris* L.). Преобладающая жизненная форма этих растений имеет водный облик. Характерная жизненная форма — сухопутный облик.

3. Для периодически затопляемого грунта характерны растения, при затоплении формирующие водные жизненные формы (*Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Persicaria amphibia* (L.) Gray). Преобладающая жизненная форма этих растений имеет сухопутный облик. Характерная жизненная форма — водный облик.

Для суши (не затопляемого грунта) характерно отсутствие растений, при затоплении формирующих водные жизненные формы.

Для подобного рода индикации не подходят растения с широкой экологической амплитудой (например, высокотравные гелофиты (Папченков, 2003)), а также растения, находящиеся на подвижных грунтах (плавающие бревна, островки из растительных остатков).

Кроме трех типов грунтов водоема (их диагностируют три варианта характерных жизненных форм), в долинах рек формируются и многие другие среды обитания, им соответствует иной характер адаптивного реагирования растений на изменяющуюся среду. Например, поверхность воды, защищенная от действия течения и ветра: растения, формирующие фронды, плавающие на поверхности воды (*Lemna minor* L., *L. gibba* L., *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.).

Слой непосредственно под поверхностью воды, защищенный от действия течения и ветра: растения, формирующие фронды, плавающие под поверхностью воды (*Lemna trisulca* L.).

Избыточно увлажненные грунты летом с кратковременным весенним затоплением: растения, имеющие в своей организации ксерофитные черты (часть видов рода *Carex*).

Кроме колебаний уровня воды рек летом, разливы случаются зимой и осенью, а весной обычны ежегодные половодья. Вода разливается по пойме и затапливает обширные массивы суши. Однако действие водной толщи не продолжительно (от нескольких дней до месяца) и осуществляется чаще всего в весенний период. Действие таких явлений на растения пойм зависит от множества факторов.

Очевидно, что процесс угнетения растений будет выражен тем сильнее, чем выше температура окружающей среды. Этим объясняется быстрая гибель полностью залитых водой сухопутных растений при сильном весеннем половодье. При пониженной температуре, в случае затопления растений во время оттепелей зимой или ранней весной, когда рост еще отсутствует, а дыхание сравнительно слабое, растения могут длительное время оставаться под водой без видимых вредных последствий, так как потребность их в кислороде невелика и вполне может быть покрыта за счет кислорода окружающей растения воды, особенно если она проточная (Васильев, 1956).

Значительно меньшее (во времени и пространстве) изменение уровня воды в сезон вегетации (во время активного роста растений) приводит к угнетению одних и благоприятствует другим растениям.

Таким образом, при исследовании растительного покрова водоемов долин рек, возможно выделение характерных жизненных форм, не являющихся основными (Хохряков, 1981) или преобладающими. Такие группы жизненных форм второстепенны и связаны с периодическими движениями воды. Они являются индикаторами соответствующих им микроместообитаний земноводной и водной зон.

Список литературы

Баркман Я. 1991. Верность и характерные виды: критическая оценка // Бот. журн. Т. 76. № 7. С. 936–949. — *Васильев И. М.* 1956. Зимовка растений. М. 308 с. — *Гейны С.* 1993. Жизненные формы водных макрофитов и их классификация // Макрофиты-индикаторы изменений природной среды. Киев. С. 21–28. — *Лепилова Т. К.* 1934. Инструкция для исследования высшей водной растительности // Инструкция по биол. исслед. вод / под ред. К. М. Дерюгина. Л. Ч. 1. Раздел А. Вып. 5. 48 с. — *Макрофиты-индикаторы* изменений природной среды. 1993. Киев. 435 с. — *Материалы* I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидроботаника 2010» (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.). 2010. Ярославль. 372 с. — *Папченков В. Г.* 2003. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидроботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидроботанике (пос. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск. С. 23–26. — *Раменский Л. Г.* 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 334 с. — *Реймерс Н. Ф.* 1990. Природопользование. Словарь-справочник. М. 637 с. — *Серебряков И. Г.* 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с. — *Славгородский А. В.* 2001. Таксономическое разнообразие флоры водных местообитаний Окско-Донской равнины // Биология внутренних вод. № 4. С. 9–15. — *Хохряков А. П.* 1981. Эволюция биоморф растений. М. 168 с. — *Braun-Blanquet J., Furrer E.* 1913. Remarques sur l`etude des groupements de plantes // Bull. Soc. Languedoc. Georg. № 36. P. 20–41. — *Hejny S.* 1960. Okologische Characteristik der Wasser- und Sumpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theissgebiet). Bratislava. 489 s. — *Hejny S.* 1971. The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes of water level // Hidrobiologia. T. 12. P. 71–85.

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГАЛОФИТНЫХ ЛУГОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОСОБЕННОСТЕЙ МИКРОРЕЛЬЕФА МЕСТНОСТИ (НА ПРИМЕРЕ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ОЗ. КУРИНКА, ХАКАСИЯ)

Н. А. Слюсарь[1], Т. М. Зоркина[2], Н. С. Печуркин[1]

[1] Учреждение Российской академии наук Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, ул. Академгородок, 50. E-mail: nata_slyusar@mail.ru

[2] ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова»
655017, Абакан, пр. Ленина, 90. E-mail: tm_zorkina@mail.ru

Ключевые слова: *галофиты, засоленные почвы, продуктивность растений.*

Немаловажным фактором, влияющим на изменение концентрации соли в почве и, следовательно, смену структуры растительного покрова, являются погодные условия вегетационного сезона. Помимо температуры воздуха и количества осадков, в условиях озерных депрессий особую роль играют изменение высоты относительно уреза воды и концентрация легкорастворимых солей в почве. Данные параметры обуславливают распределение растений по фитоценозам и влияют, таким образом, на их продуктивность.

Наблюдаемое в последние несколько лет увеличение площади засоленных земель на территории Республики Хакасия, связанное с выходом на поверхность высокоминерализованных грунтовых вод, приводит к снижению качества травостоя луговых и степных естественных кормовых угодий. Изучение структуры и экологии галофитной растительности естественных местообитаний позволяет диагностировать ранние стадии засоления (Шамсутдинов, Шамсутдинов, 2002).

Целью работы явилось изучение последовательной смены растительных сообществ, их структуры и продуктивности в зависимости от изменения микрорельефа местности и степени засоления почв в условиях приозерного понижения оз. Куринка Алтайского р-на Республики Хакасия.

Объектом настоящего исследования является растительность галофитных лугов, приуроченная к прибрежной зоне оз. Куринка Алтайского р-на Республики Хакасия (53°26′25′′с. ш.; 91°35′42′′в. д. – 53°24′43′′с. ш.; 91°35′46′′в. д.).

Оз. Куринка (площадь зеркала 120 га) продолговатой формы, бессточное. Общая минерализация изменяется по площади и глубине от 72 до 108 г/л. В засушливые годы площадь водной глади уменьшается, озеро немного мелеет (Кривошеев, 1991). Озеро представляет собой типичный горько-соленый водоем для островных степей юга Минусинской котловины и окружено характерными галофильными группировками. Исключение составляет наличие зарослей кустарников караганы колючей (*Caragana spinosa* (L.) DC.), которые встречаются в Хакасии только вокруг этого озера.

Климат района резко континентальный, с холодной зимой и жарким летом. Годовая сумма осадков колеблется от 295 до 414 мм.

Исследования проводили в 2004–2010 гг. Сбор материала осуществлялся маршрутным и стационарным методами в период с мая по сентябрь в двадцатых числах каждого месяца. Всего было собрано 58 видов растений. Для установления видов растений использовали «Определитель растений юга Красноярского края» (Красноборов, 1979). Геоботанические описания проводились по традиционным методикам с учетом общего проективного покрытия (ОПП). Всего было заложено 12 пробных площадей, расположенных на луговых почвах с различной степенью засоления (СЗ). В пределах каждой площади были взяты укосы с 1 м^2 в 4-кратной повторности для определения сухой надземной фитомассы. Анализ электропроводности водной вытяжки почвы проведен кондуктометром Dist 4 (Hanna). Результаты переводились в г/л с коэффициентом пересчета 0.75. Результаты статистически обработаны с использованием Microsoft Office Excel.

Таблица

Основные характеристики галофитной растительности прибрежной зоны оз. Куринка

№ п/п	Название фитоценоза (доминанты)	Степень засоления почвы, г/л	Продуктивность, г/м^2 (2007 г.)
Северо-западное побережье			
1	Овсяницево-пырейный (*Festuca pratensis*, *Elytrigia repens*)	0.2	223±
2	Полынно-бескильницевый (*Artemisia nitrosa*, *Puccinellia tenuissima*)	3.68	219±
3	Сведовый (*Suaeda linifolia*)	7.16	138±
4	Осоково-разнотравный (*Juncus gerardii, Carex enervis)*	2.58	192±
5	Разнотравно-тростниковый (*Phragmites australis*)	1.2	248±
Южное побережье			
1	Солеросовый (*Salicornia europaea*)	1.27	164±
2	Бескильницево-сведовый (*Puccinellia tenuissima*, *Suaeda corniculata*)	1.3	140±
3	Полнынно-волоснецовый (*Elymus junceus, Artemisia nitrosa*)	0.3	230±
4	Ирисово-волоснецово-бескильницевый (*Iris biglumis, Elymus junceus, Puccinellia tenuissima*)	0.11	218±
5	Карагановo-полынно-ковыльный (*Caragana spinosa, Artemisia frigida, Stipa capillata*)	0.26	260±

Характер рельефа местности играет важнейшую роль в распределении растительности. В условиях засоленных местообитаний особое значение имеет уровень грунтовых вод, так как именно от него зависит концентрация легкорастворимых солей в приповерхностном слое почвы. Исследования проводили на пологом северо-западном берегу и на относительно крутом южном берегу озера. В результате, отмечена последовательная смена растительных сообществ и их структурно-функциональных характеристик (табл.).

Так, в ходе исследования на северо-западном побережье в зависимости от степени засоления выявлены 5 фитоценозов: овсяницево-пырейный ($Ф1_{сев}$), полынно-бескильницевый ($Ф2_{сев}$), сведовый ($Ф3_{сев}$), осоково-разнотравный ($Ф4_{сев}$), разнотравно-тростниковый ($Ф5_{сев}$) (рис. 1).

Северо-западное побережье характеризуется незначительными колебаниями высоты поверхности (урез воды на уровне 290 м абс. высоты), поэтому распределение растительности зависит в первую очередь от уровня подтока грунтовых вод. Согласно исследованиям, проведенным в 1970-х гг. (Растительный…, 1976), размеры зеркала озера были значительно больше современного, и прибрежная растительность состояла из монодоминантного сведового сообщества, приуроченного к мокрым солончакам с наибольшей степенью засоления. В настоящий момент, в результате отступления высокоминерализованной озерной воды, прибрежная зона ($Ф4_{сев}$ и $Ф5_{сев}$) занята лугово-болотной солончаковатой растительностью с доминирующими мезогигрофитами.

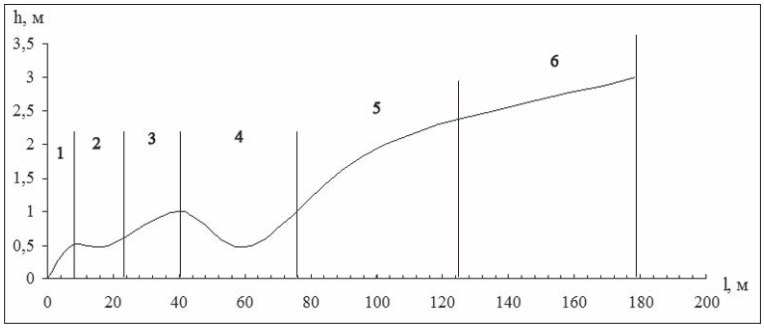


Рис. 1. Геоботанический профиль северо-западного побережья оз. Куринка.

Фитоценозы: 1 — разнотравно-тростниковый (Ф5), 2 — осоково-разнотравный (Ф4), 3 — переходная зона Ф4 с участием *Elymus junceus* Fisch., 4 — сведовый фитоценоз (Ф3), 5 — полынно-бескильницевый (Ф2), 6 — овсяницево-пырейный (Ф1). По оси абсцисс — расстояние от уреза воды (l, м); по оси ординат — относительная высота местности (h, м).

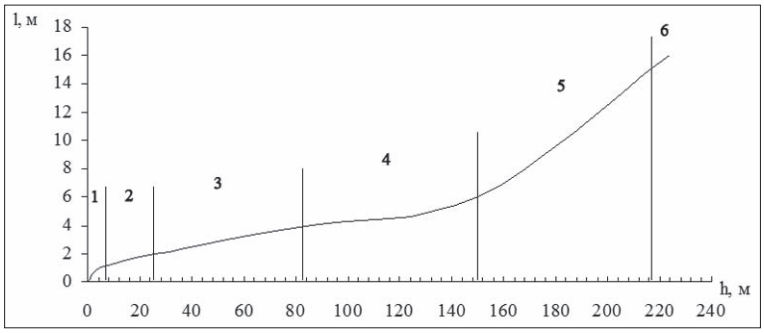


Рис. 2. Геоботанический профиль южного берега оз. Куринка (с учетом высоты над ур. м. (h, м) и степени засоления (СЗ, г/л) почвы.

1 — зона без растительности; фитоценозы: 2 — солеросовый ($Ф1_{юж}$), 3 — бескильницево-сведовый ($Ф2_{юж}$) 4 — полынно-волоснецовый ($Ф3_{юж}$), 5 — ирисово-волоснецово-бескильницевый ($Ф4_{юж}$), 6 — караганово-полынно-ковыльный ($Ф5_{юж}$). По оси абсцисс — расстояние от уреза воды (l, м); по оси ординат — относительная высота местности (h, м).

Изменение концентрации соли влияет на структурную организацию изучаемых фитоценозов. Овсяницево-пырейный фитоценоз ($Ф1_{сев}$), содержание солей в почве которого минимально, расположен на луговых среднесуглинистых слабозасоленных почвах. В данном фитоценозе в местах солевых выпотов наблюдается внедрение солянковых (*Suaeda linifolia* Pall., *S. corniculata* (C. A. Mey.) Bunge) и солеросовых (*Salicornia europaea* L.) пятен (общая концентрация солей 34 г/л), диаметр которых не превышает 2 м.

Полынно-бескильницевый ($Ф2_{сев}$) и сведовый ($Ф3_{сев}$) фитоценозы расположены на луговых солончаковых легко- и среднесуглинистых почвах, соответственно, но в связи с разной степенью засоления имеют выраженные отличия в своей структуре.

Сведовый фитоценоз ($Ф3_{сев}$) имеет упрощенную 2-ярусную структуру, что связано с повышением концентрации солей в почве до 7.16 г/л. Осоково-разнотравный (**$Ф4_{сев}$**) и разнотравно-тростниковый ($Ф5_{сев}$) фитоценозы**,** расположенные непосредственно у зеркала озера на лугово-болотных тяжелосуглинистых солончаковых и сильнозасоленных почвах, имеют значительную степень сходства (коэффициент сходства — 95 %). Однако $Ф4_{сев}$ имеет выраженную 2-ярусную структуру. Ф5 имеет 3-ярусную структуру, в которой первый ярус представлен доминантом *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steud. Второй ярус намного ниже первого и представлен *Triglochin maritimum* L., *Carex enervis* C. A. Mey. (Слюсарь, 2010).

На южном берегу озера также прослеживается смена растительного покрова. Однако основной причиной, в отличие от северного побережья, является изменение высоты относительно зеркала озера. Южный берег озера обрывистый и представляет собой северный склон куэстовой гряды, у подножия которой располагается озеро.

В результате исследования прибрежной гряды выделено 6 зон с последовательной сменой видового состава, а также их вертикальной и горизонтальной структур. Здесь более заметна смена растительного покрова в зависимости от высоты над уровнем моря, крутизны склона и степени засоления почвы (рис. 2.).

Для прибрежной части характерно отсутствие растительного покрова. Далее происходит последовательная смена видового состава со следующими растительными сообществами: солеросовый ($Ф1_{юж}$), бескильницево-сведовый ($Ф2_{юж}$), полынно-волоснецовый ($Ф3_{юж}$), ирисово-волоснецово-бескильницевый ($Ф4_{юж}$), караганово-полынно-ковыльный ($Ф5_{юж}$). Береговая зона представляет собой песчаный плес, для которого характерно периодическое затопление. Почва влажная, песчаная с характерным запахом сероводорода. Для этого участка отмечена максимальная степень засоления почвы 2.04 г/л. Далее, по мере продвижения вверх по склону, появляются первые растения *Salicornia europae*, которые формируют обособленные друг относительно друга моновидовые сообщества. Проективное покрытие в центре группировки достигает 80–85 %. Степень засоления снижается в 2 раза относительно прибрежной зоны. Тип почвы — мокрый солончак. Солеросовый фитоценоз постепенно сменяется сообществами *Suaeda linifolia* с единичными включениями *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V. Krecz. По структурным характеристикам данный фитоценоз практически совпадает с $Ф3_{сев}$. Степень засоления совпадает с солеросовым сообществом. Смена видового состава объясняется, вероятно, изменением соотношения ионов Cl^- и SO_4^{2-}. Далее, отмечается заметное увеличение крутизны склона (7 град.) и, как следствие, смена видового состава. Появляются луговые галофильные виды (полыни, волоснец), которые постепенно по мере продвижения вверх по склону сменяются ирисовыми сообществами. На вершине гряды наблюдаются кустарниковые заросли караганы колючей (*Caragana spinosa*). Кроме того, здесь отмечается повышение степени засоления, так как на более крутом участке склона наблюдаются процессы смыва излишних солевых отложений из приповерхностного слоя почвы.

Таким образом, в ходе исследования выявлено, что в условиях прибрежных территорий соленых озер на распределение растительности и ее функциональные характеристики влияет относительная высота поверхности. По мере ее увеличения уменьшается капиллярный подток высокоминерализованных грунтовых вод, и, как следствие, изменяются почвенные характеристики. На южном берегу изучаемой территории отмечена последовательная ксерофитизация сообществ вплоть до появления типично степных видов (*Stipa capillata*). В то время как береговая линия занята монодоминантным эугалофитным сообществом *Salicornia europaea* на мокрых солончаках.

На северо-западном побережье уровень поверхности возрастает незначительно и нестабильно (понижение рельефа в зоне обитания сведового фитоценоза), что отражается на видовом составе фитоценозов. Для данной территории характерны высокие концентрации солей в почве, поэтому видовой состав представлен, главным образом, солеустойчивыми и солевыносливыми видами.

Проведенные исследования позволяют оценить состояние естественной галофитной растительности и выявить биоиндикационные виды для своевременного диагностирования вторичного засоления почв.

Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН № 50.

Список литературы

Красноборов И.М. 1979. Определитель растений юга Красноярского края. Красноярск. — *Кривошеев А. С.* 1991. Лечение и отдых на озерах Красноярского края. Красноярск. 93 с. — *Растительный* покров Хакасии. 1976 / А. В. Куминова. Новосибирск. 423 с. — *Слюсарь Н. А., Печуркин Н. С., Зоркина Т. М.,* 2010. Особенности накопления надземной фитомассы растительности галофитных лугов в условиях разной степени засоления почв // Доклады Акад. наук. Т. 432. № 1. С. 138–141. — *Шамсутдинов З. Ш., Шамсутдинов Н. З.* 2002. Методы экологической реставрации аридных экосистем в районах пастбищного животноводства // Степной бюллетень. № 11. Новосибирск. 72 с.

К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ 3D-МОДЕЛЕЙ В АНАЛИЗЕ СТРУКТУР РАСТИТЕЛЬНОГО И ПОЧВЕННОГО ПОКРОВОВ

А. Н. Сметана, Ю. В. Ярощук, А. А. Долина

Криворожский ботанический сад НАН Украины
50004, Кривой Рог, ул. Чередниченко, 29. E-mail:sekr.kbs@gmail.com
50002, Кривой Рог, ул. Пушкина, 14/49. E-mail: dolinaalex@rambler.ru

Ключевые слова: *растительный покров, сингинез, почвенный покров, моделирование.*

Оптимизация окружающей среды невозможна без четких сведений о закономерностях, глубине и характере влияния техногенеза на биогеоценотический покров высокоиндустриальных районов. Один из таких районов — Криворожский железорудный бассейн, который является техногенной областью Криворожско-Никопольской железо-марганцеворудной техногенной провинции. В ее пределах выделяются ландшафтные округа горно-обогатительных комбинатов с их руднично-отвальным, обогатительным и хвостовым хозяйством. Более мелкими подразделами техногенных ландшафтов выступают отвалы, зоны сдвигов и обрушений, хвостохранилища, промышленные участки предприятий и т. п. Как известно, техногенные ландшафты являются особенной генетической группой антропогенных ландшафтов, в которых с помощью техники в корне перестраиваются все компоненты, в частности, эдафическая и литологическая основы.

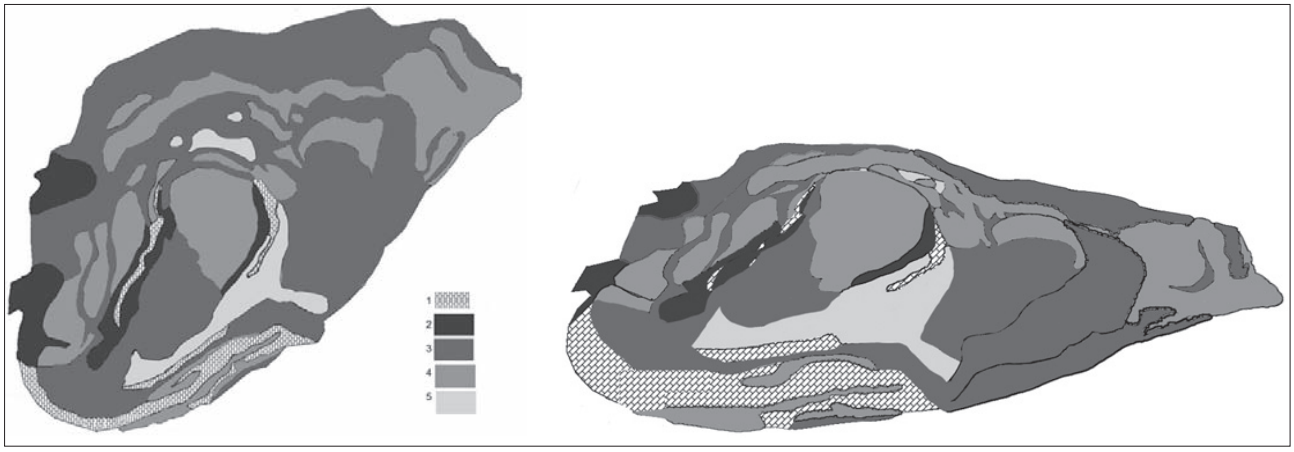


Рис. 1. Карта растительности отвала № 1 обогатительного производства ВАТ «ArselorMittall Кривой Рог».
1 — несформированная растительность из единичных кустарников и травянистых видов, 2 — сплошное древесное зарастание с изреженным травянистым ярусом, 3 — комплексы травянистой растительности и каменистых осыпей с диффузно распределенными деревьями и кустарниками, 4 — фитоценотические комплексы с преобладанием дерновинных злаков и единичными деревьями и кустарниками, 5 — фитоценотические комплексы с преобладанием дерновинных злаков.

Выявление закономерностей как формирования отдельных компонентов биогеоценотического покрова в ландшафтно-техногенных системах и посттехногенных ландшафтах Криворожья, так и развития биогеоценотического покрова в целом, является фундаментом для разработки системы мероприятий по оптимизации состояния окружающей среды региона.

При разработке круто падающих залежей полезных ископаемых технологические нормы предусматривают создание внешних отвалов. При этом полностью уничтожается растительный и почвенный покровы территории, где складируются вскрышные породы. В свою очередь, за счет образования микро- и мезорельефа происходит увеличение площади поверхности, доступной для восстановления почвенного и растительного покрова.

Целью данной работы является изучение пространственного распределения растительности и почв в посттехногенных ландшафтах с использованием трехмерных моделей.

Регион исследования размещен в зоне экотона разнотравно-ковыльно-типчаковых и типчаково-ковыльных степей на границе Бугско-Днепровского (Криворожского) и Бугско-Ингульского округов (Національний атлас…, 2007). Пространственное распределение растительности и почв изучалось на примере правобережного отвала № 1 обогатительного производства ВАТ «ArselorMittall Кривой Рог». Возраст исследуемого отвала — 27 лет. Бермы и склоны его сформированы железистыми кварцитами, сланцами, мергелистыми и лессовидными суглинками. Данный отвал является типичным для железорудных отвалов Кривого Рога. Ввиду отсутствия современного индустриального влияния на развитие экосистем в пределах данного объекта, целесообразно рассматривать развитие почвенного и растительного покрова как посттехногенный сингенетический процесс.

Для выявления закономерностей пространственной структуры растительных сообществ и почв в пределах контура отвала нами проведено картирование растительности на уровне мезокомбинаций (рис. 1) и почв (рис. 2) (Фридланд, 1972).

Анализ полученного картографического материала позволяет сделать вывод, что растительный покров участка детерминирован геохимическими потоками, связанными с неоднородностью микро- и нанорельефа и рисунком контуров экотопов, отличающихся спецификой минерального скелета. При наложении геоботанических, почвенных и литогеохимических карт наблюдается несовпадение контуров, которое было отмечено и в других работах (Миркин, 1974; Сметана, и др., 2006; Сметана, Красова, 2008; Сметана, и др., 2009).

Очевидна некоторая смещенность контуров растительного покрова по отношению к почвенным по направлению движения потоков. Это определяется несоответствием контуров, выделяемые по однородным почвенным выделам и минеральному составу литоосновы, и контуров геохимической миграции ионов. Динамика данного процесса тесно взаимосвязана с изменениями погодно-климатических условий и флуктуациями растительности.

Спонтанное зарастание древесными и кустарниковыми породами обусловлено локальными экотопическими условиями, которые создаются при нагромождении крупнообломочных кусков горных пород, что способствует конденсации влаги и накоплению незначительной части мелкозема. На хорошо террасированных склонах при значительном количестве расщебененного материала отмечается сплошное древесное зарастание делювиальных позиций. Крупнообломочные субстраты без признаков почвообразования зарастают слабо, на них встречаются единичные экземпляры кустарников и травянистых растений. На уступах, сформированных лессовыми вскрышными породами, создаются наиболее благоприятные условия для образования многоярусных растительных сообществ.

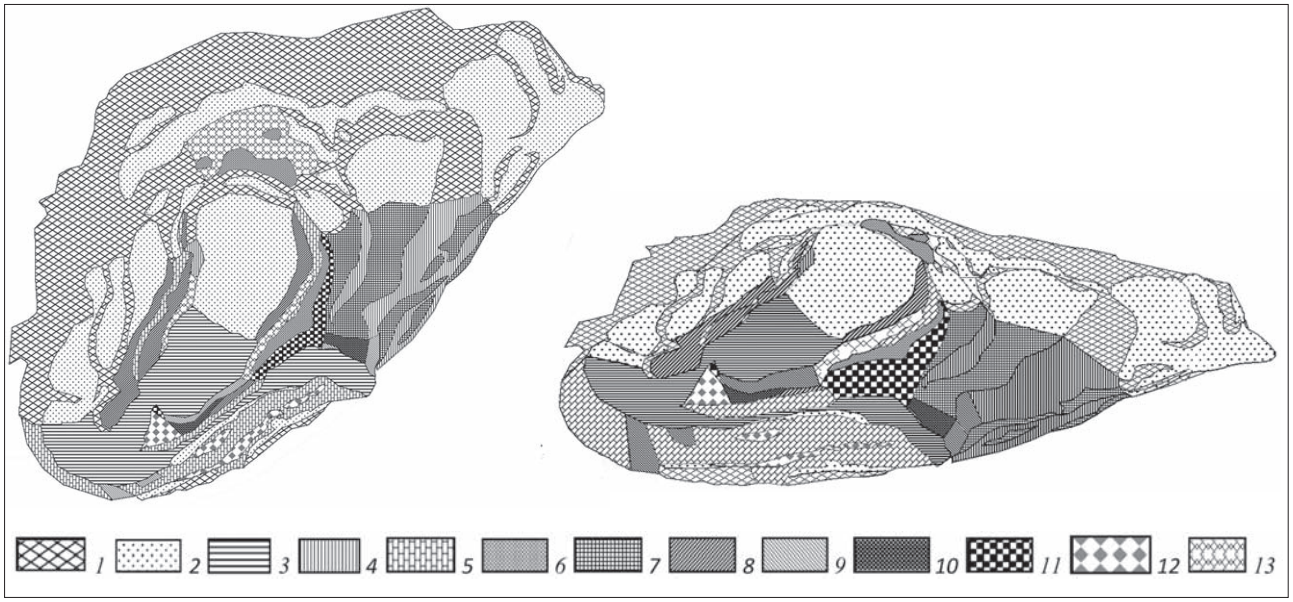


Рис. 2. Пространственное размещение основных почвенных комбинаций на трехмерной графической модели отвала № 1 обогатительного производства ВАТ «Arselor Mittall Кривой Рог».

1 — вариации и ташеты примитивных транзитных почв с подстилочным и дерновым типом почвообразования на лессовидных суглинках; *2* — вариации примитивных автоморфных почв с дерновым типом почвообразования на лессовидных суглинках; *3* — вариации примитивных фрагментарных и развитых почв с дерновым и подстилочным типом почвообразования на дресве кварцитов; *4* — вариации примитивных транзитных фрагментарных почв с подстилочным типом почвообразования на лессовидных суглинках с примесями карбонатов; *5* — субстраты без признаков почвообразования; *6* — мозаики примитивных автоморфных дерново-гумусоаккумулятивных почв на суглинистых породах и кварцитах; *7* — мозаики примитивных автоморфных развитых почв с подстилочным типом почвообразования на лессовидных суглинках и карбонатных породах; *8* — мозаики примитивных автоморфных развитых почв с дерновым и подстилочным типом почвообразования на смесях кварцитов и суглинков; *9* — мозаики примитивных фрагментарных транзитных почв на смеси охристых сланцев и кварцитов; *10* — вариации примитивных автоморфных фрагментарных и развитых почв с дерновым типом почвообразования на охристых сланцах; *11* — примитивные фрагментарные транзитные почвы с дерново-гумусоаккумулятивным типом почвообразования на кварцитах; *12* — примитивные фрагментарные и развитые автоморфные почвы на смеси кварцитов и охристых сланцев; *13* — примитивные транзитные почвы на карбонатных суглинках с дерновым типом почвообразования.

На территории отвала выделены незначительные по площади участки со сплошным древесным зарастанием *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., *Ulmus minor* L., *Acer negundo* L., *Fraxinus excelsior* L., *Armeniaca vulgaris* Lam., *Elaeagnus angustifolia* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Pyrus communis* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Populus nigra* L. с преобладанием комплекса ***Armeniacetum (vulgaris)*** + ***Robinietum (pseudoacaciae)*** + ***Cerasetum (mahaleb)***. При высокой сомкнутости крон в данных сообществах формируется низкопродуктивный травянистый ярус с преобладанием *Galium aparine* L. и *Stellaria media* (L.) Vill. (53.09±5.33 г/м^2).

Продуктивность древесного компонента таких сообществ составляет 22.939 т/га (древесина стволовых частей — 18.359 т/га, веток — 3.521 т/га, листьев — 1.057 т/га) при объеме древесины — 24.026 м^3/га.

Значительная площадь отвала занята комплексами травянистой растительности с диффузным распределением деревьев и кустарников. В границах проекций крон единичных экземпляров *Elaeagnus angustifolia, Ulmus minor* L*, Acer negundo, Fraxinus excelsior,* реже — *Cerasus mahaleb, Robinia pseudoacacia, Armeniaca vulgaris, Pyrus communis, Morus nigra* L. создаются специфические условия, благоприятные для вселения кустарниковых видов *Swida sanguinea* (L.) Opiz*., Rosa corimbifera* Bohkh*., Cotinus coggigria, Rhamnus cathartica, Crataegus fallacina* Klok*., Ligustrum vulgare* L*., Sambucus nigra* L*., Prunus stepposa* L*., Lonicera tatarica* L. Травянистый покров таких сообществ при невысокой степени затенения представлен преимущественно *Poa angustifolia* L*., P. compressa* L*., Seseli campestre* Bess*., Securigera varia* L. Визуально такие комплексы напоминают редколесье. Показатели продуктивности травостоя в разреженных древостоях не имеют значительных разбежностей и в большей мере зависят от минерального состава и степени выветрелости горной породы, чем от преобладающего в данном сообществе эдификатора. Так, фитомасса травянистого яруса в сообществах с *Cerasus mahaleb* — 39.92±10.55 г/м^2, с *Populus nigra* — 45.5±1.92, а с *Robinia pseudoacacia* — 52.17±11.07 г/м^2.

К вариациям примитивных автоморфных почв с дерновым типом почвообразования на лессовидных суглинках приурочены фитоценотические комплексы с эдификатором *Elytrigia repens* L. и единичными деревьями и кустарниками. Показатели фитомассы пырейников соответствуют средним показателям среди травянистых ценозов — 218.88±14.74 г/м^2. Аккумуляция значительного количества мортмассы (500.4±33.66 г/м^2) связана с медленным прохождением процесса разложения. В состав формации ***Elytrigieta repentis*** входят ассоциации ***Elytrigietum (repentis) poosum (angustifoliae), E. achilleosum (submillefolii),***

E. coronillosum (variae) и сообщества, представленные неустойчивыми во времени сочетаниями *Elytrigia repens + Galium ruthenicum, Elytrigia repens + Ballota ruderalis, Elytrigia repens + Euphorbia virgultosa*. Отмечены локалитеты созологически ценных сообществ с доминированием *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.

Квазиклимаксовая стадия представлена злаковыми сообществами, близкими по видовому составу к луговостепным формациям ***Poeta angustifoliae*** и ***Calamagrostideta epigeioris***. Формация мятлика узколистого формируется как на плоских участках, так и в делювиальных позициях склонов, более мезофитные сообщества вейника наземного приурочены к понижениям рельефа. При наличии водоупорного горизонта в автономных, а иногда и в транзитных позициях рельефа формируются маловидовые сообщества с *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. в качестве эдификатора. В фитоценозах формации ***Phragmiteta australis*** субдоминантами иногда выступают степные виды — *Poa angustifolia, Koeleria cristata* (L.) Pers.

На дерновых примитивных почвах, которые образовались на суглинках и кварцитах, формируются многовидовые ценоструктуры с доминированием *Koeleria cristata, Achillea nobilis* L. В их видовом составе преобладают степные виды, довольно обычные для отвалов Кривбасса — *Medicago romanica* Prod., *Arenaria uralensis* Pall. ex Spreng., *Euphorbia seguieriana* Neck., *E. stepposa* Zoz., *Otites chersonensis* (Zapal.) Klok., *Achillea pannonica* Schneele, *Carex praecox* Jacq. non Schreb. При отсутствии угнетающего влияния затенения количество фитомассы, накопленное травянистыми поликарпиками, достигает 180.9±52.32 г/м^2. К карбонатным легкосуглинистым и супесчаным породам, которыми отсыпаны эрозионно неустойчивые склоны, приурочены сообщества с преобладанием *Anisantha tectorum* (L.) Nevski.

На начальной стадии зарастания каменистых осыпей часто встречаются пятна *Pilosella durisetum* (Naeg. et Peter) Juxib. и отдельные экземпляры *Hieracium umbellatum* L. и *H. virosum* Pall. При накоплении кварцевых частиц в продуктах гипергенеза создаются условия для формирования ценозов и микроценозов с доминированием *Hieracium echioides* Lumn. и *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip.

Основной литогеохимической функцией растительности является «обеспечение» почвообразовательного процесса ресурсом органического вещества. Дифференциация растительного и почвенного покровов на начальних этапах сингенеза полностью детерминирована пестротой отсыпки вскрышных горных пород. Однако со временем в результате взаимодействия растительности и почвообразующих пород формируются более крупные гомогенные контуры растительности.

В результате анализа выявлено, что в почвенном покрове данного посттехногенного ландшафта значительная роль принадлежит примитивным почвам (эмбриоземам) различной мощности, субстратам с признаками и без признаков почвообразования. Пространственное размещение основных почвенных комбинаций приведено на трехмерной графической модели (рис. 2). Измерения пространственных единиц почвенного покрова проведено по методу теодолитной съемки (второй класс точности). На основании оценки площади поверхности отвала как сложной трехмерной фигуры, проведенной по принципу триангуляционного расчета, установлена площадь поверхности, затронутая почвообразовательным процессом. С учетом того, что средняя мощность примитивных почв составляет 10 см рассчитаны запасы органического вещества почв. Построение поверхностей модели и расчеты площадей выполнены программно с помощью геоинформационной системы K-MINE, разработанной и любезно предоставленной научно-промышленным предприятием «КРИВБАССАКАДЕМИНВЕСТ», за что авторы выражают свою благодарность.

На основе статической 3-d модели распределения почвенного покрова предложена модель динамики накопления органического вещества в почвах отвала. В процессе развития примитивных почв накопление органического вещества описывается модифицированныме уравнением Хильми:

$$dG/dt = \eta(G_{дст} - G_{п}), \qquad (1)$$

где Gп — начальное значение запасов гумуса, свойственное современным примитивным почвам отвала; Gдст — конечное значение запасов гумуса при условии формирования дерново-степных почв; η — доля гумуса, которая теряется (или формируется) за год.

Данное дифференциальное уравнение имеет решение:

$$G(t) = G_{дст} - (G_{дст} - G_{п})\exp^{(-\eta(t-t0))} \qquad (2)$$

Очевидно, что графиком функции G(t) является кривая накопления. Исходя из этого, модель описывает динамику запасов только в процессе активного развития почвенного процесса. При этом:

$$\eta = G_{п}/t0 \qquad (3)$$

С учетом увеличения площади почвообразования за счет увеличенной поверхности отвала в сравнении с площадью основания, компенсация запасов гумуса происходит значительно быстрее. Увеличение запасов гумуса будет идти с замедлением ежегодного прироста. Так, запасы органического вещества в почвах отвала через 65–70 лет после отсыпки приближаются к запасам его в дерново-степных почвах. При достижении почвами возраста 100 лет запас гумуса в них будет составлять 70–75 % в сравнении с черноземами, прежде занимавшими площадь основания отвала. Исходя из вышесказанного, следует отметить целесообразность использования для создания отвалов территорий, где почвы обладают незначительным плодородием. В таком случае можно говорить о полном восстановлении органического вещества почв, уничтоженных при отвалообразовании. Очевидно, что процессы почвообразования в условиях отвально-карьерных морфоструктур в значительной мере компенсируют уничтоженный почвенный покров территории основания отвала за счет увеличенной площади поверхности.

Таким образом, растительный и почвенный покровы отвалов в достаточной мере сложны и разнообразны, что позволяет сделать позитивный прогноз о их дальнейшем развитии. Пространственная структура растительного покрова связана с микро- и нанорельефом, почвенным покровом, и в частности — спецификой минерального скелета почв. Значительные колебания границ фитоценотических структур обусловлены изменением площадей литогеохимических контуров, которые выделяются по минеральному составу и физико-химическим параметрам пород зоны гипергенеза. Использование трехмерных моделей позволяет более точно определить площади почвенных и растительных выделов и выявить закономерности их пространственного размещения. На инициальных этапах сингенеза растительности динамика баланса органического вещества почв может служить показателем эффективности функционирования растительного покрова как литогеохимической системы

Список литературы

Національний атлас України. 2007. Киев. 440 с. — *Миркин Б. М.* 1974. Закономерности развития растительности речных пойм. М. 175 с. — *Сметана О. М., Сметана М. Г., Красова О. О.* 2009. Закономірності просторового розподілу ґрунтів та рослинного покриву балкових систем басейну р. Інгулець. Балка «Зелена» // Інтродукція рослин. № 1. С. 80–90. — *Сметана О. М., Красова О. О.* 2008. Ґрунти схилових екотопів пониззя Інгульця // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». Т. 10. С. 119–126. — *Сметана М. Г., Сметана О. М., Красова О. О.* 2006. Екологічна характеристика моніторингової ділянки «Пригір'я» // Вісник Криворізького технічного університету. Вип. 5 (15). Кривий Ріг. С. 265–271. — *Фридланд В. М.* 1972.Структура почвенного покрова. М. 423с.

ЭДИФИКАТОРНАЯ РОЛЬ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ (*TILIA CORDATA* MILL.) В ПРЕОБРАЗОВАНИИ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА СОСНЯКОВ

М. Ю. Тиходеева, В. Х. Лебедева

Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9. E-mail: marinaur@list.ru

Ключевые слова: *липа мелколистная, сосняк, эдификаторная роль.*

Длительное существование растительных сообществ обеспечивается равновесием между членами, входящими в их состав. В некоторых случаях члены сообщества благоприятно влияют друг на друга, в противоположных — угнетают, но не приводят к полному вытеснению. Такое «равновесие» возможно только при определенном сочетании факторов среды, точнее при известной величине амплитуды их колебаний (Синская, 1931). При более значительном изменении условий равновесие нарушается, что сопровождается преобразованием состава и приводит к смене сообществ. Это происходит как при экотопических изменениях, так и вследствие биотопических трансформаций среды под влиянием живых организмов, например, при массовом внедрении в сообщество отдельных виолентных видов растений. Такие организмы своим массовым появлением, разрастанием и длительным воздействием настолько преображают среду, что формируют вокруг себя характерный набор соподчиненных видов и тем самым провоцируют смену растительных сообществ, вплоть до перехода к другому типу растительности. Изменения в структуре растительных сообществ происходят и при внедрении отдельных особей эдификаторных видов.

Целью данного исследования является определение характера трансформации растительного покрова под влиянием отдельных особей липы мелколистной в разных растительных сообществах. В рамках сформулированной цели были поставлены следующие задачи: оценка трансформации биотопических характеристик (освещенности, характера подстилки, состава водопрочных агрегатов в почве, ее протеазной активности и состава бактериальных сообществ гумусового горизонта почвы) под влиянием липы; выявление реакции видов живого напочвенного покрова на присутствие липы.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования были выбраны отдельные модельные особи липы, произрастающие в 100-летнем сухотравном сосняке (*Pinus sylvestris*) в отделении «Дубрава» заповедника «Белогорье» (Белгородская область, лесостепная зона). Этот сосняк искусственного происхождения (посадки проводились с 1898 по 1914 г.) занимает участок боровой террасы в пойме р. Готни, где в качестве коренного типа растительности могли быть сосняки (Нешатаев, 1986). Полнота древостоя сосны составляет 30 м^2/га, сомкнутость крон − 0.4–0.5. В напочвенном покрове преобладают лугово-степные виды, преимущественно злаки: *Agrostis capillaris*, *Poa angustifolia*, *Koeleria gracilis*, *Festuca ovina*. Липы представлены 60–70-летними многоствольными особями, со средней высотой 15–17 м и окружностью ствола 80–90 см. В северной половине Ленинградской области (таежная зона) исследовались 40-летние особи липы, произрастающие на Карельском перешейке в зеленомошных 60-летних сосняках — в окрестностях озера Гладышевское и на острове Коневец (Ладожское озеро). Плотность древостоев составляла 50–60 м^2/га, сомкнутость крон — 0.5–0.6. В напочвенном покрове хорошо выражен моховой ярус из *Pleurozium schreberi* и *Dicranum pol-*

ysetum, в травяно-кустарничковом ярусе преобладают кустарнички: *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Следует заметить, что в условиях Белгородской области липа мелколистная является одной из основных лесообразующих пород. На Карельском перешейке Ленинградской области особи липы можно определить как заносные элементы — их зачатки попали из искусственных посадок старых усадебных парков.

В процессе исследования от стволов модельных деревьев в разные направления закладывали трансекты, в три раза превышающие по длине диаметр кроны. Вдоль трансект на сплошных учетных площадках 0.1 м^2 определяли общее проективное покрытие и покрытие каждого вида.

Анализ изменений биотопа осуществляли по зонам влияния дерева: 1 — под кроной у ствола, 2 — под краем кроны, 3 — вблизи кроны, 4 — на удалении от липы на расстояние, превышающее диаметр кроны (фон). Трансформацию светового режима по зонам оценивали через показатель сквозистости (Ипатов и др., 1979). Изменения в подстилке определяли по ее обилию и весовому соотношению фракций. Преобразование физических характеристик гумусового горизонта почвы выявляли через определение размерного состава водопрочных агрегатов, позволяющего определить экологический тип гумуса. При оценке микробиологической (протеазной) активности верхнего горизонта почвы был использован аппликационный метод (Кузякина, 1951) на фрагментах фотопленки с разным сроком закладки (3, 5, 7 суток). Для сравнения состава бактериальных сообществ гумусового горизонта почвы под кронами лип и вне их воздействия проводили метагеномный анализ методом полиморфизма длин рестрикционных фрагментов (ПДРФ, Restriction fragment length polymorphism, RFLP). Кроме того под кроной липы и на фоне было проведено тестирование почвенных образцов на редукцию ацетилена, что позволило оценить нитрогеназную активность (азотфиксацию), осуществляемую почвенными микроорганизмами.

В ходе обработки собранных материалов применяли методы корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализа. В дисперсионном комплексе в качестве влияющего фактора рассматривали 4 зоны влияния липы. Были рассчитаны значения квадратов корреляционных отношений влияния липы на проективное покрытие видов, на сумму проективных покрытий видов и число видов на площадке.

Результаты и обсуждение

Липа, формируя плотную с ниспадающими ветвями крону, существенно снижает условия освещения. Так, под кроной липы в сосняке сухотравном (Белгородская обл.) среднее значение сквозистости 5.6 %, что составило 15 % от сквозистости фона. В сосняке зеленомошном (Ленинградская обл.) из-за меньшего возраста лип и большей сомкнутости сосен на фоне эти показатели несколько выше — средняя сквозистость под липой 15.4 %, что соответствовало 26 % от сквозистости на фоне.

Анализ лесной подстилки показал, что под кроной липы происходит ее накопление. Так, в сухотравном сосняке масса сухой подстилки на учетной площадке на фоне составила в среднем 46.2 г, а под кронами многоствольных лип — 113.4 г., в зеленомошном сосняке 29.8 г. и 48.7 г., соответственно. В подстилке сухотравного сосняка преобладает древесный опад, но на фоне зафиксирован и высокий вклад ветоши (30 %), тогда как под липами, где живой напочвенный покров развит слабо, он практически отсутствует (1 %). В зеленомошном сосняке на фоне и под кронами лип значительная доля подстилки приходится на кустарнички (46 % и 68 %). В обоих сообществах основная аккумуляция листовой фракции древесного опада происходит под кронами липы. Это касается и листвы липы, что является вполне естественным, и хвои сосны, что уже не столь очевидно. Причина накопления хвойного опада нам видится в следующем: под собственной кроной листовой опад липы, образуя плотный многослойный ковер, препятствует проникновению опавшей хвои к поверхности почвы, где сосредоточено максимальное количество сапротрофных организмов, чем и замедляет его разложение.

Анализ гумусового горизонта почвы на основании выявления размерного состава водопрочных агрегатов показал, что в сухотравном сосняке под кроной липы и на фоне присутствует муль-гумус. Но на фоне, в отсутствии прямого влияния липы, в гумусовом горизонте относительно крупные агрегаты (диаметром 5–10 мм) не обнаружены, а доля мелких агрегатов (0.25–0.50 мм) существенно выше. Большое количество мелких агрегатов, вероятно, свидетельствует о повышенной активности микроорганизмов, которая приводит к быстрой минерализации органических остатков. Наличие же под липами крупных агрегатов можно объяснить активно идущими процессами адгезии, т. е. слипания поверхностей разнородных или однородных частиц. Этот процесс в определенной степени может быть обусловлен тем, что в качестве ядра водопрочных агрегатов обычно выступают соединения кальция, а липа относится к тем древесным породам, чей листовой опад дополнительно привносит соединения кальция в почву (Терешенкова и др., 1974). Наши анализы подтвердили, что содержание кальция под кронами липы действительно выше — 13.3 мг-экв/100 г, в то время как на фоне — 7.5 мг-экв/100 г. Анализ изменения почвенной кислотности (водный pH = 4.81 под липами и 4.14 на фоне) свидетельствует о сдвиге значение pH в сторону подщелачивания под кронами лип, что также может стимулировать процессы адгезии и когезии в почве (Попов, 2004).

Оценка почвенных микробоценозов через определение протеазной активности методом аппликации показала, что степень разрушения эмульсионного слоя на фотопленках, заложенных на фоне в сосняке сухотравном, была больше, чем под кроной липы. И эта разница оставалась стабильной на всех сроках экс-

позиции (табл.). Вероятно, на фоне активно развивающейся дернины многолетних злаков индуцируется возрастание ризосферного эффекта, что и проявляется в усилении протеазной активности. В сосняке зеленомошном наблюдалась обратная зависимость (табл.). Здесь через 3 и 5 суток эмульсионный слой был разрушен незначительно, но через 7 суток степень разрушения под кроной липы достигала уже 40 %, тогда как на фоне оставалась низкой. Вероятно, плотный моховой ковер и слабая насыщенность верхнего почвенного горизонта корнями не способствует развитию микробиоты, что и вызывает крайне низкую протеазную активность. В этом случае под кроной, где моховой покров не развит, складываются более благоприятные условия для развития микробиоты, чем на фоне.

Таблица

Протеазная активность почвы (% нарушения эмульсионного слоя фотопленки) под кроной липы и на фоне в сосняке сухотравном (А) и сосняке зеленомошном (Б)

Срок экспозиции		3 дня	5 дней	7 дней
А	липа	10.2	18.4	32.6
	фон	23.1	40.3	48.8
Б	липа	2.0	3.5	39.7
	фон	0.3	1.1	2.1

К сожалению, аппликационный метод не дает возможности сравнить состав почвенных бактериальных сообществ. Именно поэтому мы прибегли к методу оценки полиморфизма длин рестрикционных фрагментов. Из почвенных проб была выделена тотальная ДНК, осуществлена амплификация фрагмента 16S ДНК с использованием флуоресцентно-меченого праймера Eu3, затем была проведена рестрикция полученного амплификата рестриктазой HaeIII и проведен анализ длин рестрикционных фрагментов. Результатом анализа явились числовые данные, характеризующие число близкородственных групп бактерий и их количественный вклад в бактериальное сообщество. Для оценки степени сходства структуры бактериальных сообществ был вычислен индекс Евклида ($D_{1.2}$). Выяснилось, что сходство составов бактериоценозов под кронами лип из разных растительных сообществ ($D_{1.2}$=19.4) ниже, чем из одного ($D_{1.2}$=18.4), но выше чем с соответствующим фоном ($D_{1.2}$=20.5). Это дает повод предположить, что липа, произрастая в географически и ценотически разных растительных сообществах, сходным образом преобразует состав бактериоценозов почвы. Тестирование почвенных образцов на редукцию ацетилена показало, что в зеленомошном сосняке азотфиксация под кроной липы идет почти в 3 раза интенсивнее, чем на фоне (содержание этилена в пробе составила 0.0067 % и 0.0024 %, соответственно). Таким образом, исследования изменения биотопа показали, что в целом под пологом липы происходит улучшение почвенного плодородия на фоне ухудшения условий освещения.

Влияние на виды напочвенного покрова. Трансформация биотопа в зоне влияния липы вызывает изменения в составе и строении живого напочвенного покрова. Так, под кронами лип происходит снижение обилия видов (общего проективного покрытия, суммарного покрытия отдельных видов), а также видового разнообразия (числа видов на площадке). Если особи лип имеют крупные размеры (как в сухотравном сосняке), то непосредственно под кроной формируется мертвопокровный участок. Чисто отрицательную связь с липой (тип взаимоотношений — изживание — элиминация (Ипатов, Кирикова, 2000)) демонстрируют виды-доминанты, типичные для коренного сообщества: в сосняке чернично-зеленомошном — это кустарнички *Vaccinium myrtillus* (η^2=0.56; r = –0.74)*, V. vitis-idaea* (0.14; –0.37) и зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (0.13; –0.35), *Dicranum polysetum* (0.14; –0.29); в сосняке сухотравном — *Festuca ovina* (0.19; –0.43). Очевидно, что для этих видов под кроной липы складываются неблагоприятные условия: низкая освещенность и большое количество опада, к которому особенно чувствительны зеленые мхи. Но ряд видов, особенно на краю кроны, обнаруживает положительную связь (тип взаимоотношений — благоприятствование или адаптация): в сосняке чернично-зеленомошном — это неморальные (*Stellaria holostea, Milium effusum, Aegopodium podagraria*) и луговые виды (*Veronica chamaedrys, Galium boreale, Alchemilla vulgaris*, *Poa pratensis*); в сосняке сухотравном — *Stellaria holostea.* Для них под липой создаются благоприятные условия: богатые почвы и достаточное количество света. Без сомнения, важным является и ценотический фактор — снижение конкуренции со стороны доминирующих на фоне видов.

Сравнивая влияние липы на обилие видов напочвенного покрова, можно отметить, что в сосняке чернично-зеленомошном (η^2 = 0.77) оно выражено сильнее, чем в сухотравном (0.29). Это проявляется не только в величине значений квадратов корреляционных отношений**,** но и в крутизне хода линий регрессии. Здесь сказывается большой вклад мхов (*Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum, Hylocomium splendens*), особо чувствительных к лиственному опаду. В сухотравном сосняке мхи (*Brachythecium albicans, B. oedipodium, Ceratodon purpureum*) малообильны, и их вклад в общее варьирование невысок. Сила влияния на число видов на учетной площадке несколько больше в сухотравных сосняках, чем в зеленомошных (0.38 и 0.30), что связано с формированием под липами мертвых зон с полным отсутствием видов. Интересно сходство линий регрессий для суммарного покрытия и числа видов в разных сообществах: пики обилия и числа видов и в чернично-зеленомошном, и в сухотравном сосняке наблюдаются в краевых зонах. Это позволяет говорить о закономерности данного явления. Так, в разных сообществах проявляет-

ся различие в силе влияния липы, связанное с особенностями видового состава напочвенного покрова, и сходство характера влияния липы, определяемое специфическим изменением биотопа.

Подводя итог оценки влияния липы мелколистной на преобразование биотопа, стоит отметить, что это сильный эдификатор, и вызванные ею изменения носят комплексный характер: снижение освещения, аккумуляция листового и хвойного опада в подстилке, формирование более крупных водопрочных агрегатов в структуре гумусового горизонта почвы, ее подщелачивание и увеличение концентрации соединений кальция, возрастание нитрогеназной активности, формирование специфического состава почвенных бактериоценозов. Изменение биотопа под пологом липы вызывает трансформацию напочвенного покрова: исчезают эдификаторные фоновые виды и появляются несвойственные напочвенному покрову коренного сообщества неморальные и луговые виды. Преобразование растительности под воздействием липы в сосняке сухотравном (Белгородская обл.) и в сосняке зеленомошном (Ленинградская обл.) осуществляется сходным образом, но в последнем случае наблюдается большая контрастность между кроной и фоном из-за чужеродности липы в естественных сообществах Карельского перешейка. В обоих случаях выявленные изменения индуцируются единичными особями липы, поэтому носят локальный характер и не приводят к нарушению общего равновесия сообщества, а стимулируют лишь увеличение гетерогенности биогеоценозов, затрагивающее при этом все его компоненты.

Авторы выражают благодарность проф. А. И. Попову (СПбГУ) и сотрудникам ВНИИСХМ за неоценимую помощь в определении физико-химических характеристик почв и проведении молекулярных анализов почвенных микробоценозов.

Список литературы

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. 2000. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. Т. 85. № 3. С. 92–100. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П.* 1979. Сквозистость древостоев (измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Бот. журн. Т. 64. № 11. С. 1615–1624. — *Кузякина Т. И.* 1951. К методике определения биологической активности почв методом аппликации // Труды Почв. ин-та им В. В. Докучаева. Т. 33. С. 253–261. — *Нешатаев Ю. Н.* 1986. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника «Лес на Ворскле» // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав / Межвузовский сборник. Л. С. 32–48. — *Попов А. И.* 2004. Гуминовые вещества: свойства, строение, образование / Под ред. Е. И. Ермакова. СПб. 248 с. — *Синская Е. Н.* 1931. К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 25. Вып. 2. С. 1–49. — *Терешенкова И. А., Самиляк С. И., Счастная Л. С., Растворова О. Г., Цыпленков В. П.* 1974. Поступление органического вещества в лесную почву и его разложение // Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Т. 4. Л. С. 169–195.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ТЕХНОГЕННЫХ СУБСТРАТАХ ЛЕСОТУНДРЫ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

Л. П. Турубанова, И. А. Лиханова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28. E-mail: l-turubanova@yandex.ru, likhanova@ib.komisc.ru

Ключевые слова: *восстановление растительности*, *нарушенные земли, агротехнические приемы.*

В настоящее время активная добыча полезных ископаемых ведет к неизбежному росту площади нарушенных земель. Известно, что малопродуктивные техногенные субстраты без проведения восстановительных работ длительное время остаются лишенными растительного покрова. Исследования восстановительной динамики растительного покрова на нарушенных землях, при применении агротехнических приемов, способствующих ускорению демутационных сукцессий, позволяют разработать наиболее эффективные приемы восстановления природных экосистем на месте разрушенных.

Опыты по восстановлению растительности заложены 19 июня 1993 г. на отсыпанной песчаным материалом выровненной площадке бывшего шламонакопителя нефтяного месторождения (66°44′ с. ш., 57°02′ в. д.) в долине р. Колва. Толщина отсыпки более 1 м. Субстрат практически безгумусный (0.28 %), при близком к нейтральному pH (6.7), содержание доступных азота (1.8 мг/100 г в.с.п.) и калия (4.1 мг/100 г в.с.п.) было низким. Площадка окружена кустарничково-моховым березово-еловым редколесьем.

В опыте 1 использовали 6 видов трав (9 образцов семян) местного происхождения из семян, полученных в основном в условиях Заполярья (табл.). В опыте 2 испытывались 18 видов из северных регионов Америки (семена получены от фирмы АГРА). Посев отдельных видов (образцов семян) проводили на делянках 1 м^2 рядками. Посев проводился вручную без заделки семян, с прикатыванием грунта. В первые 3 года после закладки опытов весной и осенью вносили комплексное минеральное удобрение из расчета по 30 кг д.в./га (азот, фосфор и калий).

Таблица

Характеристика видов растений, использованных в опыте 1

№ делянки	Вид	Образец семян	Место сбора семян	Год сбора
1	*Poa pratensis* L. (Д–91)	дырносский	Сыктывкар	1991
8	*Poa pratensis* L. (Г–90)	воркутинский	Воркута, с/х «Горняк»	1990
2	*Festuca rubra* L. (Д–90)	дырносский	Сыктывкар	1990
4	*Alopecurus pratensis* L. (Г–90)	воркутинский	Воркута, с/х «Горняк», пойма р. Усы	1990
9	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. (М–81)	вычегодский	Сысольский р-н	1981
5	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. (В–90)	печорский	Воркута, с/х «Западный»	1990
7	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. (Г–90)	воркутинский	Воркута, с/х «Горняк»	1990
6	*Beckmannia eruciformis* (L.) Host. (Г–90)	салехардский	Воркута, с/х «Горняк»	1990
3	*Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. (Г–90)	якутский	Воркута, с/х «Горняк»	1990

В год посева высота высеянных трав (опыт 1) составила от 5 до 30(40) см. К концу вегетационного сезона общее проективное покрытие (ОПП) практически на всех делянках превышало 50 % (рис. 1). Низкая степень покрытия на некоторых делянках была обусловлена чисто механическими причинами: занос песком до 5 см и выше, смыв семян, а в случае с *Phalaroides arundinacea*, собранным в окрестностях г. Воркуты, — низкой вызреваемостью семян данного вида в условиях типичной тундры. На второй год жизни из высеянных злаков достигли генеративного состояния *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Beckmannia eruciformis*, *Festuca rubra*. Практически все виды быстро увеличивали свое проективное покрытие и с 3–4 года достигли 100 % проективного покрытия. Все виды, проходя все стадии развития, в благоприятные по погодным условиям годы давали семена. Вегетативное и семенное размножение способствовали устойчивости злаков в посевах в дальнейшем. Уже на 3-й год опыта субстрат характеризовался оформлением плотной дернины 3–5 см толщиной. Медленное разложение травянистых растительных остатков обусловило образование слоя ветоши на поверхности субстрата.

Наблюдения показали, что наиболее устойчивыми в посевах оказались *Poa pratensis, Festuca rubra* и *Alopecurus pratensis*. К концу первого десятилетия после закладки опыта проективное покрытие на делянках с данными видами сохраняется высоким. После прекращения внесения удобрений отмечено ежегодное снижение высоты побегов и их генеративности. Высокое проективное покрытие и мощный слой старики препятствует внедрению на участок других растений. Только на 8-й год после посева на ветоши, покрывающей субстрат делянок, отмечено появление мохообразных (*Brachythecium* sp.* и др.). (Мохообразные определены Г. В. Железновой; сосудистые растения определены З. Г. Улле.)

На делянках с редким травостоем (*Phalaroides arundinacea*) отмечено внедрение злаков с соседних участков: *Poa pratensis, Festuca rubra, Alopecurus pratensis, Deschampsia cespitosa*. Из несеянных видов отмечены единичные экземпляры *Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, *Equisetum sylvaticum*. В местах с сильно изреженным травостоем отмечены мохообразные: *Ceratodon purpureus*, *Btyum* sp. На 9-й год появляется *Pleurozium schreberi*.

На делянках с *Elymus fibrosus* и *Beckmannia eruciformis*, после прекращения внесения удобрений ежегодно быстро сокращавших свое проективное покрытие и на 7-й год практически исчезнувших, отмечается максимальное количество внедрившихся видов. С 4-го года идет быстрое нарастание проективного покрытия внедрившегося *Alopecurus pratensis*, его проективное покрытие достигло максимума к 6-му году (до 50 %), а затем постепенно снижалось. Отмечается внедрение с соседних делянок *Poa pratensis, Festuca rubra*. Отмечены единичные экземпляры *Chamaenerion angustifolium*. С начала закладки опыта отмечены единичные экземпляры *Salix phylicifolia*, на 9-й год начинается внедрение *Betula pubescens*. С 6-го года отмечается *Ceratodon purpureus*, а на 9-й впервые отмечены *Polytrichum juniperinum* и *P. pilifirum*.

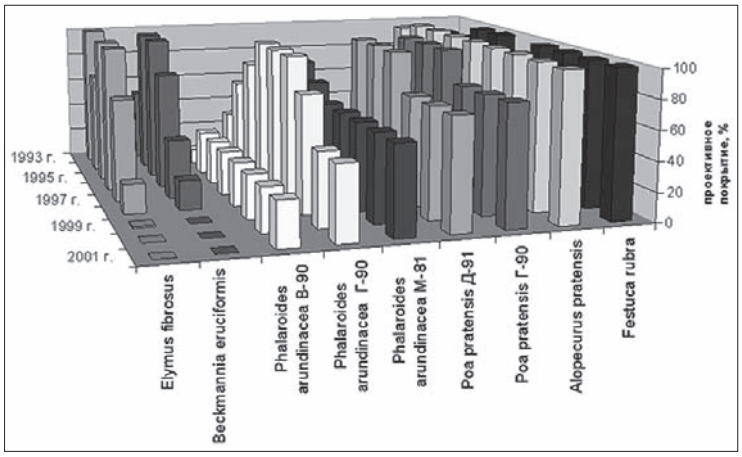


Рис. 1. Проективное покрытие видов на делянках опыта 1.

Таким образом, практически все испытанные виды (сортообразцы) растений, приспособленные к данным климатическим условиям, обнаружили хорошую всхожесть и активный рост — на 3–4-й год при внесении удобрений они образовали сомкнутые травостои и плотный дерновый слой. До конца первого десятилетия дерновый слой продолжает предохранять песчаную отсыпку от смыва и размыва. На делянках с ослабленным травяным покровом или при выпадении отдельных видов трав происходит медленное внедрение несеянных сосудистых растений, в основном *Chamaenerion angustifolium, Equisetum sylvaticum*, на отдельных площадках по-

являются всходы видов рода *Salix*, а также *Betula pubescens*. Мохообразные поселяются на открытых поверхностях грунта или под пологом ослабленных растений, а также по ветоши травянистых растений.

В опыте 2 из испытанных 18 видов из северных регионов Америки только *Deschampsia cespitosa, Festuca rubra, Festuca ovina, Festuca ovina* var. *duriuscula, Phleum pratense, Poa pratensis, Poa compressa* выделялись относительно большей жизнестойкостью — имели высокое проективное покрытие (рис. 2) и достигли фазы колошения к 1996 г. *Psathyrostachys juncea, Puccinellia distans, Agropyron dasystachyum, Agropyron riparium* практически выпадают после первого зимнего периода, что свидетельствует о неприспособленности растений к климатическим условиям региона. Последующие наблюдения показали, что сохранившиеся виды за все годы наблюдений не достигали даже фазы цветения, что говорит о бесперспективности их семенного возобновления.

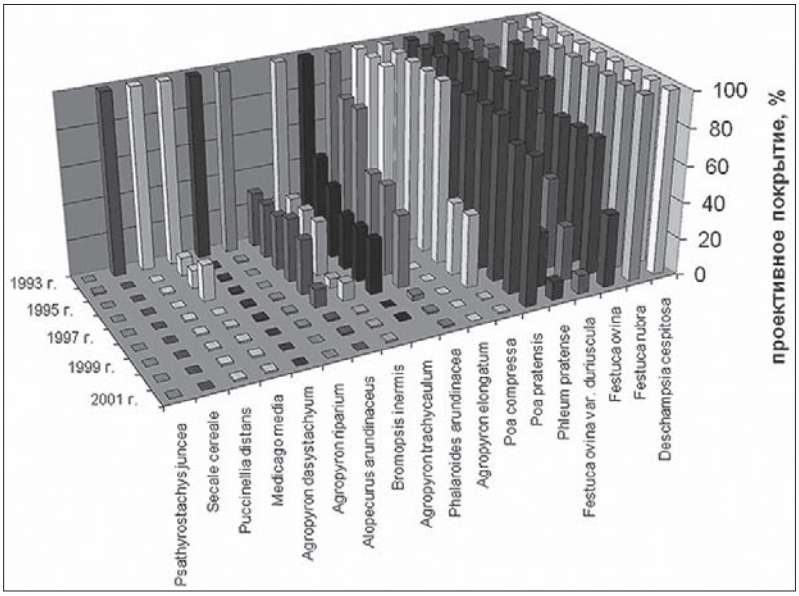


Рис. 2. Проективное покрытие высеянных видов на делянках опыта 2.

В зависимости от устойчивости видов на делянках, по-разному происходит внедрение на них растений.

На делянках с *Festuca rubra* и *Deschampsia cespitosa*, имеющих высокое проективное покрытие, в течение всех 9 лет наблюдений из сосудистых растений отмечены только единичные экземпляры *Equisetum arvense*. Из мохообразных только на 9-й год, при ослаблении травостоя, на ветоши трав и на субстрате появляются *Ceratodon purpureus, Polytrichum commune, Pohlia nutans, Bryum* sp., *Aulacomium palustre* и др.

Festuca ovina, Festuca ovina var. *duriuscula, Phleum pretense, Poa pratensis, P. compressa* — виды, имеющие высокое проективное покрытие, снижающееся только в последние годы наблюдений. В их травостои внедрение других растений начинается на 5-й год после посева. В среднем на 5-й год на делянках насчитывается по 2 вида внедрившихся растений, на 6-й — 4, на 7 и 8-й — по 5, на 9-й — 6. Практически на всех из 5 данных участков были встречены *Bromopsis inermis* (семена попали с соседних делянок), *Equisetum arvense, Chamaenerion angustifolium, Betula pubescens, Salix phylicifolia*. Все внедрившиеся растения отмечены единично. На 9-й год в среднем на делянках отмечалось по 6 видов мохообразных, наибольшая встречаемость у *Ceratodon purpureus, Leptobryum pyriforme, Aulacomnium palustre, Polytrichum commune, Pleurozium schreberi*, но проективное покрытие мхов низкое.

Alopecurus arundinaceus, Bromopsis inermis, Agropyron trachycaulum, A. elongatum, Phalaroides arundinacea — виды, уже в первые годы после посева значительно сокращающие свое проективное покрытие. Внедряющиеся виды отмечены на 3-й год после посева. В среднем на делянках на 4-й год насчитывается по 1 виду внедрившихся сосудистых растений, на 5-й — 4, на 6-й — 6, на 7 и 8-й по 7, на 9-й — 8 видов. Первыми внедряются, как и на предыдущем опыте 1, *Equisetum arvense, Chamaenerion angustifolium, Salix phylicifolia, Tripleurospermum hookeri, Betula pubescens*, а также некоторые злаки с соседних делянок (*Festuca ovina, Festuca rubra, Phalaroides arundinacea, Phleum pretense, Alopecurus pratensis*). На 9-й год появляются типичные виды лесных биогеоценозов: *Vaccinium uliginosum* и *Empetrum nigrum*. Обилие внедрившихся видов незначительно, только подрост *Betula pubescens* начинает покрывать значительную часть площадок (на 9-й год ПП до 60 %, высота до 25 см). На всех делянках активно формируется моховой покров, достигающий к 9-му году проективного покрытия 90–100 %, среднее число видов мохообразных на делянках — 7. Преобладающие виды в нем — *Ceratodon purpureus, Leptobryum pyriforme*, высокая встречаемость у *Bryum caespiticium, Polytrichum juniperinum*.

Psathyrostachys juncea, Secale cereale, Puccinellia distans, Medicago media, Agropyron dasystachyum, A. riparium — виды, практически выпадающие после первой зимовки. Тем не менее, удобрения и растительные остатки отмерших растений создают условия для внедрения растений. В первые 2 года отмечаются единичные экземпляры *Tripleurospermum hookeri*, *Thephroseris palustris*, *Chamaenerion angustifolium, Salix* sp. В последующие годы чаще встречаются *Equisetum arvense, Chamaenerion angustifolium, Salix phylicifolia, Festuca ovina, F. rubra, Betula pubescens*. В среднем на 3-й и 4-й год опыта на делянках отмечено по 2 вида внедрившихся высших сосудистых растений, на 5-й — 6, на 6-й и 7-й — по 8, на 8-й — 7, на 9-й — 8 видов. Покрытие всех внедрившихся видов сосудистых растений незначительно, кроме подроста *Betula pubescens*, покрывающего более 50% площади делянок. С 5-го года отмечено формирование сомкнутого мохового покрова. С первых лет опыта в нем преобладает *Ceratodon purpureus*. В сложении мохо-

вого покрова также участвуют *Leptobryum pyriforme, Aulacomnium palustre*, виды рода *Bryum, Polytrichum juniperinum, Polytrichum commune*. К 8–9-му годам опыта начинают появляться всходы *Picea obovata* и *Vaccinium uliginosum*.

Таким образом, в год посева на делянках опыта 2 наблюдается сплошной травостой из высеянных трав высотой до 40 см, но уже после первой перезимовки практически треть из высеянных видов выпадает. К концу наблюдений (на 9-й год опыта) из 18 высеянных видов сохраняются в травостое лишь те виды, ареал которых охватывает и северо-восток европейской части России (*Deschampsia cespitosa, Festuca rubra, Festuca ovina, Phleum pratense, Poa pratensis*). Густые травостои *Deschampsia cespitosa* и *Festuca rubra*, мощный рыхлый слой травяной подстилки пока препятствуют внедрению растений. На остальных делянках опыта 2 состав внедряющихся сосудистых растений практически не отличается, несмотря на значительные различия в жизненности высеянных трав. Различия наблюдаются только в скорости формирования мохового яруса. Под густым травостоем формирование мохового покрова практически не происходит; под угнетенным травяным покровом оно только начинается; при сокращении проективного покрытия высеянных трав уже в первые годы после посева он формируется на 9-й год; а при выпадении трав после первой перезимовки — уже на 5-й. На всех делянках с ослабленным травостоем характерно появление *Betula pubescens* (местами подрост весьма обилен) высотой до 30 см, видов рода *Salix* высотой до 60 см. На 7–8-й год отмечены первые экземпляры *Picea obovata* и лесные виды кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*).

На контрольном участке песчаный грунт остается без растительного покрова, на 9 год наблюдений ОПП не превышает 1 %. Единично встречающиеся экземпляры *Equisetum arvense, Chamaenerion angustifolium, Salix* sp. не способны скрепить субстрат, который подвергается ветровой и водной эрозии. Подвижность субстрата не позволяет селиться на нем мохообразным.

Как показывают опыты, восстановление растительности значительно ускоряется с помощью агротехнических приемов. Посев трав при условии внесения удобрений позволяет в короткие сроки сформировать сомкнутый травяной покров, дерновый слой, скрепляющий субстрат, травяную подстилку, запасающую питательные вещества и гарантирующую последующее развитие растительного сообщества. Появление видов, характерных для лесных биоценозов исследуемого района (*Betula pubescens, Salix phylicifolia, Picea obovata, Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum* и мохообразных*),* говорит о начале развития лесного сообщества.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ УРАЛА В ГРАДИЕНТАХ ПРОМЫШЛЕННЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ

В. А. Усольцев [1], Е. Л. Воробейчик [2], А. В. Борников [1], А. С. Жанабаева [1], А. В. Бачурина [1]

[1] Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37. E-mail: Usoltsev50@mail.ru

[2] Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202. E-mail: ev@ipae.uran.ru

Ключевые слова: *лесные экосистемы, биологическая продуктивность, промышленное загрязнени*е, *тяжелые металлы*.

Обширные пространства фоновой среды Урала в сочетании с наличием крупных длительно действующих источников промышленных загрязнений дают уникальную возможность заниматься экспериментальными работами с целыми экосистемами на уровне территориальных комплексов. На Урале одним из наиболее интенсивных источников токсичных выбросов (главным образом, это соединения серы и тяжелые металлы) в атмосферу является медеплавильное производство, в частности, Карабашский медеплавильный комбинат (КМК) в Челябинской области и Среднеуральский медеплавильный завод (СУМЗ) в Свердловской области. Градиент загрязнений около КМК выражен в большей степени по сравнению с СУМЗ. Он характеризуется максимальным перепадом концентрации поллютантов, и соответственно этот объект является идеальным в плане оценки изменения биологической продуктивности окружающих его лесных экосистем в градиенте загрязнений. КМК и окружающие его территории представляют один из наиболее загрязненных участков планеты.

Исследования выполнены в подзоне южной тайги Урала в градиентах загрязнений сосновых и березовых естественных насаждений к северу от КМК и темнохвойных естественных насаждений к западу от СУМЗ. В основу нашего исследования положен метод пробных площадей, заложенных согласно требованиям ОСТ 56–60–83. Вокруг КМК естественные насаждения в радиусе 3–4 км погибли, чего не наблюдается вокруг СУМЗ. Таксационная характеристика пробных площадей приведена в табл. 1.

Наряду с традиционной таксацией древостоев на каждой пробной площади выполнены определения их фитомассы и первичной продукции (табл. 2). Для этого взято по 6–7 модельных деревьев каждой древесной породы в пределах варьирования их диаметров на пробной площади по методике, изложенной

ранее (Усольцев, 2007). Общее количество модельных деревьев сосны — 42, березы — 56, ели — 34 и пихты — 32. Показатели фитомассы нижнего яруса (подроста и подлеска) определены с использованием методики БИН (Методы…, 2002). Кроме того, у модельных деревьев были измерены в четырех направлениях на выпилах, взятых на высоте 1.3 м, годичные радиальные приросты древесины, средние за последние 5 лет, а также общие приросты заболони и диаметры без коры, и на их основе рассчитаны годичный прирост площади сечения (Zg) и площадь заболони (Gz) ствола на высоте 1.3 м. У рассеяно-поровой березы заболонь представлена всем сечением ствола.

Таблица 1

Таксационная характеристика сосновых, березовых и елово-пихтовых насаждений в градиентах загрязнений от КМК и СУМЗ

L, км	Породный состав	Возраст, лет	Класс бонитета	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Число стволов, экз./га	Площадь сечений, м²/га	Запас древостоя, м³/га
Сосновые древостои (КМК)								
4.2	7С3Б+Ос	80	III	20.6	26.9	392	16.0	158
6.6	8С1Б1Ос	80	III	19.8	28.4	440	26.3	255
8.3	8С1Б1Лц	80	III	19.5	23.8	560	25.6	240
9.5	7С3Б	70	II	18.6	28.4	434	27.2	266
13.8	10С+Б	80	II	20.6	27.7	591	32.5	310
32.0	8С2Б	80	II	20.3	28.5	600	35.0	339
Березовые древостои (КМК)								
3.8	10Б+С	50	IV	14.2	15.3	1072	19.4	151
4.8	9Б1С	45	III	13.7	14.1	1178	17.6	134
8.5	10Б+С+Е	40	III	15.0	14.9	1239	21.8	168
9.1	10Б+С	45	III	15.1	15.1	1217	21.6	166
13.1	10Б+С	50	II	19.5	21.5	740	26.6	233
17.5	7Б2С1Ос	50	III	17.8	21.0	796	25.6	225
31.0	10Б+Лп	40	III	16.0	17.9	856	22.2	187
Елово-пихтовые древостои (СУМЗ)								
1.0	4Е3П2Б1С	74	IV	13.7	14.3	1365	21.2	149
2.0	4Е4П1Б1Ос	86	IV	16.0	15.0	1997	34.7	262
4.0	6Е3П1Б+Ос	114	III	22.6	23.0	1181	42.1	388
7.0	2Е5П3Б+Ос	90	III	21.4	22.3	1102	43.1	386
30.0	3Е6П1Б	100	III	22.3	22.7	1056	42.7	386

Примечание. *L* — здесь и далее расстояние от источника загрязнений.

Установлено, что как общий запас сосновых насаждений, так и их надземная фитомасса статистически значимо (t_{05}) возрастают по мере удаления от источника загрязнений. Запас стволовой древесины березняков в градиенте загрязнений возрастает с 134–151 м³/га на удалении 4–5 км до 225–233 м³/га на удалении 13–18 км и несколько ниже на контроле — 187 м³/га (см. табл. 2). Объяснить это можно естественным варьированием морфоструктуры березняков на исследуемой территории, но не снижением уровня загрязнений на расстоянии 31 км от КМК. Аналогичная ситуация у березы с изменением ее надземной фитомассы. В елово-пихтовых насаждениях как общий запас древостоев, так и их надземная фитомасса возрастают по мере удаления от источника загрязнений на расстояние до 4 км, а при дальнейшем удалении стабилизируются.

Поскольку закономерности снижения биопродуктивности насаждений в градиентах загрязнений в значительной степени искажаются варьированием их морфоструктуры, мы попытались вычленить изменения фитомассы с расстоянием до источника загрязнений путем сравнения равновеликих деревьев, используя аллометрическое уравнение:

$$\ln(P_i) = a_0 + a_1 \ln(D) + a_2 \ln(L), \qquad (1)$$

где P_i — фитомасса дерева (хвоя или листва, ветви, ствол) в абсолютно сухом состоянии, кг; D — диаметр ствола на высоте 1.3 м в коре, см. Установлено, что коэффициент детерминации для фракций фитомассы кроны варьирует от 0.90 до 0.95 при соответственно высокой значимости диаметра ствола как независимой переменной. Однако константа a_2 при переменной $\ln(L)$ статистически значима лишь для массы крон березы: $t_{факт} = 2.6 > t_{05} = 2.0$ для листвы и $t_{факт} = 2.3 > t_{05} = 2.0$ для ветвей, а для деревьев трех хвойных пород константа a_2 оказалась статистически не достоверной: $t_{факт}$ варьирует от 1.15 до 1.97.

Поскольку константа a_2 имеет знак «минус», это означает, что у деревьев сосны, ели и пихты одного и того же диаметра по мере удаления от источника загрязнений масса хвои и ветвей имеет тенденцию к снижению, хотя и на уровне t_{01}, что соответствует известной у многих пород закономерности снижения плотности охвоения (облиствения) побегов в кроне по мере удаления от источника загрязнений (Ярмишко, 1997). С другой стороны, известна противоположная закономерность: снижение охвоенности крон деревьев по мере приближения к источнику загрязнений (Сидаравичюс, 1987; Brassel, Schwyzer, 1992). Таким образом, в градиентах загрязнений (в том числе и на наших объектах) могут накладываться одна на другую две противоположные тенденции: с одной стороны, охвоенность деревьев по мере приближения к источнику загрязнений может увеличиваться, а с другой стороны — снижаться.

Таблица 2

Показатели надземной фитомассы и первичной продукции сосновых, березовых и елово-пихтовых древостоев в градиентах загрязнений от КМК и СУМЗ

L, км	Фитомасса фракций, т/га					Первичная годичная продукция, т/га				
	Ствол	Ветви	Хвоя	Основной ярус	Нижний ярус	Ствол	Ветви	Хвоя	Основной ярус	Нижний ярус
Сосновые древостои (КМК)										
4.2	91.6	12.4	3.93	108.0	0.009	0.824	0.192	0.672	1.688	0.002
6.6	147.2	11.8	3.85	162.8	0.018	1.164	0.290	0.684	2.138	0.003
8.3	120.2	12.8	5.26	138.2	0.756	1.276	0.344	1.060	2.680	0.076
9.5	161.9	16.8	3.26	181.9	0.729	0.953	0.273	0.578	1.804	0.077
13.8	204.6	17.3	9.23	231.1	0.390	2.719	0.574	1.684	4.977	0.043
32.0	216.4	20.0	7.55	243.9	0.772	2.764	0.458	1.490	4.712	0.081
Березовые древостои (КМК)										
3.8	88.5	7.80	1.64	97.9	0.018	0.973	0.260	1.580	2.813	0.003
4.8	74.0	6.00	2.10	82.1	0.009	0.975	0.310	1.790	3.075	0.003
8.5	98.9	9.17	2.55	110.6	0.729	1.577	0.680	2.100	4.357	0.077
9.1	106.2	10.8	2.14	119.2	0.861	1.542	0.630	2.114	4.286	0.086
13.1	154.3	15.9	2.09	172.3	0.390	1.868	0.830	2.080	4.778	0.043
17.5	142.6	17.1	3.48	163.2	0.399	1.582	0.710	2.110	4.402	0.036
31.0	119.6	13.0	2.84	135.4	0.772	1.984	0.560	2.820	5.364	0.081
Елово-пихтовые древостои (СУМЗ)										
1.0	62.8	18.0	11.9	92.7	3.40	1.606	0.441	2.164	4.211	0.170
2.0	106.2	23.7	15.0	144.9	5.60	2.782	0.743	2.265	5.790	0.852
4.0	139.7	21.4	14.1	175.3	3.36	2.767	0.535	3.100	6.402	0.238
7.0	156.5	28.1	21.0	205.6	1.90	4.007	0.817	4.432	9.256	0.207
30.0	149, 9	25.4	12.2	187.5	2.20	2.579	0.792	3.116	6.487	0.910

Известно, что одним из наиболее информативных количественных показателей при оценке повреждающего воздействия загрязнений на деревья является продуктивность ассимиляционного аппарата дерева, выраженная отношением годичного прироста фитомассы к массе хвои. Например, в условиях Литвы было установлено, что по мере приближения к заводу азотных удобрений в Йонаве с расстояния 15 км (контроль, отсутствие визуальных признаков деградации) до 8 км продуктивность хвои сосны, выраженная отношением объемного прироста ствола к массе хвои (Z_v/P_f), снижается на 30 % (Сидаравичюс, 1985).

Таблица 3

Изменение продуктивности хвои деревьев сосны обыкновенной разного возраста в связи с удалением от КМК

L, км	Продуктивность хвои Z_g/P_f (см²/кг) при возрасте дерева, лет					Продуктивность хвои Z_g/G_z (см²/см²) при возрасте дерева, лет				
	40	60	80	100	120	40	60	80	100	120
4	3.55	2.55	2.02	1.68	1.45	0.255	0.184	0.145	0.121	0.105
6	3.81	2.74	2.17	1.81	1.56	0.271	0.195	0.154	0.129	0.111
8	4.01	2.88	2.28	1.90	1.64	0.283	0.204	0.161	0.135	0.116
12	4.30	3.09	2.45	2.04	1.76	0.301	0.216	0.171	0.143	0.123
20	4.70	3.38	2.68	2.23	1.92	0.324	0.234	0.185	0.154	0.133
30	5.05	3.63	2.87	2.40	2.07	0.345	0.248	0.196	0.164	0.141

Мы модифицировали упомянутый подход в двух вариантах. Согласно первому из них, вместо объемного прироста использован менее трудоемкий показатель, получаемый непосредственным измерением, — годичный прирост площади сечения, средний за последние 5 лет (Z_g), и прослежено изменение в градиенте загрязнений относительного показателя Z_g/P_f. За основу второго варианта приняли пайп-модель (Shinozaki et al., 1964), которая была нами модифицирована. Было установлено (Усольцев, 1998), что пайп-модель описывает лишь потенциальную продуктивность хвои, опосредованную площадью сечения водопроводящей заболони, а реализация этой потенции определяется при прочих равных условиях количеством отложенных в дереве ассимилятов. Таким образом, для корректной оценки продуктивности хвои необходимо учитывать оба определяющих фактора, т. е. площадь сечения заболони (G_z) как характеристику ксилемного транспорта и годичный прирост площади сечения ствола на высоте груди (Z_g) как характеристику флоэмного транспорта. Продуктивность хвои оценивается в этом случае косвенным путем по соотношению Z_g/G_z: чем больше годичный прирост ствола при одной и той же площади сечения заболони, тем выше продуктивность хвои.

Поэтому нами предпринята попытка использовать в качестве диагностического показателя степени загрязнений не массу хвои дерева, а относительные показатели продуктивности хвои — прямой (Z_g/P_f) и косвенный (Z_g/G_z).

По совокупности взятых модельных деревьев рассчитаны двухфакторные регрессии:

$$\ln (Z_g/P_f) \text{ или } \ln (Z_g/G_z) = a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln L, \qquad (2)$$

где Zg — годичный прирост площади сечения ствола на высоте 1.3 м (см²), средний за последние 5 лет; Gz — площадь сечения заболони ствола (см²) на высоте 1.3 м; P_f — масса хвои (листвы) дерева, кг; A — возраст дерева, лет.

Хотя коэффициенты детерминации уравнений (**2**) в среднем ниже, чем уравнений (**1**), однако значимость всех констант в (**2**) характеризуется значениями критерия Стьюдента в пределах от 2.4 до 9.7, что выше табличного значения 2.0. Табулирование уравнений (**2**) по задаваемым значениям возраста дерева и удаления от источника загрязнений показало (табл. 3–5), что по мере приближения к источнику загрязнений продуктивность хвои (листвы) на статистически достоверном уровне снижается как по прямому, так и по косвенному ее показателям.

Таблица 4

Изменение продуктивности листвы деревьев березы разного возраста в связи с удалением от КМК

L, км	Продуктивность листвы Z_g/P_f (см²/кг) при возрасте дерева, лет					Продуктивность листвы Z_g/G_z (см²/см²) при возрасте дерева, лет				
	30	40	50	70	90	30	40	50	70	90
4	12.44	7.90	5.55	3.26	2.20	0.108	0.083	0.068	0.050	0.039
6	13.01	8.26	5.81	3.42	2.30	0.117	0.089	0.073	0.053	0.042
8	13.44	8.53	6.00	3.53	2.37	0.123	0.094	0.077	0.056	0.045
12	14.06	8.93	6.28	3.69	2.48	0.132	0.102	0.083	0.061	0.048
20	14.88	9.45	6.64	3.91	2.63	0.145	0.111	0.091	0.067	0.053
30	15.57	9.89	6.95	4.09	2.75	0.156	0.120	0.098	0.072	0.057

Таблица 5

Изменение продуктивности хвои деревьев ели и пихты разного возраста в связи с удалением от СУМЗ

L, км	Продуктивность хвои Z_g/P_f (см²/кг) при возрасте дерева, лет					Продуктивность хвои Z_g/G_z (см²/см²) при возрасте дерева, лет				
	40	60	80	120	160	40	60	80	120	160
Ель										
1	0.716	0.482	0.363	0.244	0.184	0.117	0.084	0.067	0.048	0.038
2	0.831	0.558	0.421	0.283	0.214	0.154	0.112	0.089	0.064	0.051
4	0.963	0.648	0.489	0.328	0.248	0.205	0.148	0.117	0.085	0.067
7	1.086	0.730	0.551	0.370	0.279	0.257	0.185	0.147	0.106	0.084
30	1.481	0.996	0.751	0.505	0.381	0.463	0.334	0.265	0.191	0.152
Пихта										
1	0.678	0.513	0.421	0.318	0.261	0.155	0.097	0.069	0.043	0.031
2	0.740	0.559	0.459	0.347	0.285	0.188	0.118	0.084	0.053	0.038
4	0.807	0.610	0.501	0.379	0.311	0.228	0.143	0.102	0.064	0.046
7	0.866	0.655	0.537	0.406	0.333	0.266	0.167	0.119	0.075	0.054
30	1.040	0.787	0.645	0.488	0.400	0.400	0.250	0.179	0.112	0.080

Таким образом, установлена статистически достоверная закономерность снижения продуктивности хвои по мере приближения к КМК и СУМЗ. Эта закономерность в градиенте загрязнения носит нелинейный характер: по показателю Z_g/P_f в импактной зоне КМК (удаление от 4 до 6 км) снижение продуктивности хвои у сосны на 1 км расстояния составляет 3.4 %, в буферной зоне (от 8 до 12 км) соответственно 1.7 % и в градиенте от буферной зоны до контроля (от 12 до 30 км) — соответственно 0.8 %. У березы названные изменения несколько ниже, соответственно 2.2; 1.1 и 0.5%. Снижение продуктивности хвои ели в импактной зоне СУМЗ (удаление от 1 до 2 км) на 1 км расстояния составляет 14 %, в буферной зоне (от 4 до 7 км) 4 % и в градиенте от буферной зоны до контроля (от 7 до 30 км) — соответственно 1 %. У пихты названные изменения существенно ниже, соответственно 8, 2 и 0.7 %.

По показателю Z_g/G_z соответствующие значения составляют у сосны 3.0; 1.5 и 0.7 %, у березы 3.8; 1.7 и 0.85, у ели 24, 7 и 2 и у пихты 18, 5 и 1.4%. При использовании показателя Z_g/G_z для количественной оценки снижения продуктивности хвои (листвы) в градиентах загрязнений не требуется определения ее фитомассы у модельных деревьев на пробных площадях, а достаточно получить необходимое количество кернов у растущих деревьев, по ним рассчитать дендрометрические показатели, характеризующие ксилемный и флоэмный транспорт дерева, и по соотношению последних дать количественную характеристику снижения продуктивности ассимиляционного аппарата той или иной древесной породы в градиенте промышленных загрязнений.

Работа поддержана РФФИ, грант № 09-05-00508, а также программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект 09-П–4–1031).

Список литературы

Методы изучения лесных сообществ. 2002. / Под ред. В. Т. Ярмишко и И. В. Лянгузовой. СПб., 240 с. — *Сидаравичюс Й. М.* Изменение биологической продуктивности деревьев при различном уровне атмосферного загрязнения // Закономерности роста и производительности древостоев. 1985. Каунас. С. 228–230. — *Сидаравичюс Й. М.* 1987. Анализ фитомассы и морфоструктуры крон сосновых древостоев при атмосферном загрязнении природной среды // Исследование и моделирование роста лесных насаждений, произрастающих в условиях загрязненной природной среды. Сб. науч. тр. Каунас. С. 45–55. — *Усольцев В. А.* 1998. Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург. 541 с. — *Усольцев В. А.* 2007. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург. 637с. — *Ярмишко В. Т.* 1997. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб. 210 с. — *Brassel P., Schwyzer A.* 1992. Ergebnisse der Waldschadeninventur 1992 // Sanasilva — Waldschadenbericht 1992. Bern; Birmensdorf. S. 7–18. — *Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T.* 1964. A quantitative analysis of plant form — the pipe model theory. 1. Basic analysis; 2. Further evidence of the theory and its application in forest ecology// Jap. J. Ecol. Vol. 14. N 3. P. 97–105; N 4. P. 133–139.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПО ОРГАНИЗМЕННЫМ И ПОПУЛЯЦИОННЫМ ПРИЗНАКАМ (НА ПРИМЕРЕ *HORDEUM BREVISUBULATUM* (TRIN.) LINK В ЗАПАДНОЙ ЯКУТИИ)

А. И. Федорова, М. М. Черосов, М. А. Борисова, С. Н. Андреева, Е. А. Болдырева, О. В. Нездийминога, А. А. Скобелева, Е. И. Троева, М. А. Константинова, А. Д. Митина

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677000, Якутск, пр. Ленина, 41. E-mail: cherosov@mail.ru

Ключевые слова: *ценопопуляция, экологические шкалы, экология популяций.*

Когда диагностика ценопопуляций (далее ЦП) осуществляется по совокупности параметров как самой системы, так и ее элементов, возникает задача их сопоставления. В фитоценологии роль ценоэлементов достаточно велика. Одним из вариантов оценки экологического состояния ЦП может являться, наряду с другими способами, и способ координации ЦП по популяционным и организменным параметрам.

Возрастная (онтогенетическая) структура является интегральным показателем состояния ценопопуляций растений. Она определяется индивидуальными свойствами видов (характером и продолжительностью онтогенеза, особенностями возобновления), ценотическими условиями и этапом большой волны развития ценопопуляции и др. Таким образом, возрастной состав ценопопуляции отражает ее состояние в данных ценотических условиях в определенный период и определяет ее устойчивость. Популяционные параметры вычисляются из онтогенетических показателей.

В Якутии нами проводится работа по изучению популяционной биологии злаков, анализу демографических и морфометрических параметров ЦП, в том числе с использованием фитоценотических данных.

Цель работы — изучение возрастной структуры в пределах изученных фитоценозов и с помощью координации по двум осям, оценка состояния ценопопуляций ячменя короткоостого по организменным и популяционным признакам.

Ячмень короткоостый (*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link) — многолетний, поликарпический рыхлокустовой или короткокорневищный злак с вневлагалищным и внутривлагалищным типами возобновления побегов. Вегетативные побеги розеточные, генеративные — полурозеточные ди-, трициклические. Является хорошим диагностическим видом ряда синтаксонов луговой растительности (***Artemisio commutatae–Hordeetum brevisubulati***, ***Thalictro–Hordeetum brevisubulati*** и др.).

Нами были изучены и будут изучаться далее для мониторинговых задач 9 ЦП вида в районе с. Сюльцы Нюрбинского р-на Республики Саха (Якутия) (запад республики).

Для исследования возрастной структуры ценопопуляций вида в конкретных природных условиях использовали метод учетных площадок. Построение возрастных (онтогенетических) спектров проводили по методике, предложенной Т. А. Работновым (1950) и получившей дальнейшее развитие в работах школы А. А. Уранова и его учеников (Л. А. Жуковой, Л. Б. Заугольновой, О. В. Смирновой и др.).

При определении оптимума вида нами были использованы такие признаки, как высота побега, число побегов, длина и ширина листьев, количество узлов и т. д. Для оценки оптимума популяции использованы такие показатели, как численность, плотность, возрастная структура, индекс восстановления, индекс замещения, доля взрослых особей, доля молодых особей. Интегральная оценка признаков проведена в баллах, весь диапазон каждого признака особи или популяции разбит на 5 равных классов. Принадлежность к определенному классу оценена по среднему показателю признака для ЦП. Наименьший балл соответствует худшему состоянию, наибольший — лучшему.

Все анализируемые 9 ЦП отличаются по градиентам увлажнения, богатства почвы, видовому составу сообщества и по степени антропогенного воздействия.

Таблица 1

Экологическая оценка изучаемых ценопопуляций

Сообщество	№ ЦП	Увлажнение (балл*)	Засоление (балл*)	Степень антропоген. нагрузки в ЦП	Роль в сообществе
Artemisio commutatae–Hordeetum brevisubulatum Остепненный луг	4. 7	60.4	12.8	средн. 4. 7	сопутст. 4 содом. 7
Puccinellietum tenuiflorae Бескильницевый луг	2	61.8	12.5	средн. 2	сопутст. 2
Thalictro–Hordeetum brevisubulati Настоящие ячменные луга					
Th.– H. b. alopecuretosum	3, 5, 9	64.9	12.7	средн. 3.9 отсутст. 5	домин. 3 содом. 5.9
Th.–H. b. puccinellietosum	1. 8	62.6	12.9	отсутст. 1 средн. 8	домин. 1 сопутст. 8
Alopecuretum arundinacei Лисохвостный влажный луг	6	67.3	12.9	средн. 6	содом. 6

Примечание. * — баллы по экологическим шкалам монографии А. Ю. Королюка и др. (2005).

Из изученных 9 ЦП *Hordeum brevisubulatum* доминирует в 2 сообществах (проективное покрытие вида 35 % и выше), в 4 сообществах является содоминантом (ПП вида 20–35 %), в 3 — сопутствующим видом (ПП вида 5–15 %). Характеристика изучаемых ЦП, сообществ, оценка фитоценозов представлена в табл. 1.

Возрастные спектры изученных ЦП ячменя короткоостого являются нормальными, неполночленными, левосторонними, четко одновершинными с преобладанием молодых ювенильных (j) и имматурных (im) особей. Доля ювенильных особей в ценопопуляциях изменяется от 15.4 до 30.3 %, имматурных — от 16.9 до 28.7 %, виргинильных — от 9.53 до 18.6 %, генеративных — от 9.6 до 14.9 %, в субсенильных от 5.58 до 8.86 %.

Синтаксономическое положение и авторство единиц растительных сообществ приводится по работам (Mirkin et al., 1985, 1992 и др.; Гоголева и др., 1987; Миркин, Наумова, 1998; Ermakov et al., 2002; Гаврильева, 2004; Черосов и др., 2005). Экологическая оценка по факторам увлажнение и богатство почв–засоление была сделана по шкалам А. Ю. Королюка и др. (2005). Названия высших растений даны по С. К. Черепанову (1995).

В ЦП ***Thalictro–Hordeetum brevisubulati puccinellietosum tenuiflorae, Puccinellietum tenuiflorae, Alopecuretum arundinacei, Artemisio*** **commutatae–Hordeetum brevisubulati** преобладают ювенильные особи. В ЦП ***Th.–H. b. alopecuretosum*** преобладают имматурные особи, а в ЦП ***Th.–H. b. puccinellietosum tenuiflorae*** (данное сообщество испытывает большую антропогенную нагрузку, чем аналогичные фитоценозы субассоциаций) преобладают ювенильные и имматурные особи. Для удобства далее в тексте будет приводиться нумерация ЦП по табл. 1.

По оценке организменных признаков в лучшем состоянии находится ЦП вида в сообществе ***Th.–H. b. puccinellietosum tenuiflorae***. Данная ценопопуляция не испытывает антропогенной нагрузки, ячмень в ней является доминантом сообщества. Наихудшие организменные показатели у ценопопуляций в сообществе ***Th.-H. b. alopecuretosum arundinacei***, которое находится на грани сухолугового и влажнолугового увлажнения, и в ***Alopecuretum arundinacei***. На основе популяционных показателей лучше всего себя чувствует ЦП ячменя в сообществе остепненных лугов ***Artemisio commutatae–Hordeetum brevisubulati***. В этих условиях им характерны высокая средняя плотность, достаточно высокие показатели индекса замещения и восстановления, доли генеративных особей. Из изученных ценопопуляций наихудшие популяционные параметры у ЦП в фитоценозе влажного луга ***Alopecuretum arundinacei*****,** что объясняется тем, что в этих условиях особи ячменя уже не доминируют и испытывают определенный антропогенный пресс.

Таблица 2

Оценки организменных и популяционных признаков изученных ЦП вида

Признаки	Ценопопуляции								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Организменные									
Высота побега, см	5	4	2	3	4	2	3	1	2
Число метамеров, шт	4	1	4	4	5	4	3	2	1
Длина верхнего м/у с соцветием, см	5	5	3	4	3	3	5	4	1
Число листьев, шт	4	1	5	3	5	5	5	3	3
1 лист: длина, см	3	3	1	1	1	2	5	3	1
ширина, мм	4	5	1	3	3	1	1	3	1
влагалища, см	5	3	2	2	2	1	3	1	1
2 лист: длина, см	3	4	2	1	1	2	5	3	1
ширина, мм	2	5	5	5	5	1	2	5	4
влагалища, см	5	4	3	2	3	1	1	3	1
3 лист: длина, см	5	5	4	2	1	2	5	5	1
ширина, мм	1	1	5	5	5	1	1	5	5
влагалища, см	5	3	2	2	4	1	1	2	1
Длина соцветия, см	3	1	5	5	5	4	5	4	2
Количество колосков, шт.	5	3	2	2	2	1	2	2	1
Средний балл организменных:	3.9	3.2	3.06	2.93	3.26	2.06	3.13	3.06	1.73
Популяционные									
Средняя плотность, экз./м^2	4	5	3	4	4	1	5	2	5
Доля генеративных особей от суммы взрослых особей (g/ v+g)	5	4	5	5	1	1	5	5	5
Доля генеративных особей от суммы общего числа особей (g/p+j+im+v+g)	4	2	5	3	1	1	1	5	2
Индекс восстан. — Iв	1	3	1	3	5	5	4	1	3
Индекс замещения — I з	2	3	1	3	5	5	4	1	3
Доля молодых особей (j+im), %	4	4	1	4	4	1	5	2	4
Доля взрослых особей (v+g), %	5	5	4	3	5	1	3	3	4
Средний балл популяционных	3.57	3.71	2.85	3.57	3.57	2.14	3.85	2.71	3.71

Примечание. Номера ЦП соответствуют номерам ЦП в табл.1. Цифры показывают балл состояния признака по 5-балльной шкале (пояснение в тексте).

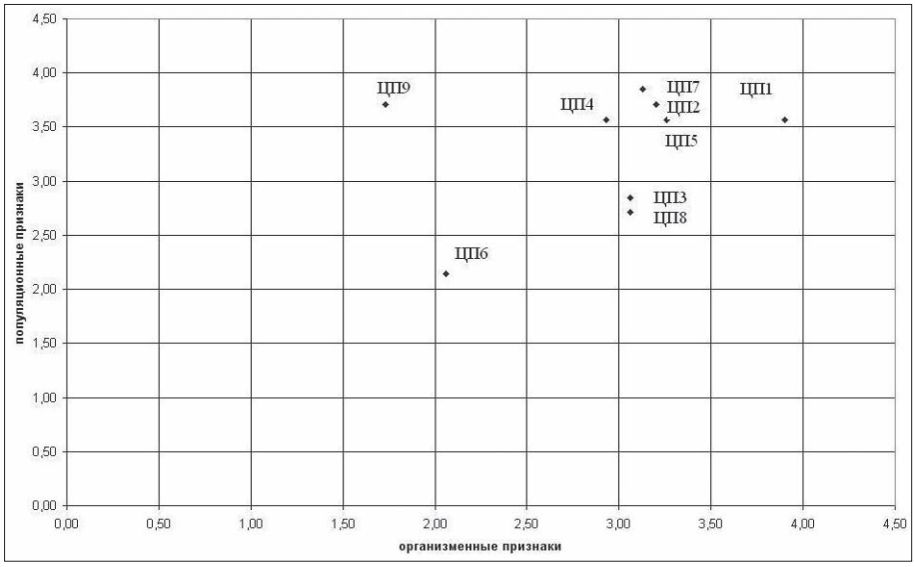


Рис. Координация ценопопуляций вида по популяционным и организменным признакам.

Номера ЦП соответствуют таковым в табл. 1 и 2. По оси ординат — популяционные показатели (в среднем); по оси абсцисс — организменные показатели (в среднем).

По результатам анализа наиболее благоприятные эколого-ценотические условия для произрастания ячменя короткоостого в регионе создаются в сообществах настоящих и остепненных ячменных лугов, где отмечаются высокие показатели популяционных и организменных признаков, индексы восстановления и замещения.

Результаты интегрального анализа состояния в исследованных ЦП ячменя короткоостого по популяционным и организменным признакам (табл. 2) показали, что состояния организменного и популяционного оптимумов почти во всех ценопопуляциях совпадают, кроме ЦП 9. В ЦП 9 показатели популяционных характеристик высокие, но организменных признаков — низкие. Вероятно, в большей степени в ЦП 9 сообщества ***Thalictro-Hordeetum brevisubulati alopecuretosum arundinacei*** это определено тем, что в данном сообществе ячмень короткоостый, находясь в условиях определенной антропогенной нагрузки, является содоминантом, испытывает конкуренцию со стороны доминанта, и организменные признаки это отражают.

В отличие от экологического оптимума, указанного для Якутии в целом (69 баллов по увлажнению, 14 по засолению по: А. Ю. Королюк и др., 2005), в изучаемых сообществах ячмень предпочитает фитоценозы с более сухими условиями увлажнения (60–65 баллов по увлажнению) и менее засоленные (12–13 баллов по богатству почв–засолению), что вполне соответствует местным региональным особенностям Лено-Вилюйского междуречья.

Состояние ценопопуляций *Hordeum brevisubulatum* указывает на нормальную жизненность вида в рассматриваемых условиях, самоподдержание в них осуществляется как вегетативным, так и генеративным путем.

Сопоставление балльных оценок позволяет не только диагностировать состояние ценопопуляции, но и дает возможность выявить характер организменных и популяционных адаптаций в разных условиях существования, определить экологический оптимум видов в изучаемых регионах.

На рис. приведена координация изученных ЦП по популяционным и организменным признакам. Как видно, ЦП, которые занимают самые правые верхние позиции, т. е. характеризуются высокими организменными и популяционными показателями, характеризуются хорошим экологическим состоянием, и наоборот. В нашем случае наихудшие показатели у ЦП 6. Перспективу этой ЦП можно увидеть в больших параметрах ЦП по количеству метамеров, числу листьев, длине соцветия, индексам восстановления и замещения. ЦП 9 имеет низкие организменные показатели.

Список литературы

Гаврильева Л. Д. 2004. Новая ассоциация ***Elytrigio repentis–Caricetum duriusculae*** на аласах Лено-Амгинского междуречья // Проблемы изучения растительного покрова Якутии: Сб. науч. ст. Якутск. С. 43–47. — *Гоголева П. А., Кононов К. Е., Миркин Б. М., Миронова С. И.* 1987. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. Иркутск. 176 с. — *Королюк А. Ю., Троева Е. И., Черосов М. М.* и др. 2005. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск. 108 с. — *Миркин Б. Н., Наумова Л. Г.* 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа. 413 с. — *Работнов Т. А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л. Вып. 6, С. 7–204. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с. — *Черосов М. М., Слепцова Н. П., Миронова С. И. и др.* 2005. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. 575 с. — *Ermakov N., Cherosov M., Gogoleva P.* 2002. Classification of ultracontinental boreal forests in Central Yakutia // Folia Geobotanica. Vol. 37. P. 419–440. — *Mirkin B. M., Gogoleva P. A., Kononov K. E.* 1985. The Vegetation of Central Yacutian Alases //Folia Geobot. & Phytotax. № 20. P. 345–396. — *Mirkin B. M., Kononov K. E., Gogoleva P. A., Burtseva E. I., Naumova L. G.* 1992. The Floodplain Grasslands of the Midlle Lena-River. 2. Classification // Folia Geobot. & Phytotax. № 27. P. 247–300.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЕЛОВО-ПИХТОВЫХ ЛЕСОВ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Е. В. Хантемирова, Е. Л. Воробейчик

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. E-mail: hantemirova@ipae.uran.ru

Ключевые слова: *лесные сообщества, динамика, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, ветровал.*

Проблема деградации растительных сообществ под действием загрязнения от промышленных предприятий давно привлекает внимание исследователей. В настоящее время выявлен основной спектр реакций на загрязнение биологических систем на разных уровнях организации — от суборганизменного до ценотического (Freedman, Hutchinson, 1980; McLaughlin, 1985; Лесные…, 1990; Комплексная…, 1992; Лукина, Никонов, 1993; Черненькова, 2002; Zvereva et al., 2008; Kozlov et al., 2009; и др.). Однако динамика во времени растительных сообществ, произрастающих в условиях загрязнения, как дигрессионная, так и демутационная, а также взаимосвязь техногенных и природных факторов остаются недостаточно изученными. Известны лишь единичные работы, описывающие результаты мониторинговых наблюдений за растительностью при снижении выбросов (Черненькова и др., 2001; Зверев, 2009).

В 1989 г. на Среднем Урале было начато комплексное изучение лесных экосистем, подверженных многолетним (с 1940 г.) выбросам Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) (тяжелые металлы и SO_2) (Воробейчик, Хантемирова, 1994; Воробейчик и др., 1994). Через 10 лет измерения были повторены, что дало возможность охарактеризовать динамические процессы в лесных сообществах.

Исследования проводили в темнохвойной тайге Среднего Урала (зональный вариант — южная горная тайга с примесью растений неморального флористического комплекса (Горчаковский, 1959)). Древостои средневозрастные (их возраст на начало наблюдений составил 60 лет в фоновой и буферной зонах, 40 лет — в импактной), III–IV класса бонитета, расположенные на пологих склонах невысоких возвышенностей. Состав древостоя — 8П2Е с примесью березы и липы.

Таксационные описания древостоя, геоботанические описания (с оценкой обилия по шкале Друде), отбор проб почвы и подстилки для измерения содержания тяжелых металлов в 1989 г. и 1999 г. проводили строго на одних и тех же 20 постоянных пробных площадях размером 25×25 м на разном удалении к западу от завода (по 5 площадей на зону): 1 км — импактная зона, 4 км — буферная 1, 7 км — буферная 2, 30 км — фоновая. Для характеристики травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) на каждой пробной площади случайно располагали 15 временных площадок размером 50х50 см, на которых методом укосов определили общую и фракционную надземную фитомассу (воздушно-сухая масса), а также измерили проективное покрытие мхов. Концентрации подвижных форм тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd, Zn) определены в кислотной вытяжке (5 %-ная азотная кислота) на атомно-абсорбционном спектрометре AAS Vario 6 фирмы «Analytic Jena» (Германия), pH водный — ионометрически (в 1989 г. отбирали по одной смешанной пробе на пробную площадь, в 1999 г. — по 5 смешанных проб). Для исключения возможной систематической погрешности в аналитических измерениях пробы 1989 г. и 1999 г. анализировали в одной серии. Для оценки значимости различий параметров между зонами нагрузки и годами обследования использован дисперсионный анализ с повторными наблюдениями.

За 10 лет, прошедших после начала наблюдений, в результате как уменьшения объема производства (в начальный период), так и изменения технологических процессов, атмосферные выбросы снизились (табл. 1). Снижение затронуло эмиссию и газообразных поллютантов, и металлов; наиболее существенно снижение выражено для фтористого водорода (в 32 раза), меди (в 6.5 раз) и мышьяка (в 5.5 раза). Эмиссия самого тоннажного компонента выбросов — сернистого ангидрида — уменьшена не столь значительно (в 2.3 раза).

Таблица 1

Объем (т/год) выбросов СУМЗа в период 1989–1999 гг.

Ингредиент	Год регистрации выбросов			Кратность снижения выбросов в 1999 г. по сравнению с 1989 г.
	1989	1994	1999	
SO_2	134089	85140	57917	2.32
Пыль	16086	9768	6395	2.52
HF	1015	78	32	31.92
NO_x	479	345	381	1.26
Cu	2610	1155	402	6.49
Zn	1753	927	810	2.16
As	640	287	116	5.52
Pb	564	358	336	1.68

Несмотря на снижение выбросов, содержание тяжелых металлов в депонирующих средах не претерпело кардинальных изменений (табл. 2). Концентрации металлов в подстилке фоновой зоны несколько уменьшились, но в импактной и буферной зонах либо остались на прежнем уровне, либо увеличились.

Аналогично изменились концентрации в почве, за исключением того, что в фоновой зоне также произошло увеличение содержания металлов (скорее всего, из-за их вымывания из подстилки). Это хорошо согласуется с представлениями о прочной сорбции металлов в почве и крайне медленной разгрузке загрязненных ландшафтов даже при полном прекращении выбросов (Barcan, 2002). Таким образом, сформировавшийся ранее градиент концентраций металлов возле источника выбросов за 10 лет не претерпел каких-либо изменений в сторону уменьшения.

В противоположность поведению металлов, кислотность подстилки в фоновой и буферной зонах за 10 лет существенно уменьшилась — на 0.8–1.4 единицы pH; но кислотность подстилки в импактной зоне и почвы во всех зонах осталась почти на одном уровне (табл. 2). С одной стороны, это может быть связано со снижением выбросов кислотообразующих агентов, с другой — с изменением структуры растительного опада, в частности, уменьшением поступления хвои и увеличением — травянистых видов, что обсуждается далее. Разница в динамике кислотности импактной и буферной зон косвенно свидетельствует в пользу справедливости последнего.

Таблица 2

Изменение за 10 лет pH и содержания тяжелых металлов (мкг/г) в лесной подстилке и почве на разном удалении от источника выбросов

Элемент	Удаление от источника выбросов (км) и год							
	30		7		4		1	
	1989	1999	1989	1999	1989	1999	1989	1999
Лесная подстилка								
pH	4.7	5.5	4.2	5.2	3.7	5.1	3.5	3.8
Cu	98.5	70.7	1362.8	1139.1	1617.5	1869.4	4156.1	5458.4
Pb	86.6	96.8	491.5	515.5	541.8	743.2	1058.7	2018.2
Cd	4.0	3.7	11.3	14.7	6.3	10.0	7.8	10.3
Zn	296.1	223.2	610.4	734.6	349.4	427.4	502.0	459.8
Почва								
pH	4.5	4.4	4.3	4.5	4.0	4.0	4.2	3.9
Cu	23.8	36.4	169.0	339.4	251.9	219.2	1567.8	2038.2
Pb	19.4	30.1	46.9	101.3	44.6	47.9	278.0	288.4
Cd	0.8	1.3	2.3	4.6	2.2	1.8	5.1	3.9
Zn	36.4	66.6	100.4	230.1	90.0	82.7	225.7	153.1

Габитус ТКЯ фитоценозов фоновой и буферных зон создают виды таежного комплекса (*Oxalis acetosella, Equisetum sylvaticum, Calamagrostis obtusata, Majanthemum bifolium, Trientalis europaeus* и др.), а также неморальной флоры (*Actaea spicata, Asarum europaeum, Corydalis solida, Dryopteris filix-mas, Galium odoratum, Viola mirabilis* и др.). Лесные сообщества в импактной зоне представляют собой редины из угнетенных деревьев с доминированием хвоща лесного и мха *Pohlia nutans*. Сомкнутость крон деревьев здесь вдвое меньше фоновых показателей (25 %), но уже в буферной зоне этот показатель мало отличается от фонового (45–50 %). Закономерности техногенной трансформации лесных сообществ хорошо укладываются в «классическую» схему (рис., табл. 3 и 4): в градиенте загрязнения уменьшается запас живых деревьев и плотность древостоя, увеличивается доля сухостоя, почти на порядок величины снижается α- и γ-разнообразие травяно-кустарничкового яруса, но возрастает его β-разнообразие, достигающее максимальных значений в буферной зоне; существенно изменяется соотношение отдельных эколого-ценотических групп (увеличивается доля числа луговых и синантропных видов, снижается — неморальных). Рассмотренные показатели различаются по чувствительности к загрязнению: общая фитомасса слабо реагирует на загрязнение, гораздо информативнее параметры видового разнообразия, наиболее чувствительны доли отдельных индикаторных групп видов.

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа значимости различий параметров растительных сообществ между зонами нагрузки и годами обследования

Параметр	Источник изменчивости		
	Зона	Время	Зона × время
Запас древостоя, мі/га	****	****	ns
Число деревьев, шт./га	****	****	ns
Доля сухостоя по числу деревьев, %	**	ns	ns
Общая надземная фитомасса, г/мІ	*	ns	ns
Видов на площадку (описания)	****	***	*
Видов на площадку (укосы)	****	**	ns
Видов на укос	****	**	ns
Доля числа неморальных видов в описаниях, %	****	**	****
Доля обилия луговых видов, %	**	**	**
Доля числа луговых, %	****	ns	ns
Доля обилия хвоща, %	****	***	ns
Доля обилия злаков, %	ns	**	**

Примечание. Значимость различий: ns — $p>0.05$, * — $p<0.05$, ** — $p<0.01$, *** — $p<0.001$, **** — $p<0.0001$.

Таблица 4

Интегральные параметры травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ в разных зонах нагрузки

Параметр	Зона нагрузки (удаление от завода) и год наблюдений							
	Фоновая (30 км)		Буферная 2 (7 км)		Буферная 1 (4 км)		Импактная (1 км)	
	1989	1999	1989	1999	1989	1999	1989	1999
Фитомасса, г/мI	17.6±8.3	30.2±6.2	7.5±3.3	14.6±0.7	20.2±8.3	14.3±4.1	16.5±17.5	15.7±5.0
Индекс Шеннона	2.68	3.13	2.48	2.65	1.72	2.13	0.07	1.23
Выравненность	0.72	0.77	0.72	0.69	0.48	0.59	0.05	0.63
α-разнообразие (видовая насыщенность, видов на единицу площади)								
на 0.25 м^2	7.6±2.7	11.4±1.6	3.8±1.1	5.4±1.0	3.8±0.9	4.9±1.0	0.8±0.3	1.7±0.7
на 625 м^2 (укосы)	26.6±7.2	37.6±2.8	15.6±5.2	22.2±2.5	15.0±2.7	18.4±6.2	1.8±1.3	4.2±1.1
на 625 м^2 (описания)	36.8±5.4	53.2±4.1	32.2±2.6	39.0±4.0	24.8±4.1	31.4±8.1	7.0±3.2	6.4±2.6
β-разнообразие (индекс Уиттекера)								
Укосы	0.6	0.6	0.9	0.9	1.2	1.0	0.7	0.7
Описания	0.5	0.5	0.5	0.6	0.7	0.8	1.0	1.2
γ-разнообразие (видов в зоне)								
Укосы	40	60	31	43	33	37	3	7
Описания	57	78	47	64	42	56	14	14

Примечание. Приведено среднее ± ошибка, n = 5 (учетная единица — пробная площадь).

За прошедшие 10 лет в древесном ярусе произошли существенные изменения — количество деревьев и запас древесины значительно (на 20–40 %) уменьшились (рис.), причем это уменьшение было синхронным на всех участках. В то же время доля сухостоя в древостое, практически, не изменилась. Это обстоятельство, а также отсутствие взаимодействия факторов «зона нагрузки» и «год наблюдений» (табл. 3) косвенно свидетельствуют о том, что снижение запаса древостоя во всех зонах произошло в результате какой-то общей для всего района внешней причины, скорее всего, не связанной с действием загрязнения.

Изменения в древостое сопровождаются увеличением показателей видового разнообразия ТКЯ во всех зонах (табл. 4), тогда как общая надземная фитомасса ТКЯ увеличивается только в фоновой и одной из буферных зон. Показатели α-разнообразия увеличиваются пропорционально исходному количеству видов на всех пробных площадях. Однако лишь в фоновой зоне значительно увеличивается среднее число видов на площадку в описаниях (в 1999 г. оно на 20 видов больше по сравнению с 1989 г.), в импактной зоне этот показатель, наоборот, становится немного меньше. Следовательно, амплитуда изменений разнообразия неодинакова в разных зонах нагрузки, соответственно, взаимодействие факторов «зона нагрузки» и «год наблюдений» статистически значимо (табл. 3).

В фоновой и буферной зонах и в 1989 г., и в 1999 г. доминирует кислица. За прошедшие 10 лет здесь увеличивается обилие неморальных видов, возрастает ценотическая значимость светолюбивого вида — ясколки *Cerastium pauciflorum* (с 4.5 до 7 % в фоновой зоне, с 3 до 13 % — в буферной). На всех площадях уменьшается обилие хвоща, в буферной и импактной зонах увеличивается обилие злаков. В импактной зоне вместо хвоща доминантом становится полевица *Agrostis tenuis*. Во всех зонах отмечено увеличение выравненности видов по обилию. Интересно отметить, что при столь значительном росте за прошедшие 10 лет показателей разнообразия, один из них — бета-разнообразие — остался на удивление стабильным.

Изменения, произошедшие в растительных сообществах за 10 лет, было бы заманчиво связать со снижением объема атмосферных выбросов. Однако упомянутые выше обстоятельства — сохранение ве-

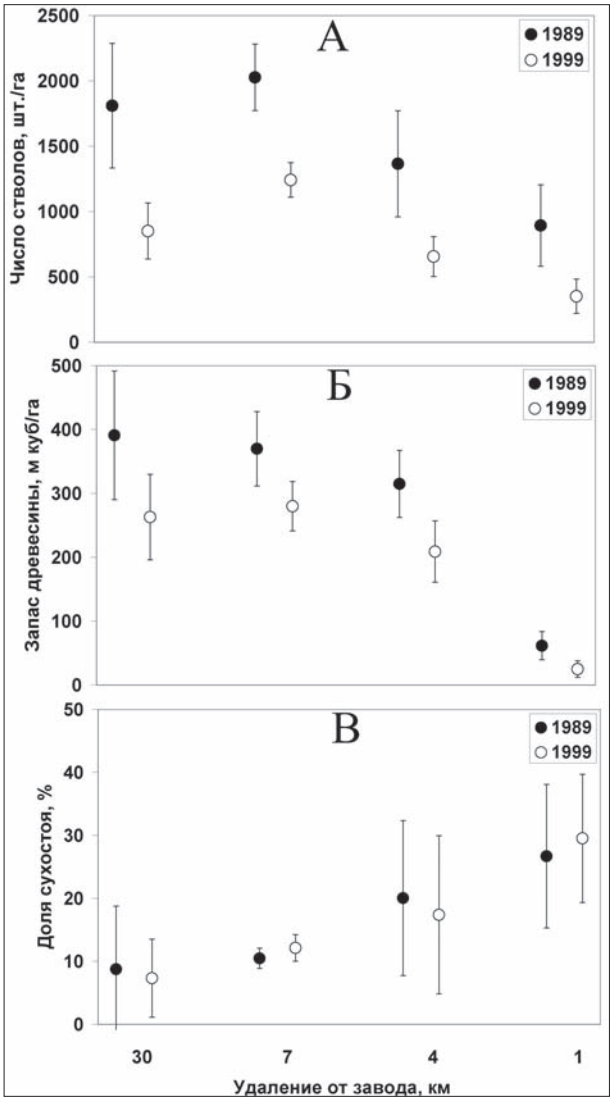


Рис. Изменение параметров древостоя елово-пихтовых лесов в разных зонах техногенной нагрузки за 10 лет.

А — плотность деревьев, шт/га; Б — запас древесины, мі/га; В — доля сухостоя по плотности, %.

личины токсической нагрузки на исходном очень высоком уровне, синхронность снижения запасов и плотности древостоя во всех зонах загрязнения при постоянстве во времени доли сухостоя — не позволяют сделать такое заключение. Скорее всего, изменения ТКЯ вторичны по отношению к изменениям древостоя, которые, в свою очередь, вызваны естественными причинами. На роль таких причин могут претендовать различные природные катастрофы. Известно, что в середине рассматриваемого периода (6 июня 1995 г.) в Свердловской области был зарегистрирован ураган, повлекший катастрофический ветровал, в ряде мест, например на территории Висимского заповедника, приведший к массовому вывалу деревьев (Беляева, 2000). Район наших исследований задело лишь краем этого урагана, но здесь был зарегистрирован аномальный летний снегопад с отложением снега на кронах деревьев, что также способствовало гибели деревьев (особенно пихты в силу специфики структуры ее кроны).

В районе наших исследований отпад деревьев не был массовым и не привел к разрушению леса. Его последствия были скорее благоприятны для растительного сообщества: в результате изреживания древостоя произошло осветление полога и появились новые микрообитания, а в подчиненных ярусах — из-за снижения конкуренции с деревьями-эдификаторами — наблюдался «взрывной» рост разнообразия. Однако в импактной зоне этот рост был менее всего выражен, поскольку древесный ярус там и так изрежен, конкуренция между видами и без того ослаблена, а сохраняющаяся на высоком уровне токсичность почвы препятствует выживанию большинства групп. Здесь общее число видов в описаниях осталось прежним и даже несколько уменьшилось, а увеличение видовой насыщенности связано с разрастанием наиболее устойчивых видов и, как следствие, с сокращением числа «пустых» укосов. Зарегистрированные нами изменения — увеличение разнообразия и обилия ТКЯ –хорошо совпадают с данными наблюдений за растительностью в первые десятилетия после ветровала (Беляева, 2000; Георгиевский, 1992), а также при зарастании механических нарушений, имитирующих точечные ветровалы (Trubina, 2009). В частности, отмечают увеличение проективного покрытие травянистых растений, их максимальной высоты, усиление ценотической значимости злаков, особенно *Calamagrostis obtusata*, и ясколки (в некоторых случаях она даже замещает кислицу).

Таким образом, на наш взгляд, погодные аномалии в рассматриваемом 10 летнем периоде имели большее влияние на динамику растительных сообществ, чем собственно снижение выбросов. Наиболее стабильна ситуация в импактной зоне, где, в отличие от других участков, не наблюдалось никаких выраженных сдвигов в структуре ТКЯ и увеличения видового богатства. В первую очередь такая специфика импактной зоны связана с высокой токсичностью тяжелых металлов, депонированных в почве и подстилке в результате многолетнего загрязнения. Она может рассматриваться как свидетельство справедливости «инерционной» гипотезы о продолжении угнетения и гибели растительности в течение длительного времени после снижения или даже полного прекращения выбросов (Тарко и др., 1995).

Работа завершена при поддержке программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект 09-П-4-1031) и междисциплинарного проекта УрО РАН (09-М-2345-2001).

Список литературы

Беляева Н. В. 2000. Катастрофический ветровал и изменения травяно-кустарничкового и мохового ярусов в лесах Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург. С. 46–62. — *Воробейчик Е. Л., Садыков О. Ф., Фарафонтов М. Г.* 1994. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург. 280 с. — *Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В.* 1994. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза–эффект // Экология. № 3. С. 31–43. — *Георгиевский А. Б.* 1993. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. Т. 78. № 10. С. 1–15. — *Горчаковский П. Л.* 1959. Темнохвойная тайга Среднего Урала и прилегающей части Северного Урала // Материалы по классификации растительности Урала. Свердловск. С. 18–22. — *Зверев В. Е.* 2009. Смертность и возобновление березы извилистой в зоне воздействия медно-никелевого комбината в период значительного сокращения выбросов: результаты 15-летнего мониторинга // Экология. №4. С. 271–277. — *Комплексная* экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги. 1992 / Под ред. А. М. Степанова. М. 246 с. — *Лесные* экосистемы и атмосферное загрязнение. 1990 / Под ред. В. А. Алексеева. Л. 200 с. — *Лукина Н. В., Никонов В. В.* 1993. Состояние еловых биогеоценозов Севера в условиях техногенного загрязнения. Апатиты. 134 с. — *Тарко А. М., Бакадыров А. В., Крючков В. В.* 1995. Моделирование действия атмосферных загрязнений на лесные экосистемы в регионе // Доклады РАН. Т. 341. № 4. С. 571–573. — *Черненькова Т. В.* 2002. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М. 190 с. — *Черненькова Т. В., Кабиров Р. Р., Механикова Е. В., Степанов А. М., Гусарова А. Ю.* 2001. Демутация растительности после остановки медеплавильного комбината // Лесоведение. № 6. С. 31–37. — *Barcan V.* 2002. Leaching of nickel and copper from soil contaminated by metallurgical dust // Environ. Intern. Vol. 28. P. 63–68. — *Freedman B., Hutchinson T. C.* 1980. Long-term effects of smelter pollution at Sudbury, Ontario, on forest community composition // Can. J. Botany. Vol. 58. P. 108–132. — *Kozlov M. V., Zvereva E. L., Zverev V. E.* 2009. Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht et. al. 466 p. — *McLaughlin S. B.* 1985. Effects of air pollution on forest: A critical Review // J. Air Pollut. Control Assoc. Vol. 35. № 5. P. 512–534. — *Trubina M. R.* 2009. Species richness and resilience of forest communities: combined effects of short-term disturbance and long-term pollution // Plant Ecology. Vol. 201. P. 339–350. — *Zvereva E. L., Toivonen E., Kozlov M. V.* 2008. Changes in species richness of vascular plants under the impact of air pollution: A global perspective // Global Ecology and Biogeography. Vol. 17. P. 305–319.

ОРДИНАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ: ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ

С. С. Холод

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: sergeikholod@yandex.ru

Ключевые слова: *ординация*, *фактор среды*, *экоклин*, *экологический ареал синтаксона.*

Ординация растительности, или упорядочивание видов и сообществ вдоль осей их варьирования, позволяет на количественной основе оценить характер взаимосвязи растительности со средой (Василевич, 1972). Такая задача стала весьма актуальной в процессе создания классификации растительности острова Врангеля (Холод, 2007). Синтаксоны классификации, полученные на основе флористического подхода (метод Браун-Бланке), должны быть определены в отношении своего положения на осях ведущих экологических факторов. Это необходимо в дальнейшем для сопоставления наблюдаемых пространственных рядов растительности с абстрактными экологическими рядами сообществ, построенными на основе ординации. Такое сопоставление, в свою очередь, позволяет оценить характер соответствия (или, наоборот, несоответствия) реальных и абстрактных рядов растительности и в дальнейшем интерпретировать его с точки зрения значения ведущих и второстепенных факторов среды в территориальной организации растительности (экологических рядах и пр.). Кроме того, схемы распределения синтаксонов по градиентам экологических факторов позволяют на основе карт растительности строить прогнозные модели динамики растительного покрова (Парфенова, Чебакова, 2000; Королюк, 2007).

В процессе исследования необходимо было решить следующие задачи: 1) выявить основные факторы среды, определяющие разнообразие растительных сообществ; 2) подобрать группы геоботанических описаний, на основе которых производятся ординационные построения; 3) установить экологические амплитуды и оптимумы ряда видов и построить соответствующие экоклины; 4) определить положение каждого сообщества на осях того или иного фактора; 5) выявить ареал того или иного синтаксона на осях факторов; 6) выявить степень экологического родства сообществ, входящих в один синтаксон и, тем самым, подтвердить его экологическую однородность; 7) сравнить положение разных синтаксонов на осях факторов и выявить их достоверные различия.

Для решения поставленных задач были использованы методические подходы, применявшиеся в последние десятилетия в процедуре ординации растительности. В ряде случаев эти подходы модифицировались нами в связи с особенностями рассматриваемой растительности (арктические тундры). Ниже рассмотрим основные подходы к решению поставленных задач.

Выявление факторов среды производилось двумя способами. Первый из них — интуитивный подбор факторов с использованием синтаксонов классификации. Отбирались синтаксоны, характеризующие полюсы той или иной экологической оси. Так, для исследования распределения видов и сообществ по градиенту увлажнения использовались синтаксоны, формирующиеся на крайне сухих (обдуваемые участки водоразделов, прибровочные части надпойменных террас) и крайне влажных (окраины термокарстовых озер, ложбины стока) местообитаниях. Затем для промежуточных по значению увлажнения синтаксонов определялось их место на градиенте между крайними типами. Такой подход связан с построением экологических шкал по методу Л. Г. Раменского и с некоторой долей условности может быть отнесен к методам прямого градиентного анализа. Второй — факторный анализ, при этом использовался метод главных факторов или собственно модель факторного анализа (Иберла, 1980). Последовательно выполнялись все процедуры данного метода: получение корреляционной матрицы на основе исходной, определение значений общностей на главной диагонали, определение числа факторов, подлежащих интерпретации, косоугольное вращение, оценка значений факторов. Для оценки числа факторов, подлежащих выделению и дальнейшей содержательной интерпретации, использовался критерий Каттелла (критерий отсеивания), состоящий в аппроксимации прямой линией точек на графике возрастания собственных значений корреляционной матрицы.

Для проведения ординации было отобрано 157 геоботанических описаний, выполненных в северной части о-ва Врангеля. При этом мы исходили из предположения, что распределение видов и сообществ по фактору среды носит зональный характер, т. е. это распределение будет различаться в разных зональных полосах. К настоящему времени на о-ве Врангеля нами установлено 4 зональных полосы ранга варианта, которые объединены в 2 более крупные зональные полосы: северную и южную. В северную полосу, для которой проведено ординационное построение, объединены северный вариант подзоны арктических тундр и южный, приморский вариант зоны полярных пустынь. Объединение двух вариантов в одну полосу проведено на основе синтаксономического спектра в процессе выявления дифференцирующих блоков синтаксонов, а также на основе некоторых дополнительных характеристик растительности: среднего проективного покрытия, соотношения «число видов–площадь» и некоторых других. Установление возможных различий в распределении видов и сообществ по факторам среды в северной и южной зональной полосе может, в свою очередь, подтвердить существенность выделенной ранее зональной границы и в дальнейшем использоваться как один из критериев зонального деления территории. В процессе построения шкал

выбраковывались те сообщества (описания), которые характеризовали сильное влияние другого фактора среды, нежели тот, на основе которого строилась конкретная шкала.

Установление экологических амплитуд и оптимумов видов проведено на основе шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956; Раменский, 1971; Соболев, 1978; Комарова, 2004). При построении конкретных (местных) шкал использованы синтаксоны классификации, полученные на основе эколого-флористического метода. При этом исходили из предположения, что синтаксоны предельного уровня деления (ассоциации, далее неделимые, либо субассоциации, варианты и фации) характеризуются определенной экологической однородностью и именно они могут использоваться в качестве краевых групп, которые фиксируют полюсы той или иной экологической оси. Стандарты шкал разрабатывались, исходя из объема выборки, соответствующей одному синтаксону, с последовательным уменьшением этого объема при каждом последующем перечете. При установлении элективного среднего (реперное значение проективного покрытия, устанавливаемое на основе определенной варианты вариационного ряда) использовалось значение верхнего квартиля. При этом, принимая во внимание неустойчивость значения покрытия вида в вариационном ряду (наличие «выбросов»), рассчитывали значение среднего из всех вариант верхней четверти вариационного ряда, включая и верхний квартиль (Ипатов и др., 1974). Виду того, что ряд получаемых линий регрессии носит двухвершинный характер, для каждого вида проведена процедура выравнивания (3-кратное) кривой распределения методом скользящей средней. Экологическая амплитуда вида оценивалась через диапазон шкалы того или иного фактора, где каждому стандарту был присвоен условный номер. Оптимум вида — точка на шкале фактора, рассчитываемая как средневзвешенное покрытия вида для всех стандартов, попадающих в область амплитуды вида. Предварительно рассчитывалось значение η^2 — существенность силы влияния фактора (Миркин, Розенберг, 1978), на основе чего отбраковывались виды с недостоверным значением этого показателя. Экоклин (таблица и график) строился для видов с достоверными значениями связи с фактором среды по возрастанию относительного значения оптимума вида на шкале.

Положение каждого сообщества на осях факторов проведено, с одной стороны**,** с помощью метода засечек, а с другой — по результатам факторного анализа (на шкале оценки значений фактора). Выявление достоверных различий в положении синтаксона на осях факторов проведено на основе расчета значения доверительного интервала.

Таблица

Экоклин изменения проективного покрытия некоторых видов сосудистых растений северной зональной полосы острова Врангеля по градиенту увлажнения

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Xj	η^2
1	2,7	2,2	1,8	1,2	0,8	0,6	0,6	0,6												3,7	0,31
2	1,8	1,8	1,7	1,3	0,9	0,7	0,6	0,5	0,4											3,7	0,21
3	10,3	9,5	8,4	7,7	7,3	6,8	6,2	5,7												4,1	0,19
4	2,2	2,4	2,6	2,6	2,2	1,6	1,1	0,8	0,6	0,5										4,2	0,13
5	1,3	1,5	1,8	1,9	1,8	1,5	1,4	1,2												4,5	0,03
6	7,8	7,6	7,5	7,3	7	6,7	6,2	5,5	4,2	2,8	1,5	0,9	0,7							5	0,76
7	3	5,5	8,9	11,7	12,7	12,4	10,7	8	4,8	2,1	0,9	0,7	0,8							5,6	0,52
8	2,1	2,5	3,2	3,8	4	3,9	3,5	2,9	2,3	1,6	1	0,6	0,4							5,8	0,53
9	2,9	2,7	2,5	2,3	2	1,8	1,7	1,5	1,4	1,1	0,8	0,6	0,6	0,8	1	1,1				6,5	0,16
10	1	1,2	1,4	1,4	1,4	1,2	1,1	1	0,9	0,8	0,8	0,9	0,9	0,8	0,7	0,7				7,6	0,16
11					2,3	2	2,1	1,8	1,5	0,9	0,9	0,8	0,7	0,7	1,1	1,5				9,4	0,08
12	0,7	0,8	0,9	1,1	1,3	1,4	1,5	1,5	1,5	1,5	1,9	2,3	2,7	2,9	3,2	3,5				10,6	0,33
13	1,6	1,6	1,7	1,9	2,2	2,8	3,3	4,4	5,8	7,6	8,4	8	6,3	4,9	4,2	4,2	4,5	4,7		11	0,44
14	2,9	3,3	3,9	4,6	5,4	6,3	7,4	8,5	9,5	10	10,1	10	10,2	10	10	9,4	8,8	7,2	6	11,2	0,36
15															0,5	0,8	1,7	3,2	4,5	18	0,08

Примечание. В верхней горизонтальной строке: 1–9 — ступени увлажнения, Xj — оптимум вида на шкале увлажнения, η^2 — сила влияния фактора; по вертикальной шкале — виды сосудистых растений: 1 — *Myosotis asiatica*, 2 — *Thalictrum alpinum*, 3 — *Artemisia tilesii*, 4 — *Bistorta plumosa*, 5 — *Allium schoenoprasum*, 6 — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, 7 — *Salix reptans*, 8 — *Minuartia macrocarpa*, 9 **—** *Valeriana capitata*, 10 — *Lloydia serotina*, 11 — *Carex lugens*, 12 — *Saxifraga nelsoniana*, 13 — *Luzula nivalis*, 14 — *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, 15 — *Rumex arcticus*.

Распределение видов сосудистых растений по фактору увлажнения верхнего почвенного горизонта (или степени дренированности деятельного горизонта) приведено в таблице. Она позволяет проследить диапазон амплитуды и положение оптимума видов некоторых сосудистых растений на шкале увлажнения, которая насчитывает 19 ступеней. Так, в крайней левой части шкалы, соответствующей условиям наиболее сухих грунтов (оптимум по шкале — 3.7), находятся 2 вида: *Myosotis asiatica* и *Thalictrum alpinum*, в средней части шкалы (оптимумы 9.4 и 10.6) отмечены виды *Carex lugens* и *Saxifraga nelsoniana*, а в правой части, соответствующей условиям наибольшего увлажнения (Xj = 18) — *Rumex arcticus*. У большинства видов зона оптимума оказывается «растянутой» на несколько ступеней шкалы. Так, эта зона или центр эколого-ценотического ареала, соответствующий проективному покрытию >8 % («m» или массовое, по

Л. Г. Раменскому) выявляется только у 4 видов: *Artemisia tilesii* (1–3), *Salix reptans* (3–8), *Luzula nivalis* (11–12) и *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis* (9–17). Зона оптимума других видов соответствует уже категории «c» (обильное: 2.5–8 %) или «n» (умеренное: 0.2–2.5 %). При этом только один вид является сквозным, т. е. отмеченным во всех ступенях шкалы — *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis.* Также достаточно широкой амплитудой по фактору увлажнения характеризуется вид *Luzula nivalis* (18 ступеней).

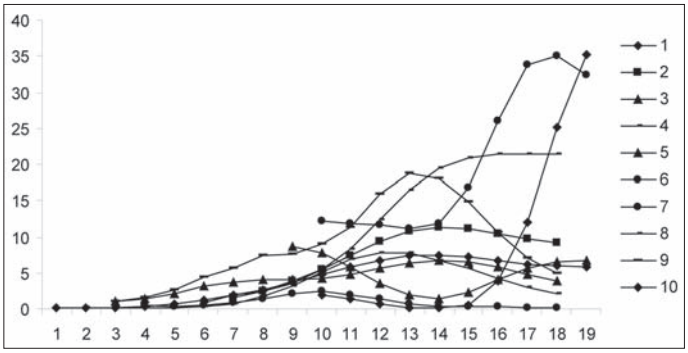


Рис. 1. Экоклин изменения проективного покрытия некоторых видов мхов северной зональной полосы острова Врангеля по градиенту увлажнения.

Виды: 1 — *Aulacomnium turgidum*, 2 — *Dicranum spadiceum*, 3 — *Ditrichum flexicaule*, 4 — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, 5 — *Kiaeria glacialis*, 6 — *Oncophorus wahlenbergii*, 7 — *Polytrichum hyperboreum*, 8 — *Racomitrium lanuginosum*, 9 — *Tomentypnum nitens*, 10 — *Warnstorfia sarmentosa*; по оси абсцисс — ступени шкалы увлажнения, по оси ординат — проективное покрытие (%).

Распределение ряда видов мхов по этому же градиенту отражено на рис. 1. Часть видов, приведенная на этом рисунке, имеет оптимум в правой части шкалы, характеризующей влажные условия почво-грунтов: это *Oncophorus wahlenbergii*, *Warnstorfia sarmentosa*, а также *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (ступени 16–19). Ряд видов можно отнести к группе умеренного увлажнения: *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadiceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Tomentypnum nitens* (ступени 11–15), один вид (*Polytrichum hyperboreum)* занимает средние позиции на шкале (ступени 9–11). Кроме того, еще один вид — *Kiaeria glacialis* — имеет явно выраженное двухвершинное распределение: пики его обилия приходятся на ступени 9–10 и 18–19. В целом отмеченные оптимумы и значения широты экологической амплитуды (число ступеней, охватываемых видом в целом) позволяют разделить все виды по признаку их тяготения к той или иной части шкалы и на этой основе наметить экологические группы видов.

По результатам факторного анализа (критерий Каттелла) было выделено 16 факторов, подлежащих интерпретации. Среди них: степень прогрева грунтов, степень взрыхленности верхнего почвенного горизонта, степень обводненности местоположения, степень увлажнения верхнего почвенного горизонта, характер кислотности (или, наоборот, карбонатности) этого горизонта, механический состав грунтов, степень заснеженности местоположения и ряд других. При этом далеко не все факторы, относящиеся к указанным 16, удалось идентифицировать (сумма дисперсий этих факторов составила 51 %).

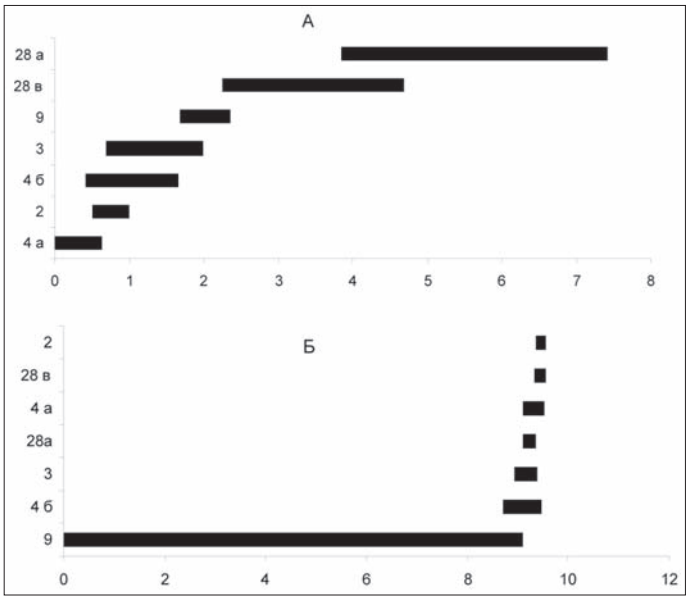


Рис. 2. Ординация синтаксонов северной зональной полосы острова Врангеля.

А — по фактору взрыхленности субстрата, Б — по фактору обводненности местоположения. По осям абсцисс — условные единицы на шкале оценки значений факторов: по осям ординат — синтаксоны по таблицам ассоциаций (Холод, 2007): 2 — асс. ***Salici polaris–Sanionietum uncinatae***, 3 — асс. ***Cladino arbusculae–Luzuletum nivalis***, 4а — асс. ***Oncophoro wahlenbergii–Deschampsietum borealis*** субасс. ***racomitrietosum lanuginosi***, 4б — асс. ***O. w.–D. b.*** субасс. ***petasitetosum frigidi***, 9 — асс. ***Arctophiletum fulvae*** вик. ***Warnstorfia fluitans***, 28а — асс. ***Artemisio tilesii–Deschampsietum borealis*** субасс. ***typicum***, 28б — асс. ***A. t.–D. b.*** субасс. ***salicetosum reptantis*** вар. ***inops***.

Распределение синтаксонов по факторам степени взрыхленности субстрата и степени обводненности верхнего почвенного горизонта приведены на рис. 2. Наибольшей степени взрыхленности субстрата отвечают сообщества асс. ***Artemisio tilesii–eschampsietum borealis*** субасс. ***typicum*** (рис. 2, А): они формируются на участках со средним и легким суглинком, интенсивно перерытым леммингами. Здесь, наряду с тем, что верхний почвенный горизонт (до глубины 20–5 см) пронизан ходами землероев, активно проявляется и криотурбационная деятельность, приводящая к постоянному (весеннее-осеннему) перемещению масс грунта. Все это способствует интенсивной аэрации верхнего горизонта почв, активному поселению здесь трав и стадиальному характеру растительности: в годы с высокой численностью леммингов происходит уничтожение растительности, после чего (в течение 2–3 лет) происходит медленное ее восстановление. Наименьшая степень взрыхленности субстрата характерна для местоположений, где формируются сообщества

асс. ***Oncophoro wahlenbergii–eschampsietum borealis*** субасс. ***racomitrietosum lanuginosi***. Как правило, это участки с тяжелым суглинком, где иногда могут формироваться фрагменты сомкнутых ковров из ряда видов мхов (*Oncophorus wahlenbergii*, *Racomitrium afoninae*, *Kiaeria glacialis* и др). Верхний почвенный горизонт здесь в наименьшей степени испытывает криотурбационное влияние и, практически, не подвержен воздействию леммингов. Именно это обстоятельство и дает возможность сформироваться фрагментам мохового покрова. На шкале степени обводненности местоположения (рис. 2, Б) исключительно широкий диапазон имеет асс. ***Arctophiletum fulvae*** вик. ***Warnstorfia fluitans***. Сообщества этой ассоциации встречаются в термокарстовых озерах с глубинами от 0 до 40–45 см (левая часть графика), они же постоянно «выходят» на прибрежные отмели (зона периодического осушения), где в узком диапазоне условий могут формироваться небольшие фрагменты сообществ всех остальных синтаксонов (правая часть графика).

Список литературы

Василевич В. И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника». Т. 1. С. 7–83. — *Иберла К.* 1980. Факторный анализ. М. 398 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Самойлов Ю. И.* 1974. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов // Экология. № 1. С. 13–23. — *Комарова Т. А.* 2004. Сравнительная оценка условий среды на основе режимных наблюдений и экологических шкал // Комаровские чтения (Приморское отделение РБО). Вып. 50. С. 28–59. — *Королюк А. Ю.* 2007. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. Петрозаводск. С. 176–197. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* 1978. Фитоценология. Принципы и методы. М. 12 с. — *Парфенова Е. И., Чебакова Н. М.* 2000. Возможные изменения растительности Горного Алтая при потеплении климата и составление прогнозных карт // Геоботаническое картографирование 1998–2000. СПб. С. 26–31. — *Раменский Л. Г.* 1971. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избранные работы. Л. 335 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с. — *Соболев Л. Н.* 1978. Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе. 112 с. — *Холод С. С.* 2007. Классификация растительности острова Врангеля // Растительность России. № 11. С. 3–135.

К ОЦЕНКЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ НАГРУЗОК АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В. Ф. Цветков, И. В. Цветков

Северный (Арктический) федеральный государственный университет
E-mail: vftsvetkov@yandex.ru

Ключевые слова: *динамика, состояние растительности, загрязнение.*

Известны трудности оценки дестабилизирующего влияния аэротехногенного загрязнения на лесные экосистемы. Задача усложняется при неустойчивости уровней воздействия, когда нагрузки эмиссий вредных веществ изменяются во времени. В таких условиях одноразово выявленные показатели жизненности фитоценозов (при любой продолжительности пресса эмиссий поллютантов) не будут отражать истинного положения дел. В условиях изменяющихся со временем нагрузок загрязнения невозможно прогнозировать развитие ситуаций, тем более в разных пунктах зоны рассеивания поллютантов. И совсем непросто предвидеть ход событий при исключительном разнообразии природных систем, на пространствах таких ландшафтных районов, как Мончегорский равнинно-горный (Цветков, Цветков, 2003).

Представляемый на обсуждение материал — основные положения организации, методологии и методических приемов, используемых авторами при исследованиях динамики лесной растительности, испытывающей длительное время воздействия аэротехногенного загрязнения разных уровней. Цель исследований — выявление закономерностей изменения структуры, геоботанического статуса: лесопатологического и жизненного состояния сообществ растительности на землях Мончегорского таежно-лесотундрового равнинно-горного, заозеренного и умеренно заболоченного ландшафта.

Объекты обследования: разнообразные хозяйственно-экологические категории нарушенных и трансформированных в условиях техногенеза земель, типов природно-территориальных комплексов (ПТК). Наиболее представленными категориями оказались: лесные сообщества разных географических классов формаций, разных категорий полночленности (биогеоценотической организованности), пустоши, пустоши-редины, редины-пустоши, техногенные пустыни разного происхождения, мертвопокровные болота-верховики, нарушенные комплексы низинных болот и заболоченных лесных лугов, валунные поля.

Отдельную группу категорий нарушенных земель представляли пустыри бывших поселков, участки бывших сельхозугодий, отвалы пустых пород и камня, неорганизованные свалки. Среди объектов лесных и бывших лесных участков выделяли разновидности коренных, смешанного генезиса и производных образований. Необходимость такой дифференциации связана с тем, что сообщества растительности этих категорий земель попали под пресс атмосферного загрязнения, будучи уже в разной мере нарушенными рубками и пожарами, и потому обладают разной степенью уязвимости.

Исходными природными ПТК являлись географические формации и классы формаций лесной растительности (по Ильиной), участки горно-лесных и горно-лесотундровых, горно-тундровых классов формаций, производные (не природные) редины, участки каменистых субальпийских пустынь, болота разных типов. Среди лесных земель выделяли (Цветков, 1995) несколько географических формаций: собственно лес — сомкнутые таежные мелколесья и среднелесья, лесотундровые и горные мелколесья, горно-лесотундровые мелколесья, горно-долинные мелколесья и среднелесья. В пределах географических формаций лесных сообществ обозначались объекты разных формаций преобладающих пород. К классу формаций лесных земель относили также формации несомкнутых и древесно-кустарниковых сообществ: участки естественных редколесий (горных и равнинных заболоченных), три разновидности кустарниковых сообществ, а также горные криволесья и стланиковые образования (по Пармузину, Тыртикову, Норину, Лукичевой).

Обследованные в 2005–2010 гг. земли (более 4.0 тыс. га) перечисленных категорий нарушенности объединялись в три типа местностей: ***заболоченная возвышенная равнина, вараки (***низкогорные образования***)*** и ***глыбовые горы —*** среднегорные образования.). Ландшафтная обусловленность исходных формаций растительности в каждом типе местности характеризовалась выделением комплексов урочищ, урочищ или групп фаций. Большинство выделяемых таксонов в пределах местностей оказалось представленным несколькими условно идентичными контурами (выделами).

Выделяемые комплексы урочищ и урочища традиционно представляли в местностях с горным рельефом склоны разных высоты, экспозиции и крутизны, платообразные, скалистые или каменистые вершины, предгорные террасы: на возвышенной равнине — возвышенности, склоны моренных холмов и увалов, открытые понижения и замкнутые депрессии, долины ручьев, приозерные террасы и т. п. Описание фитоценозов, биогеоценозов, группировок растительности разной меры ценотичности, в том числе рудиментов погибающих группировок или демутационнооого типа зачатков сообществ осуществлялось по визуальным оценкам. Площади выделов определялись также визуально с последующим приближенным уточнением по крупномасштабной карте м. 1 : 50 000.

При описании урочища, после характеристики местоположения в системе исходных классов географических формаций, характеризовалось его географическое положение относительно источника загрязнения (удаленность и мера открытости-закрытости по отношению к прямым атакам эмиссий, определяемые условиями рельефа). Указывалась исходная и современная формация преобладающих пород, происхождение насаждения (тип генезиса), тип леса или тип лесорастительных условий (по Сукачеву с коррективами). Кратко характеризовалась почва в условно исходном состоянии (тип лесопригодности, механический состав, мощность профиля, выраженность генетических горизонтов). На участках с нарушенными почвами, отмечались выраженность эрозии (смытости), завалуненность или каменистость, наличие мелкозема. В равнинных условиях на покрытых лесом участках указывался тип почвы с обозначением выраженности гумусированности, оподзоленности, оглеения. Отмечалось состояние живого напочвенного покрова (проективное покрытие, ярусность, обилие растений, группа индикаторов). С использованием лесоводственных приемов устанавливали приблизительный год пожара (пожаров) на участке.

При характеристике древесной растительности помимо типа генезиса древостоя указывали возрастную группу или тип возрастной структуры, состав пород (иногда по поколениям), сомкнутость полога, средние высота и диаметр деревьев основного полога. Ориентировочно оценивался средний класс повреждения или категория состояния в соответствии с «Санитарными правилами в лесах РФ». На ключевых участках в каждой местности, в урочищах с наличием древесно-кустарниковой растительности классы повреждения и категории состояния сообществ определяли по перечету деревьев методом случайной выборки. В молодняках и средневозрастных сообществах осуществлялось определение средневзвешенного балла жизненности. Использовалась 12-балльная шкала состояния (1–10 — баллы состояния живых особей, 0 и –1 — погибших). Традиционно лесоводственными методами характеризовались ярусы подроста, подлеска. Обращалось внимание на обилие и состав эпифитной растительности.

Отмечалась выраженность признаков техногенной деградации древесного яруса (наличие сухостоя, суховершинности, сокращение предельного возраста хвои, наличие признаков некроза и дехромации листьев и хвои в разных участках крон). В камеральных условиях для каждого участка определялась нагрузка текущего и депонированного поступления сернистого газа (кг/га год). Использовались результаты специальных исследований: ретроспективных расчетов на основе установленных связей концентраций газа и объемов выбросов (Цветков, Цветков, 2010).

По совокупной характеристике сообщества определяли категорию его полночленности. Использовались идеи Л. Г. Раменского (1971), предложившего применительно к луговым фитоценозам три степени выраженности в них биогеоценотической организованности. Авторы предприняли попытку идею известного ученого-землеведа и ботаника опробовать на объектах, где полночленность сообществ определяется не природными факторами генезиса, а антропогенно-техногенными причинами. Предложено вместо трех у Раменского выделять пять категорий полночленности следующего содержания:

I. Полночленные — условно здоровые (условно коренные, климаксовые), а также и вторичные высоковозрастные, не затронутые в последние десятилетия деятельностью человека;

II. Скрыто неполночленные — условно коренные, но испытывающие незначительное влияние человека, а также вторичные средневозрастные и приспевающие условно здоровые насаждения;
III. Умеренно неполночленные — с явными признаками элиминирования отдельных компонентов ценозов, умеренно и сильно ослабленные, поврежденные всех групп генезиса;
IV. Явно неполночленные — глубоко деградированные ПТК всех групп генезиса с отсутствием нескольких компонентов БГЦ, с ослабленными ценотическими признаками, а также демутирующие с состояния пустошей или редин;
V. Рудименты или зачатки компонентов нового поколения растительности (группировки с невыраженными ценотическими связями).

При таком подходе появилась возможность обогатить шкалу категорий состояния (классов повреждения) оценкой полноты «укомплектованности» биогеоценоза соответствующего типа характерными его компонентами. Биогеоценотические мерки по Раменскому прекрасно раскрывают структуру экосистем, изменяющуюся под влиянием факторов природного и лесохозяйственного порядка, в то время как шкала «Санитарных правил..» позволяет получить дополнительные данные о перспективах ПТК с позиций их техногенной нарушенности и трансформированности. Лучшие результаты совместного использования двух подходов были получены в тех ситуациях, когда под влиянием промышленного загрязнения и других техногенных факторов оказывались насаждения не коренного типа, а измененные рубками, пожарами, рекреацией (т. е. смешанного генезиса и производные разной истории). Обобщение характеристики растительности урочищ позволяло относить каждый участок к определенным хозяйственно-экологическим категориям нарушенных земель.

В связи с начавшимся в начале 1990-х гг. снижением объемов выбросов, в первые годы нового столетия в изменениях состояния ПТК нарушенных земель стали появляться признаки демутационных процессов (улучшение состояния, появление зачатков (проростков) нового поколения, признаки трогания в рост, повышения темпов роста и т. п). На части земель, напротив, произошли подвижки в регрессивном направлении (ухудшение жизненного состояния, увядание, повышение отпада, снижение темпов роста, снижение плотности популяций, изменения в худшую сторону, ухудшение роста и т. п.). На многих участках отмечены признаки пульсирующих во времени измененииий, или таковые не выражены вообще. С учетом приведенных данных все разнообразие трендов текущих изменений состояния сообществ было объединено в 5 следующих типов трендов: 1 — явное улучшение; 2 — слабое улучшение; 3 — пульсирующие изменения; 4 — слабое ухудшение; 5 — явное ухудшение. Эти типы наметившихся на ближайшие год-два трендов присваивались каждому обследованному участку.

Применение изложенных организации, методологии и приемов исследований позволили получить обширную, дифференцированную по нескольким направлениям информацию о связях производных экологических категорий нарушенных земель с исходными классами формаций, формациями и типами ПТК, уровнями загрязнения в рамках трех типов местностей.

В качестве самых общих результатов исследований можно отметить следующее.

1. Опыт описания земель по исходным формациям и производным категориям нарушенности, дифференцированно по типам местностей, с использованием большого круга качественных параметров, вполне себя оправдал.
2. Связь производных категорий нарушенности земель с исходными формациями оказалась невысокой, в связи с разной доступностью их урочищ.
3. Значительно выше связь нарушенности ПТК с положением урочищ в пространстве относительно промплощадки комбината. Имеют значение степень открытости комплексов урочищ прямым атакам эмиссий и удаленность от их источника. На глубину нарушенности и трансформированности ПТК большое влияние оказали сопутствующие загрязнению факторы (пожары, неупорядоченные рубки, рекреация и и др.).

Список литературы

Раменский Л. Г. 1971. Проблемы и материалы изучения растительного покрова // [Избр. труды. Л. 334 с. — *Цветков В. Ф.* 1995. О ландшафтной и лесоводственно-географической структуре территории притундровых лесов на Кольском полуострове // Проблемы притундрового лесоводства. Архангедльск. С. 56–69. — *Цветков В. Ф., Цветков И. В*. 2003. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. — Архангельск. 336 с. — *Цветков В. Ф., Цветков И. В.* 2007. Некоторые закономерности «оздоровления» природных комплексов на нарушенных землях после снижения нагрузки загрязнения // Материалы междунар. науч. конф. «Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель». Екатеринбург. С. 5. — *Цветков В. Ф., Цветков И. В.* 2010. К итогам ретроспективной оценки взаимоотношений лесов с эмиссиями SO_2 на Кольском полуострове // Тез. докл. на междунар. науч. конф. Апатиты. С. 5.

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СТЕПНЫХ ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ

В. А. Черемушкина, Е. А. Басаргин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101. E-mail: cher.51@mail.ru; basarginea@mail.ru

Ключевые слова: *степные длиннокорневищные растения, ценопопуляции.*

Структура ценопопуляций травянистых длиннокорневищных растений в основном исследована у видов, произрастающих в лесных и луговых (Смирнова, Торопова, 1974; Смирнова и др., 1976; Смирнова, 1987; Уланова, 1998; и др.), реже, в степных (Заугольнова, 1974; 1994; Санданов, 2009; и др.) сообществах. В связи с этим, цель работы — выявить особенности структуры ценопопуляций четырех степных длиннокорневищных видов (*Potentilla bifurca* L., *Thermopsis lanceolata* R. Br.*, Phlomoides agraria* (Bunge) Adylov, Kamelin et Makhm. и *Silene repens* L.) на юге Сибири.

Одним из интегральных показателей состояния ценопопуляций растений рассматривается онтогенетический спектр (Уранов, 1975). Установлено, что характер распределения особей разных онтогенетических состояний тесно связан с биологическими особенностями видов, в частности, с типом онтогенеза (Заугольнова, 1994). Длиннокорневищные виды относятся к растениям со сложным онтогенезом, способным формировать явнополицентрический тип биоморфы, который обеспечивает стабильное вегетативное возобновление, сопровождаемое омоложением, и удержание занимаемой территории. Особи длиннокорневищных растений неоднородны по морфологическим и фитоценотически значимым признакам (Торопова, 1986; Смирнова, 1987).

У изученных видов выявлены отличия в типе побегов и их числе, структуре элемента ценопопуляции, его длительности жизни и глубине омоложения ramet, образующихся в результате вегетативного размножения, длине годичного прироста корневища. На основании биологических особенностей для видов установлены характерные спектры ценопопуляций: *Potentilla bifurca* и *Thermopsis lanceolata* — бимодальный, *Phlomoides agraria* и *Silene repens* — левосторонний. Изучение ценопопуляций видов в разных степных сообществах Алтая, Тувы, Хакасии и Бурятии показало, что они вегетативно неполночленные, самоподдержание происходит за счет вегетативного размножения.

Онтогенетические спектры большинства ценопопуляций (ЦП) двух первых видов совпадают с характерным: в ценопопуляциях преобладают виргинильные и субсенильные, реже старые генеративные или сенильные особи. Пик на виргинильной группе обеспечивается образованием неглубоко омоложенных ramet, а на субсенильной: у *Potentilla bifurca* за счет пропуска генеративного периода у части ramet; у *Thermopsis lanceolata* — развитием неомоложенных ramet из спящих почек на старых участках корневища. Разные эколого-ценотические условия произрастания видов и антропогенная нагрузка оказывают влияние на усиление или подавление возобновления особей, что отражается на соотношении онтогенетических групп в ценопопуляции и существовании разных их типов (по классификации Л. А. Животовского, 2001). У *Potentilla bifurca* описаны все типы: от молодой до старой ценопопуляции. Такое разнообразие ценопопуляции связано с широким диапазоном толерантности к фактору увлажнения, структуре субстрата и антропогенному воздействию. Так, в ценопопуляциях луговых степей может преобладать молодая фракция над старой (табл.; ЦП 1). В ценопопуляциях настоящих мелкодерновинных степей с усилением задернованности субстрата соотношение молодой и старой фракций уравновешивается, и формируется переходный тип (ЦП 2). Такое же влияние оказывает каменистость субстрата (ЦП 3). Закустаренность степных сообществ и выпас приводят к формированию старых и стареющих ценопопуляций, в которых увеличивается общая доля старых генеративных и субсенильных особей при ослаблении вегетативного размножения (ЦП 4 и 5).

Таблица

Характеристика ценопопуляций (ЦП) длиннокорневищных видов

Номер ЦП	Онтогенетические группы (%)								Δ	ω
	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s	cs		
Potentilla bifurca										
1	–	69.34	14.21	7.40	1.03	6.58	1.11	–	0.24	0.52
2	–	53.28	3.86	1.16	2.32	31.27	8.11	–	0.45	0.43
3	–	26.70	11.93	9.66	14.20	35.80	1.70	–	0.54	0.56
4	–	20.00	8.50	6.00	24.50	35.00	6.00	–	0.62	0.45
5	–	39.06	14.81	12.02	18.45	14.59	1.07	–	0.59	0.61
Thermopsis lanceolata										
6	–	36.34	1021	4.04	12.59	22.56	5.23	9.03	0.54	0.49
7	–	53.23	15.34	6.49	3.83	12.68	2.06	2.36	0.32	0.52
Silene repens										
8	–	11.69	55.65	31.45	1.21	–	–	–	0.32	0.73
9	–	24.38	53.70	19.44	2.47	–	–	–	0.39	0.80
Phlomoides agraria										
10	6.33	51.89	7.59	13.62	6.33	12.66	1.27	–	0.33	0.53

Примечание. Индексы онтогенетических состояний: *im* — имматурное, *v* — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — зрелое генеративное, g_3 — старое генеративное, *ss* — субсенильное, *s* — сенильное, *cs* — квазисенильное; Δ — возрастность ЦП (Уранов, 1975); ω — эффективность ЦП (Животовский, 2001).

В исследованных ценопопуляциях *Thermopsis lanceolata,* несмотря на большую долю виргинильных особей, бимодальный характер онтогенетического спектра сохраняется (ЦП 6), почти все ценопопуляции являются переходными. Увеличение виргинильной фракции связано с усилением антропогенного воздействия, при котором ослабевает давление дерновинных злаков, что способствует активному вегетативному возобновлению (ЦП 7). Резервом для омоложения могут быть и квазисенильные особи, описанные у этого вида.

Изученные ценопопуляции *Silene repens* имеют левосторонний спектр, но характеризуются как зреющая (ЦП 8) и зрелая (ЦП 9). Абсолютный максимум в спектре приходится на особи молодой генеративной фракции, что определяется замедленными темпами развития в этом онтогенетическом состоянии и отмиранием большей части ramet в зрелом генеративном. На формирование типа популяции оказывает влияние субстрат: произрастание на песчаном субстрате усиливает вегетативное размножение, что приводит к увеличению доли виргинильных особей и сокращению онтогенеза ramet. В таких условиях образуются зреющие, а не зрелые ценопопуляции.

У *Phlomoides agraria* при левостороннем характерном онтогенетическом спектре возможно формирование дву-многовершинных спектров с локальными пиками на зрелых генеративных и (или) субсенильных особях. Преобладание виргинильных особей обеспечивается при интенсивном вегетативном размножении образованием более глубоко омоложенных ramet (по сравнению с другими видами) и их относительно медленным развитием в прегенеративном периоде. Пики в правой части спектра появляются при усилении задернованности в сообществе, что приводит к сокращению онтогенеза ramet, пропуску генеративных состояний и быстрому старению.

Таким образом, изучение онтогенетической структуры ценопопуляций 4 степных видов показало, что для длиннокорневищных растений можно выделить еще один характерный онтогенетический спектр — бимодальный, формирование которого связано с особенностями онтогенеза видов: пропуски онтогенетических состояний и целого генеративного периода и размножение в постгенеративном периоде с образование неомоложенных ramet. Отклонение спектров конкретных популяций от характерного, как и у многих видов, определяется эколого-фитоценотической обстановкой и антропогенной нагрузкой.

Список литературы

Животовский Л. А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. № 1. С. 3–7. — *Заугольнова Л. Б.* 1974. Образование двух биоморф в ценопопуляции *Galium ruthenicum* Willd. // Биол. науки. № 8. С. 65–72. — *Заугольнова Л. Б.* 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с. — *Санданов Д. В.* 2009. Жизненность особей и ценопопуляций *Sophora flavescens* // Сиб. экол. журн.. № 6. С. 891–897. — *Смирнова О. В.* 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 206 с. — *Смирнова О. В., Торопова Н. А.* 1974. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений дубрав // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. С. 56–69. — *Смирнова О. В., Егорова В. Н., Торопова* Н. А. 1976. Возрастные спектры ценопопуляций длиннокорневищных растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. С. 146–165. — *Торопова Н. А.* 1986. Морфологическое и фитоценотическое разнообразие вегетативно-подвижных растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. С. 133–137. — *Уланова Н. Г.* 1998. Популяционная динамика видов-доминантов растительности сплошных вырубок ельников южной тайги (Тверская обл.)// Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. СПб. Т. 1. С. 316. — *Уранов А. А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. С. 7–34.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

Т. В. Черненькова[1], А. В. Танасевич[1], Р. Р. Кабиров[2]

[1] Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32. E-mail: chernenkova50@mail.ru

[2] Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы
450000, Уфа, ул. Октябрьской революции, 3а

Ключевые слова: *лесные экосистемы, техногенная нагрузка, Кольский полуостров, восстановительная динамика, почвенная мезофауна, альгосинузии почв.*

Северотаежные сообщества традиционно считаются особо уязвимыми к внешним воздействиям и не способными быстро восстанавливать свои свойства в силу небольшой емкости биологического круговорота из-за неблагоприятных климатических условий и обедненного ансамбля живых организмов. Основной круговорот веществ и процессы энергообмена проходят здесь в рамках корнеобитаемого слоя почвы в сочетании с растениями напочвенного покрова, формирующих особую пространственно-функциональную структурную единицу. Изучению структуры и динамики различные компонентов экосистем Мурманской обл. в условиях влияния крупных промышленных производств посвящено немалое число работ. Имеет-

ся много данных по оценке состояния растительных сообществ в условиях техногенно-нарушенных ландшафтов (Черненькова и др., 1995; Gorshkov, 1993), почвенной мезофауны (Степанов и др., 1991, Танасевич и др., 2009) и мелких млекопитающих (Катаев, 2005), микробиологической активности почв (Евдокимова, 1984) и почвенных альгосинузий (Kabirov, 1993). Однако, комплексные исследования совокупностей разных групп организмов, сопряжено реагирующих на изменившиеся условия среды в условиях Кольского Севера, проводились в ограниченном объеме (Kozlov et al., 2009). В аспекте восстановительной динамики подобные работы для данного региона не осуществлялись.

В данной работе ставилась задача сопряженного анализа изменений состава и структуры следующих компонентов в условиях изменения многолетней техногенной нагрузки: растительности травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, особо значимых в условиях северной тайги вследствие высокой средообразующей роли; альгосинузий почвенных водорослей, продуцентов, входящих в состав первых звеньев трофической цепи; блока почвенных беспозвоночных, выполняющих комплекс деструкционных процессов в лесных экосистемах.

Объекты и методы

Исследования проводились в окрестностях металлургического комбината «Североникель» (Мончегорский р-н, Мурманская обл.). Данная территория целиком расположена за полярным кругом в подзоне северной тайги и занята в основном еловыми и сосновыми мохово-кустарничковыми редкостойными лесами. Оценивали состояние наиболее распространенных еловых сообществ (***Piceeta fruticuloso–hylocomiosa***), приуроченных к хорошо дренированным склонам с перепадом высот 120–300 м над ур. м. вдоль трансекта длиной 65 км южного направления, соответствующего наибольшему поллютантному следу. По трансекте заложено 5 пробных площадей на расстоянии 5, 10, 20, 30 и 65 км от комбината.

Состояние ненарушенных ельников сравнительно простое: имеется один ярус, характеризующийся сомкнутостью (0.2–0.4) и малыми полнотами (средний класс бонитета IV–V). Из-за небольшой сомкнутости древостоя присутствует постоянная примесь березы. Кроме древесного, развиты еще 3 яруса: кустарниковый (иногда он не выражен), травяно-кустарничковый и напочвенный, состоящий из мохообразных и лишайников. Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса в среднем составляет 70 %. Моховой покров сплошной, формирует ОПП 90–100 %; доминируют зеленые мхи. Лишайники встречаются постоянными вкраплениями в моховой покров, местами формируют отдельно выраженные лишайниковые синузии. На деревьях обильны эпифитные лишайники.

Видовое разнообразие почвенных водорослей невелико. К условиям, лимитирующим развитие почвенных водорослей в хвойных лесах, следует отнести неблагоприятное действие опада, кислотность, низкую интенсивность света, менее благоприятные условия увлажнения. Хвойный опад беден азотом, содержит альгостатические вещества, имеет кислую реакцию, его разлагают многочисленные гетеротрофные организмы, среди которых имеются антагонисты водорослей. Перечисленные факторы оказывают отбирающее действие на почвенные водоросли и контролируют качественный состав и количественные параметры альгоценозов.

Почвенную мезофауну изучаемых северотаежных ельников составляют следующие основные группы беспозвоночных животных: дождевые черви, многоножки, пауки, клопы, жуки (имаго и личинки), личинки двукрылых, бабочек, а также моллюски. Доминирующей группой по численности и таксономическому разнообразию являются пауки. В биомассе ведущую роль играют жуки (имаго и личинки): при наличии моховой дернины эта группа доминирует, составляя 50 % и более от общей биомассы. Доля пауков значительна и колеблется в пределах 15–30 %; на дождевых червей приходится 12–22 % биомассы мезофауны. Обитаемый слой мезофауны ограничен лишь подстилкой (A0).

Почвы исследованных ельников представлены Al-Fe-гумусовыми подзолами. В ненарушенных или слабонарушенных ельниках почвенный профиль состоит из следующих горизонтов: подстилка (L), представлена живой частью зеленых мхов, с опадом ели и кустарничков (черника, голубика, вороника); ниже расположен плохо разделяемый на составляющие ферментативный слой FH, сложенный отмершими частями мхов разной степени оторфованности. Общая мощность подстилки варьировала от 0 до 9 см в нарушенных ельниках и от 8 до 20 см в заведомо ненарушенных.

Исследования начали проводиться с начала 1980-х гг. прошлого столетия (Черненькова и др., 1995) и были повторены на пробных площадях импактной и буферной зоны (5, 10, 20 и 30 км) в период 2005–2008 гг. Геоботанические описания выполнялись на постоянных пробных площадках 20×20 м по стандартной методике. В пределах каждой площадке была обозначена линия учетных площадок 10–15 м длиной, проходящая по выровненному микрорельефу и пересекающая основные наиболее типичные для данного ельника растительные группировки. На учетных площадках размером 25×25 см оценивался состав и обилие всех видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, измерялась мощность органогенных и подзолистого горизонтов, отбирались пробы на химический состав, а также пробы для исследования состава и структуры синузии почвенных водорослей.

Пробы на мезофауну отбирали по общепринятой методике на глубину обитаемого горизонта (до подзола) послойно: первый слой — очес (A0L), второй слой — оторфованный (ферментативный) горизонт

(A0F+H). На площадках отобрано по 8 проб: 6 в межкроновом пространстве и 2 под кроной ели. Подобная схема соответствует сомкнутости крон древостоя, а системы учетных площадей, проходящая по основным растительным группировкам ельника, позволяет наиболее полно оценить состав и структуру мезофауны биотопа в целом. При изучении видового состава водорослей использовали классические почвенно-альгологические методы: водные и чашечные культуры со стеклами обрастания (Голлербах, Штина, 1969). Для оценки химического состава почв использовался метод рентгенфлуоресцентного анализа (РФА).

Математический анализ данных проведен с помощью пакета программ Statistica 6.0. Для выявления статистически значимых различий в показателях использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Корреляции между показателями вычислены посредством коэффициента Спирмена.

Результаты

Несмотря на сокращение выбросов в атмосферу (с 1992 г. более чем в 5 раз), данные химического анализа подтвердили сохранение экстремально высоких концентраций основных загрязняющих веществ (Cu и Ni) во всех природных средах в окрестностях металлургического комбината. В частности, содержание меди и никеля в органогенном горизонте вблизи комбината по-прежнему отличалось от фоновых содержаний в 15 и 20 раз, соответственно. Показано, что более 80 % тяжелых металлов поглощается растениями из воздуха (Лянгузова, 2005), поэтому вполне очевидно, что сокращение атмосферных выпадений SO_2 и оксидов металлов явилось значимым фактором для начала восстановления отдельных элементов биоты даже при сохранении высоких содержаний поллютантов в почве.

Многолетние комплексные исследования 1981–2008 гг. позволили выделить вокруг комбината 2 основные зоны: импактную (до 15 км от источника) и буферную (15–30 км). После начала снижения объемов выбросов (с 1992 г.) на площадках ***буферной зоны*** (20 и 30 км от источника) общее число таксонов растительности наземного покрова возросло на 12 %. При этом в составе травяно-кустарничкового яруса наблюдалось максимальное увеличение видового разнообразия. Не очень значимое увеличение числа видов отмечено в моховом ярусе на учетных площадках данной зоны, однако обилие мохообразных возросло значительно, особенно на площадке 30 км за счет увеличения проективного покрытия (ПП) *Barbilophozia hatcheri* и частично *Pleurozium schreberi* с 10 до 40 %.

В составе лишайниковой синузии на 20 км при статистически незначимом сокращении числа видов отмечено четырехкратное увеличение ПП за счет бокальчатых форм (*Cladonia decorticata* и *C. sulphurina*) и кустистой (*Cetraria islandica*), опережающих развитие мохового покрова в ходе демутационных смен. Данные изменения характеризуют наличие восстановительной динамики в буферной зоне на средних этапах восстановительной стадии, сопровождающиеся, с одной стороны, усилением роли лишайников и, с другой, высокой экспансией печеночных мохообразных (виды рода *Barbilophozia)*, а также появлением видов зеленомошной группы.

По числу видов в альгосинузиях на расстоянии 20 км изменений не обнаружено. Число видов почвенных водорослей на 30 км, напротив, уменьшилось вдвое. Характерным для почвенных условий этой зоны явилось выпадение из сообщества **желто-зеленых** водорослей.

Различия между современными показателями численности, биомассы, таксономического состава мезофауны и данными 1980-х гг. на участках буферной зоны статистически незначимы. Оба периода показывают приблизительно одинаковое превышение показателей в буферной зоне над импактной: численности в 5 раз, биомассы в 10, таксономического разнообразия — в 3 раза при среднем уменьшения толщины обитаемого слоя в 2 раза.

В растительных сообществах ***импактной зоны*** (точки 5 и 10 км) число видов наземного покрова по сравнению с периодом 1980-х гг. возрастает вдвое. Характерным для импактной зоны является появление и усиление роли в составе напочвенного покрова представителей мохообразных и лишайников, главным образом за счет пионерных видов, в частности, лишайников накипных (*Trapelia involuta, T. granulosa*) и кустистых форм (*Stereocaulon condensatum, S. rivulorum*), формирующих проективное покрытие около 10 %. В составе мохового покрова отмечена *Pohlia nutans* с проективным покрытием до 15 % и единично *Polytrichum hyperboreum.* Общее число таксонов наземного яруса на площадках на расстоянии 5 км возросло на 57 %, в 10 км — 43 %.

На расстоянии 5 км в альгоценозе, исследованном в 1982 г., при повторном изучении в 2006 г. обнаружено увеличение числа видов с 7 до 12, т. е. на 42 %. Свои доминирующие позиции при сравнении с предшествующим периодом исследования на площадках в импактной зоне (10 км) и буферной (30 км) зонах сохранила лишь *Chlamydomonas gloeogama*, остальные доминирующие виды были полностью заменены. В буферной зоне существенным являлась смена доминирующих видов (*Chlamydomonas intermedia* на *Choricystis minor*). Характерно, что при одинаковом таксономическом разнообразии на 5 км и на контроле (12 таксонов), спектр доминирующих видов совершенно отличен. В импакте доминирование *Chlamydomonas gloeogama* сменилось доминированием *Pseudococcomysa simplex.*

В импакте в альгоценозе 1982 г. все найденные 7 видов относились к отделу **зеленых** водорослей. В 2006 г. обнаружены виды, относящиеся к отделу **желто-зеленых** водорослей. На их долю приходится 17 % от общего числа видов данного альгоценоза. Появление представителей **желто-зеленых** водорослей

в импактной зоне говорит о частичном улучшении экологической обстановки, и, напротив, исчезновение их из состава альгоценоза в буферной зон является признаком явного неблагополучия. Эти изменения, по которым можно идентифицировать переход альгоценоза в новое качество, являются достаточно значимыми. Следовательно, группировки почвенных водорослей 1982 и 2006 гг. являются совершенно разными.

Внутри импактной зоны по показателям обилия и разнообразия почвенных беспозвоночных животных различия между современными и данными 1980-х гг., как и для буферной зоны, являются статистически незначимы. Сообщество почвенных беспозвоночных животных находится здесь в стабильно угнетенном состоянии: полностью нарушена таксономическая и трофическая структура мезофауны — отсутствуют многие основные группы почвенного сообщества, в том числе черви, а в трофической структуре полностью доминируют хищники.

Заключение

В результате оценки основных показателей состояния ценокомплексов наземной растительности, почвенных водорослей и мезофауны северотаежных ельников Кольского Севера установлены закономерности формирования их состава и структуры в ходе восстановительной сукцессии в условиях многократного снижения атмосферных выбросов. При этом различные блоки системы реагировали на положительные изменения по-разному.

Процессы восстановления растительности в полной мере можно отнести к демутационным, напоминающим по многим чертам начальные этапы сингенеза постпирогенных сукцессий (Горшков и др., 2004). При этом разные группы растений в различных зонах дигрессии имели свои особенности восстановления с реализацией характерных экологических свойств и механизмов межпопуляционных взаимодействий. Особенности восстановительных процессов у разных групп растений можно объяснить различным характером связей с окружающей средой. Накопление высоких уровней токсических веществ в органогенных горизонтах почвы, где расположена корневая система сосудистых растений и обитают почвенные водоросли, не способствует их росту, в то время как организмы, получающие питание из воздуха (мохообразные и лишайники), позитивно отреагировали на снижение атмосферных выбросов увеличением разнообразия и обилия. Несмотря на то, что данные изменения носили прогрессивный характер, соответствующие общей направленности демутационных смен, современных состав и структура исследуемых серий — особенно импактной и буферной зон — по всем показателям продолжают демонстрировать существенные отличия от коренных ельников кустарничково-зеленомошных контрольных и фоновых условий.

В отношении альгоценозов, сформировавшихся в районе Мончегорского комбината, видовое разнообразие почвенных водорослей на всех исследованных площадках было низким и даже на контрольных площадках не превышало 12. Степень развития, выраженная в баллах обилия, также оказалась не очень высокой. При сравнении изменений состава и структуры альгоценозов, произошедших за период с 1981 по 2006 г., отмечена их полная перестройка. В импактной зоне она носила прогрессивный характер. Наблюдалось увеличение видового разнообразия почвенных водорослей, усложнение таксономической и экологической структуры альгоценозов. В буферной зоне, напротив, произошла дигрессия ранее сформировавшихся альгоценозов, связанная с упрощением таксономической и экологической структуры водорослевых сообществ.

В отличие от наземной растительности и альгосинузий почв, демонстрирующих начало восстановительных процессов, комплекс почвенной мезофауны не претерпел сколь-нибудь заметных изменений. Нами не отмечены сдвиги ни в таксономической, ни в трофической структурах населения мезофауны; неизменными остались группы и виды-доминанты, доля их участия в биомассе и численности. Характер дигрессионной тенденции по мере приближения к комбинату также остался прежним.

В целом состояние частично восстановленных сообществ в динамическом ряду сукцессионных смен в импактной и буферной зонах в результате снижения уровня выбросов по своему составу и структуре продолжает оставаться критичным. Высокое содержание полиметаллического загрязнения в органогенных почвенных горизонтах определяет сохранение токсичности среды. Из-за плохой выводимости соединения металлов, медленно удаляются в процессе выщелачивания, потребления растениями, эрозии и дефляции. Этим определяется частичная дигрессия альгоценозов в буферной зоне, где слой подстилки более выражен, чем в импактной зоне, и сохраняет высочайший уровень загрязнения. Основным лимитирующим фактором развития почвенной мезофауны в северотаежных лесах является наличие/отсутствие моховой дернины. Поэтому ситуация с восстановительной динамикой этой группы почвообитающих беспозвоночных сдвинется в положительную сторону, лишь вслед за существенными сдвигами в восстановительной динамике мохового покрова, его появлением и развитием.

Список литературы

Голлербах М. М., Штина Э. А. 1969. Почвенные водоросли. Л. 228 с. — *Горшков В. В., Ставрова Н. И., Тарасова В. Н.* 2004. Повреждение деревьев сосны обыкновенной и древесного яруса сосновых лесов Европейского Севера в результате пожаров // Лесоведение. № 5. С. 10–19. — *Евдокимова Г. А.* 1984. Влияние меди и никеля на биологические процессы в почве // Микробиологические и фитопатологические исследования на Кольском Севере. Апатиты. С. 5–23. — *Катаев Г. Д.* 2005. Оценка состояния сообщества млекопитающих северотаежных экосистем в окрест-

ностях предприятия по производству никеля // Экология. Т. 36. № 6. С. 460–465. — *Лянгузова И. В.* 2005. Тяжелые металлы в системе почва-растение: подвижность, поступление и распределении // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб. С. 175–189. — *Степанов А. М., Черненькова Т. В., Верещагина Т. Н., Безукладова Ю. О.* 1991. Оценка влияния техногенных выбросов на почвенных беспозвоночных и растительный покров // Журн. общ. экологии. Т. 52. № 5. С. 699–707. — *Танасевич А. В., Рыбалов Л. Б., Камаев И. О.* 2009. Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // Лесоведение. № 6. С. 63–72. — *Черненькова Т. В., Бутусов О. В., Сычев В. В., Конева Г. Г., Кабиров Р. Р., Степанов А. М., Куперман Р. Г., Катаев Г. Д.* 1995. Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова. СПб. 252 с. — *Gorshkov V. V.* 1993. The state of moss-lichen cover in polluted and unpolluted pine forests of the Kola peninsula // Aerial pollution in Kola Peninsula, St.-Petersburg-Apatity. P. 290–298. — *Kabirov R. R.* 1993. Changes of north forest algaesinusia under human impact in the Kola region // Aerial pollution in Cola peninsula. International workshop. Apatity. P. 268–271. — *Kozlov M., Zvereva E., Zverev V.* 2009. Impacts of Point Polluters on Terrestrial Biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas (Environmental Pollution). Springer Publ. 466 p.

ИЗМЕНЕНИЕ ОРГАНИЗАЦИИ ЛЕСНОГО ПОКРОВА МАКРОСКЛОНОВ К ОЗ. ИМАНДРА В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Т. В. Черненькова, Е. В. Басова, Е. А. Боровичев

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Москва, ул. Профсоюзная, 32/84. E-mail: chernenkova50@mail.ru

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина
184209, Мурманская обл., Апатиты, ул. Ферсмана 18 “А”. E-mail: borovichev@yandex.ru

Ключевые слова: *лесные сообщества, экологический градиент, градиент загрязнения, Мурманская обл., видовое разнообразие.*

В регионах интенсивного хозяйственного освоения дополнительным фактором, определяющим структуру и динамику растительного покрова, выступает антропогенное влияние. Эффект антропогенного прессинга проявляется в изменении организации лесных фитоценозов, он становится тем более значимым в регионах с экстремальными климатическими условиями, в т. ч. по которым проходят северные рубежи распространения леса.

Мурманская обл. является регионом, демонстрирующим глубокую техногенную трансформацию ландшафтов на фоне уникальной природной среды региона. Наглядный пример такой дуалистичности — горный массив Монче-тундра. На его территории расположен комбинат «Североникель» — один из главных источников загрязнения атмосферы Мурманской обл. и северной Европы в целом. Высокое содержание поллютантов в атмосфере района г. Мончегорска привело к изменению структуры биогеоценозов: разрушению древесного и мохово-лишайникового ярусов на обширных участках, прилегающих к комбинату, и полному исчезновению эпифитной растительности (Gorshkov, 1993; Лукина, Никонов, 1998; Chernenkova, Kuperman 1999; Баккал, Горшков, 2005; и др.). Практически вплотную к эпицентру воздействия комбината прилегает охранная зона резервата Юнеско — Лапландского заповедника. В то же время на противоположном конце Монче-тундры расположена уникальная территория (скалы в долине оз. Вайкис), незатронутая техногенным воздействием, характеризующаяся очень высокой концентрацией редких видов сосудистых растений, печеночников, лишайников и цианопрокариот, высоким общим видовым богатством и наличием местообитаний, находящихся под угрозой исчезновения в Европе (Боровичев и др., 2011). Несмотря на то, что степень изученности растительного покрова региона относительно высока (Разнообразие…, 2009), детальные исследования организации растительного покрова на совместно выраженных ландшафтном и техногенном градиентах в литературе отсутствуют.

Целью настоящего исследования является выявление особенностей организации северотаежных лесов Кольского Севера на высотном градиенте в различных условиях техногенного воздействия.

Материал и методы

Изучаемая территория находится в центральной части Мурманской обл. в пределах широт с 68°23′ с. ш. по 67°39′ с. ш. и долгот с 31°00′ по 33°68′ в.д. Основным объектом исследования являлась растительность лесного пояса на высоте от 150 до 450 м над ур. м., представленная северотаежными сообществами на северном пределе распространения. В пределах лесного пояса в горных ландшафтах выделялся высотный пояс, представленный на верхней границе распространения березовыми криволесьями с примесью сосны и ели, в средних и нижних частях — елово-сосновыми лесами, различающихся повышенной увлажненностью и относительным богатством почвенных условий местообитаний подошв склонов. Сравнивались лесные сообщества транзитных позиций при исключении интразональных типов сообществ, сформированных в аккумулятивных условиях (депрессиях, озерных котловинах и речных долинах) и на выходах скальных пород, представленных на всем протяжении профилей.

Пробные площади были заложены на ландшафтных профилях вдоль склонов главным образом восточной экспозиции горных массивов Чуна- и Монче-тундр в разных зонах техногенного воздействия. Импакт-

ная зона имела радиус распространения до 15 км в южном направлении от комбината; буферная зона — в пределах 15–40 км и фоновая зона — более 40 км от комбината. В качестве фоновых нами были выбраны растительные сообщества, располагающиеся приблизительно в 70 км к северо-западу, северо-востоку и востоку от комбината (в районе гор Кодратнятеке, Куруайвенч, а также в горном массиве Хибин — в долинах р. Кунийок и Белой), практически неподверженных влиянию выбросов комбината.

Геоботанические описания выполнялись на площадках 20х20 м по стандартной методике на ландшафтных профилях с полурегулярным шагом через 250 и 500 м. Средняя протяженность профилей — 3 км. Общее число описаний — 112. Учитывалось состояние и состав древесного и кустарникового яруса. Для каждого вида травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов фиксировалось проективное покрытие (%). Изменение параметров организации растительного покрова было выявлено средствами флористического анализа. Для разбивки описаний на группы и более точной интерпретации распределения сообществ по группам проведена ординация в абстрактных осях варьирования на основе анализа соответствий с удаленным трендом (DCA).

Названия видов печеночников приводятся в соответствии с последним списком печеночников России (Konstantinova et al., 2009), мхов по М. С. Игнатову с соавт. (2004), лишайников по Santesson et al. (2004), сосудистых растений по С. К. Черепанову (1995).

Результаты

В ненарушенных местообитаниях в верхних частях склонов горных массивов и их вершинв выше 350–400 м над ур. м. обычно представлена растительность редколесий, переходящая в горные тундры. Пессимальность условий местообитаний сказывается в уменьшении высоты деревьев, которая не превышает 8–10 м. Из-за редкостойности и низкой сомкнутости древостоя из ели (*Picea obovata*), сосны (*Pinus sylvestris*) и березы (*Betula subarctica*), имеющей искривленную форму ствола, растительные сообщества, формирующие верхнюю границу леса, называют криволесьями. Мы рассматриваем их как часть таежной зоны, характеризующуюся чередованием тундровых и лесных сообществ. Относительная сухость и бедность элементами питания определяет преобладание сообществ с высоким участием лишайников в составе напочвенного покрова. Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса в редколесьях ненарушенных местообитаний — 25 %, доминируют *Vaccinium myrtillus, Betula nana,* отмечается высокое постоянство *Avenella flexuosa, Phyllodoce caerulea, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium uliginosum*. Здесь было выявлено всего 11 видов мохообразных, наиболее характерным является *Hylocomium splendens*. Среди лишайников доминируют *Cladonia stellaris* и *Flavocetraria nivalis*. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет около 40–45 %.

Среднюю часть склонов занимают северотаежные лесные сообщества. Среди наиболее распространенных выделяют зеленомошно-кустарничковый тип еловых лесов с примесью сосны и березы, в пределах которого производилось сравнение. Данные сообщества отличаются сравнительно однородной структурой. ОПП травяно-кустарничкового яруса в фоновой зоне в среднем составляет 60 %. Доминантами являются *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Empetrum hermaphroditum*. Константными видами для данных сообществ являются *Linnaea borealis, Avenella flexuosa*, *Melampyrum sylvaticum, Solidago virgaurea, Trientalis europaea, Vaccinium uliginosum, Chamaenerion angustifolium, Chamaepericlymenum suecicum.* Моховой покров сплошной, (ОПП 90–100 %), доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, с участием видов рода *Dicranum.* С высоким постоянством встречается *Ptilidium ciliare*. Видовое богатство исследуемых ельников представлено 40 видами мохообразных, при этом число их видов варьировало от 5 до 21. Лишайники встречались постоянными вкраплениями в моховой покров, местами формируя отдельно выраженные лишайниковые синузии из *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *C. mitis*, *Cladonia deformis* и др. На деревьях обильны эпифитные лишайники (виды родов *Bryoria*, *Alectoria*, *Hypogymnia*, *Usnea*, *Parmeliopsis*).

В буферной зоне в средних частях склонов ельники кустарничково-зеленомошные представлены дигрессионой серией сосновых, еловых и березовых лесов с наиболее распространенными кустарничковыми, лишайниковыми кустарничково-луговиковыми, кустарничково-лишайниковые и кустарничково-зеленомошно-лишайниковыми сообществами (на внешней границе буферной зоны). ОПП видов травяно-кустарничкового яруса в среднем составляет чуть меньше 70 %. Доминируют *Vaccinium myrtillus, Empetrum hermaphroditum*, иногда — *Vaccinium vitis-idaea*, отмечено высокое постоянство *Avenella flexuosa, Chamaepericlymenum suecicum*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium uliginosum*. Всего в ельниках этой зоны выявлено 64 вида мохообразных. Постоянство присуще лишь некоторым видам, характерным для лесных ценозов северных широт — *Barbilophozia lycopodioides, Pohlia nutans, Ptilidium ciliare*, *Pleurozium schreberi.* Остальные мохообразные или вкраплены в почти сплошной покров доминантов или произрастают в специфических условиях — на скоплениях мелкозема (*Calypogeia integristipula*, *Polytrichum piliferum*), в сырых заболоченных понижениях (*Sphagnum fallax, S. lindbergii, S. russowii*). Покрытие лишайников небольшое, в среднем около 18 %. Постоянно встречаются такие виды, как *Cetraria islandica, Cladonia arbuscula, C. sulphurina, C. crispata*.

Граница березовых редколесий здесь располагается ниже по сравнению с ее местоположением в ненарушенных местообитаниях — около 300 м над ур. м. В составе древесного яруса принимют участие ель

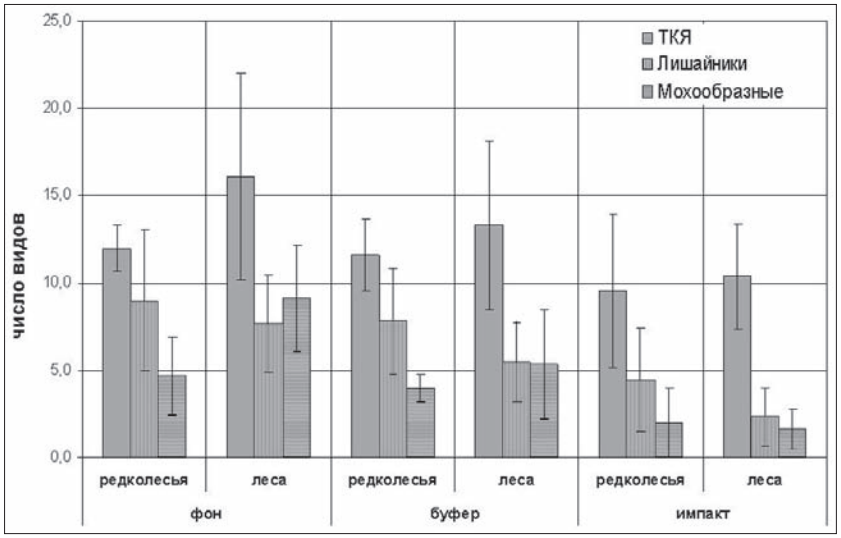


Рис. Изменение видовой насыщенности напочвенного покрова сообществ лесов и редколесий по градиенту загрязнения (20×20 м).

и сосна. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium myrtillu* и *Avenella flexuosa,* с высоким постоянством встречаются *Vaccinium vitis-idaea, Chamaepericlymenum suecicum*, общее покрытие трав и кустарничков в среднем составляет 50 %. В редколесьях зафиксировано 17 видов мохообразных. Чрезвычайно разнообразен их состав. Характерными видами являются *Pohlia nutans, Pogonatum dentatum* и *Polytrichum juniperinum*. Проективное покрытие мохообразных в среднем составляет 30 %, лишайников — около 55 %. Среди лишайников доминируют *Trapeliopsis granulosa, Cetraria islandica, Cladonia deformis*, постоянно присутствует *Flavocetraria nivalis*

Примечателен тот факт, что буферная зона оказалась богаче по совокупному видовому составу, чем фоновая территория. Это объясняется особенностями организации растительного покрова данной зоны, отличающейся увеличением в целом типологического и таксономического разнообразия из-за представленности сообществ с разным сукцессионным статусом, сформированных в условиях действия двух разнонаправленных процессов — дигрессионной и восстановительной динамики.

На территории сильно трансформированных лесных экосистем (импактная зона) на плоских и пологих поверхностях террас на высоте 150–200 м над ур. м. наибольшее распространение имеют техногенные пустоши, сочетания сообществ из березняков с ивой кустарничково-луговиковых и полумертвопокровных кустарничково-разнотравных и кустарничково-луговиковых сообществ, переходящих с высоты 200–250 м в стланиковое редколесье и гольцы. Для данной территорий характерно многократное превышение содержания соединений тяжелых металлов в окружающей среде (Черненькова и др., 2009), существенное обеднение почвы элементами питания, полное нарушение по составу и структуре органогенного горизонта, сопровождающееся интенсивными процессами смыва и выветривания его с поверхности почвы, местами — полное удаление всего почвенного покрова. Хотя, Л. И. Боброва и М. Х. Качурин (1936), выполнившие первое описание растительности Монче-тундры в доиндустриальный период, отмечают, что в средней части Монче-тундры были распространены северо-таежные лесные сообщества с разнообразным напочвенным покровом.

Травяно-кустарничковый ярус представленных в пределах распространения лесного пояса сообществ фрагментарен (ОПП — 35 %). Чаще других здесь встречаются *Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitis-idaea, Ledum palustre, Empetrum hermaphroditum, Diphasiastrum complanatum, Chamaepericlymenum suecicum, Avenella flexuosa*; доминанты, как правило, не выделяются. Лишайники и мохообразные встречаются спорадически и представлены видами, поселяющимися на минерализованной поверхности почвы и характерными для инициальных сукцессий. ОПП мохообразных– 15 %. Наиболее характерны здесь — *Polytrichum piliferum* и *Pohlia nutans.* Покрытие лишайников (главным образом накипные формы) — не больше 6 %.

В поясе березовых криволесий проективное покрытие трав и кустарничков составляет 25 %. Встречаются *Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Betula nana, Carex bigelowii, Empetrum hermaphroditum, Juncus trifidus, Ledum palustre, Phyllodoce caerulea.* Покрытие лишайников 11 %. Из лишайников отмечены в основном *Trapeliopsis granulosa* и виды рода *Stereocaulon,* реже — *Cetraria islandica*. Мохообразные имеют меньшее обилие, чем в нижних частях склона, и составляют 10 %. В настоящее время в поясе березовых криволесий нами зарегистрированы 8 видов мохообразных, устойчивых к промышленному загрязнению, всего на двух пробных площадях. Это широко распространенные в Мурманской обл. виды печеночников (*Blepharostoma trichophyllum, Cephalozia bicuspidata*) и мхов (*Andreaea rupestris, Pogonatum dentatum, Pohlia nutans*), и виды наиболее активные в тундровом поясе гор — печеночники (*Sphenolobus minutus, Ptilidium ciliare*) и мхи (*Oligotrichum hercynicum*).

В целом при достаточно высоком видовом богатстве описанных сообществ на склонах, видовая насыщенность на пробных площадях была сравнительно невелика даже в ненарушенных сообществах. Как видно из рисунка, среднее число видов растений нижних ярусов, обнаруженных в пределах пробной площади в лесах и криволесьях, изменялось как по высоте, так и по градиенту загрязнения. В поясе редколесий травы и кустарнички численно преобладали над лишайниками и мохообразными, в импактной зоне

эта разница увеличивалась. Небольшое численное преобладание видового разнообразия мохообразных над лишайниками, характерное для ненарушенных сообществ, исчезает в буферной и импактной зонах. Число видов всех ярусов уменьшается по мере приближения к источнику выбросов как в лесах, так и в редколесьях.

Глубокая трансформация природной среды в окрестностях комбината при наличии естественных особенностей в организации сообществ на экологическом градиенте определили различия в эколого-ценотической структуре исследуемых сообществ. В результате анализа флористического состава описаний методом ординации DCA с последующей экологической интерпретацией осей были установлены ведущие факторы дифференциации, среди которых фактор загрязнения обуславливал как флористические различия, так и соотношение видов в различных ЭЦГ сообществ в разных зонах нарушенности.

Трансформация растительного покрова в результате аэротехногенного загрязнения проявилась в изменении состава и структуры сообществ лесного пояса не только по градиенту загрязнения, но и по градиенту высоты. При оценке распространения лесного пояса на экологическом градиенте в разных зонах загрязнения отмечено смещение его границы вниз по склону. Так, в ненарушенных местообитаниях редколесья располагались в среднем на высоте 413 м над ур. м., в буферной зоне — 380, а в импакте — 311, лесные сообщества, соответственно, — на высоте 265, 255 и 234 м над ур. м. Таким образом, по мере приближения к комбинату зоны горных тундр и березовых редколесий располагались ниже характерного для данного региона уровня на 100–200 м. Соответственно, полоса лесной растительности была сужена и смещалась к ее нижней границе, где преобладали заболоченные участки леса, что позволяет говорить о «техногенной инверсии» высотной поясности на ближней к комбинату территории.

Заключение

В результате исследований особенностей организации северотаежных лесов на восточном макросклоне оз. Имандра были выявлены основные закономерности изменения их состава и структуры в различных условиях техногенного воздействия. Отмечена тенденция сокращения видового разнообразия в зоне лесов и редколесий, причем в лесных сообществах изменения заметны более отчетливо по трансформации, главным образом, мохово-лишайникового яруса. При этом дигрессионная динамика видового состава мохообразных и лишайников при промышленном стрессе зависела не только от концентрации поллютантов в окружающей среде, но и от фитоценотических характеристик и положения в элементарном ландшафте, которые во многом определили микроклиматические характеристики, а значит распространение организмов на изученных территориях.

Авторы благодарны И. С. Жданову и Л. Г. Бязрову за определение видов лишайников, мхов — Е. А. Игнатовой, сосудистых растений — М. Н. Кожину, за помощь в определении химического состава проб — Л. Г. Исаевой и М. С. Малининой, а также всем участникам полевых работах — Е. В. Тихоновой, И. Степанову, Е. В. Новинской, И. П. Котлову и многим другим.

Список литературы

Баккал И. Ю., Горшков В. В. 2005. Состояние травяно-кустарничкового яруса сухих сосновых лесов Кольского полуострова в условиях атмосферного загрязнения // Проблемы экологии растительных сообществ. СПб. С. 90–105. — *Боброва Л. И., Качурин М. Х.* 1936. Очерк растительности Монче-тундры // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольская. Вып. 2. М.; Л. С. 95–121. — *Боровичев Е. А., Костина В. А., Шалыгин С. С.* 2011. Некоторые ключевые ботанические территории Лапландского заповедника (Мурманская область) // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биогеография. Вып. 10. Петрозаводск. — *Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Пронькина Г. А.* 2004. Мхи заповедников России // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М. С. 280–361. — *Лукина Н. В., Никонов В. В.* 1998. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты. 316 с. — *Разнообразие* растений, лишайников и цианопрокариот Мурманской области: итоги изучения и перспективы охраны. 2009. / Под. ред. Константиновой Н. А. СПб. 119 с. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с. — *Черненькова Т. В., Басова Е. В., Бочкарев Ю. Н., Пузаченко М. Ю.* 2009. Оценка биоразнообразия лесов в зоне влияния горно-металлургического комбината «Североникель» // Лесоведение. № 6. С. 38–45. — *Chernenkova T. V., Kuperman R. G.* 1999. Changes in the spruce forest communities along. a heavy metal deposition gradient on Kola peninsula // Water, Air and Soil Pollution. 111. P. 187–200. — *Gorshkov V. V.* 1993. The state of moss-lichen cover in polluted and unpolluted pine forests of the Kola peninsula // Aerial pollution in Kola Peninsula, St.-Petersburg-Apatity, P. 290–298. — *Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andreeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S.* 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // Arctoa. Vol. 18. P. 1–63. — *Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T. Vitikainen O.* 2004. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennosandia. Uppsala, 359 p.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДИНАМИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ КОМПОНЕНТОВ БАЛАНСА УГЛЕРОДА ЛЕСНОГО МАССИВА ПРИ ОСВОЕНИИ ЕГО В РУБКУ

О. Г. Чертов[1], А. В. Грязькин[2], А. П. Смирнов[2], Н. В. Ковалев[2]

[1] Бингенский Политехнический университет
55411, Германия, Бинген, Берлинстрассе, 109. E-mail: chertov@fh-bingen.de
[2] Санкт-Петербургская лесотехническая академия
194223, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5. E-mail: lesovod@bk.ru

Ключевые слова: *слабонарушенные леса, модель EFIMOD, потери углерода при освоении лесов.*

В лесном секторе Российской Федерации возлагаются большие надежды на освоение огромных территорий резервных лесов на востоке европейской части страны и в Сибири. Известно, что при вовлечении нетронутых лесов в хозяйственный оборот происходит значительная трансформация возрастной структуры лесов, но в какой степени изменяется «экологический портрет» лесов, в частности, параметры круговорота углерода в лесных экосистемах и ландшафтах, было известно мало. В этом отношении динамическое моделирование лесных экосистем может дать определенную информацию о трендах и интенсивности изменения экологической обстановки в лесных массивах.

До сих пор динамические модели лесных экосистем применялись в основном для освоенных интенсивно эксплуатируемых лесов при разных режимах лесопользования (Чумаченко и др. 2001; Моделирование..., 2007; Shanin et al., 2011; и др.). В Лисинском лесничестве имеется лесной массив научного значения, в котором длительное время ведется очень ограниченное лесопользование. Его площадь 1134 га, 67 % территории составляют спелые и перестойные леса, в которых половина древостоев старше 120 лет. Для этого лесного массива было сделано два 100-летних сценария прогонов модели EFIMOD по ранее описанной методике (Моделирование..., 2007):

а) естественное развитие леса без катастрофических нарушений и

б) нормативный сплошнолесосечный режим с 4-мя рубками ухода и сплошной рубкой в 100–120 лет в хвойных и 60–80 лет в лиственных насаждениях.

Рубки имитировались каждые 10 лет с соблюдением расчетной лесосеки и успешным возобновлением хвойных и лиственных пород. В среднем за 100-летний период «вырубалось» 3.8 м3 древесины/га в год.

При рассмотрении генерализованных результатов имитации обращает на себя внимание различие динамических трендов при естественном развитии и вовлечении лесов в рубки (рис. 1). Если при естественном развитии продолжается аккумуляция углерода в древостоях, то при рубках происходит снижение общей биомассы лесного массива. В итоге средние величины углерода биомассы деревьев на всей территории в конце имитации составляют при естественном развитии 163 т/га, а при рубках 39 т/га.

В почвах при естественном развитии отмечается заметное возрастание массы органического вещества почв (ОрВП) до достижения равновесного состояния. Напротив, при вовлечении лесов в рубки прослеживается некоторое снижение пулов ОрВП к концу 100-летней имитации.

На рис. 2 видны существенные различия статей баланса углерода в обоих сценариях. Нетто биологическая продуктивность (НБП) и дыхание почвы (эмиссия углекислоты) снижаются в среднем на всей территории при рубках. При этом при рубках происходит изъятие из лесных экосистем заметного количества углерода с заготовленной древесиной и сжиганием порубочных остатков. Это приводит к существенному различию баланса углерода всей территории при естественном развитии и рубках. В режиме заповедания на территории наблюдается существенное депонирование углерода в размере 0.73 т С /га в год, тогда как при освоении лесов в рубки идут потери углерода в количестве 0.83 т С /га в год.

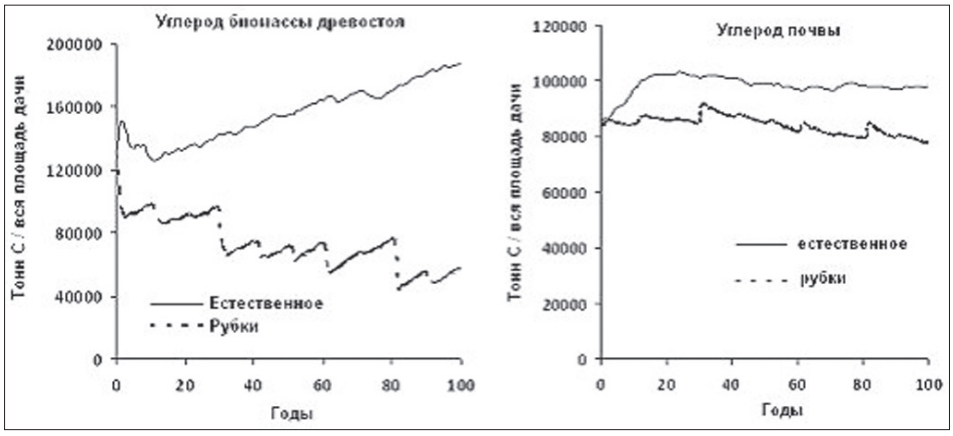


Рис. 1. Динамика углерода биомассы древостоев и органического вещества почвы (ОрВП) Гришкинской дачи Лисинского лесничества в сценариях естественного развития и сплошнолесосечного хозяйства.

По оси абсцисс – годичные шаги имитации, по оси ординат – суммарные пулы углерода в биомассе древостоя и в почве на всю территорию Гришкинской дачи.

Такая картина изменения лесной территории и баланса углерода при освоении лесов легко предсказуема. Также ясно, что в итоге пулы и баланс углерода при руб-

ках придут к своему равновесному состоянию, как это происходит в длительно освоенных «хозяйственных» лесах, но уже на более низком уровне.

Леса Гришкинской дачи еще не достигли состояния «нетронутых, девственных» лесов, в которых две трети территории представлены абсолютно-разновозрастными лесами, а остальная часть – это стадии восстановительной сукцессии после естественных нарушений. В Гришкинской даче условно-разновозрастные леса со временем после последней рубки более 120 лет составляют около 30 %. Тем не менее, данные имитации 100-летнего «освоения» этих лесов демонстрируют выразительную картину существенных потерь углерода из лесных экосистем. Становится понятным, что «освоение» лесов огромных территорий востока страны приведет к неблагоприятным последствиям с точки зрения глобального баланса углерода и изменения климата. Россия из углерод-депонирующей державы может перейти в одну категорию с Канадой, леса которой из-за сильных верховых пожаров имеют отрицательный баланс углерода с эмиссией его в атмосферу. Правда, значительная часть сибирских лесов представлена низкопродуктивными послепожарными древостоями, освоение которых не должно привести к существенному нарушению баланса углерода в лесных экосистемах.

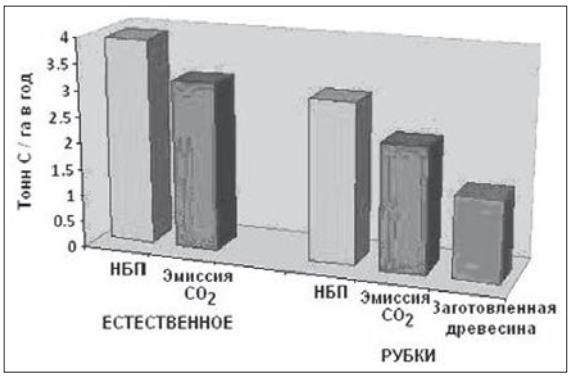


Рис. 2. Компоненты баланса углерода в лесных экосистемах Гришкинской дачи, средние значения на всю территорию за 100-летний период.

По оси абсцисс – компоненты баланса углерода: «НБП» – поступление углерода нетто биологической продуктивности, «Эмиссия CO_2» – потери углерода при минерализации органического вещества почв (дыхание почвы), «Заготовленная древесина» – изъятие углерода с заготовленной древесиной и сжиганием порубочных остатков. По оси ординат – средние годичные величины потоков углерода.

Список литературы

Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Отв. ред. В. Н. Кудеяров. 2007. М. 380 с. — *Чумаченко С. И., Паленова М. М., Коротков В. Н.* 2001. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства: Модель динамики лесных насаждений FORRUS-S // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Науч. тр. МГУЛ. Вып. 314. М. С. 128–146. — *Shanin V. N. Komarov A. S., Mikhailov A. V., Bykhovets S. S.* 2011. Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes // Ecological Modelling. Vol. 222. Accepted. Citation: doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.11.009.

НЕКОТОРЫЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ И ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕСТ ПРОИЗРАСТАНИЯ *PICEA OBOVATA* VAR. *ALTAICA* (TEPL.) KOM. НА ПРИМЕРЕ ХАМАР-ДАБАНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ В ЮЖНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ

С. И. Шаманова[1], С. Б. Кузьмин[2], С. Г. Казановский[1], А. С. Плешанов[1]

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132. E-mail: patologi@sifibr.irk.ru

[2] Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1. E-mail: kuzmin@irigs.ir.ru

Ключевые слова: *Picea obovata* var. *altaica, хребет Хамар-Дабан.*

Знание особенностей природных ареалов и условий мест произрастания отдельных видов и популяций растений необходимо для понимания закономерностей их современного распространения, факторов среды обитания, определяющих биоценотический статус, оценки вероятности инвазий в те или иные регионы и возможности интродукции. Голубая или сизая разновидность окраски хвои у ели сибирской встречается повсеместно в южных горных и предгорных районах Сибири и Дальнего Востока. Такие деревья произрастают обычно небольшими группами в массивах ельников с обычной зеленой окраской хвои. В отдельных регионах несколько таких пространственно сплоченных групп образуют популяции. В настоящее время *Picea obovata* var. *altaica* (Tepl.) Kom. занесена в Красные книги Читинской области (ныне Забайкальский край) и Республики Бурятия в связи с ее крайне редким распространением, отсутствием широких ареалов и высокими эстетическими и декоративными качествами.

Впервые ель сибирская с сизой окраской хвои для районов Сибири была описана на Алтае еще в 1868 г. как *P. excelsa* var. *altaica* Tepl., а впоследствии в начале и первой половине XX в. и на Алтае и в Туве как *P. obovata* var. *altaica* (Tepl.) Kom. (Комаров, 1934). В горах юга Восточной Сибири голубая разновидность ели была описана Л. И. Малышевым в 1950-х гг. в Восточном Саяне в долине р. Шумак как *P.*

obovata var. *coerulea* Malysch. (Малышев, 1960). В настоящее время *P. obovata* var. *coerulea* рассматривается как синоним *P. obovata* var. *altaica* (Tepl.) Kom (Малышев, 2005).

Опираясь на проведенные нами исследования в 1990-х гг. и 2000-х гг., мы также склонны предполагать полную идентичность этих таксонов и считать *P. obovata* var. *coerulea* более поздним (по времени обнаружения) синонимом *P. obovata* var. *altaica*, основываясь на полном сходстве морфологических признаков и анализе распространения обеих разновидностей. Тем не менее, остается открытым вопрос о происхождении *P. obovata* var. *altaica*. Есть гипотеза Л. Н. Тюлиной (Малышев, 1960) о происхождении этой разновидности в результате гибридизации *P. obovata* и *P. ajanensis* (Lindl. et Cord.) Fisch. ex Carr. Но в горах юга Восточной Сибири последний вид отсутствует. Значит, либо ареал *P. ajanensis* был гораздо шире современного, либо на запад распространился уже гибридный таксон (Верхозина, Казановский, 2001). Возможным недостатком данной гипотезы является тот факт, что хвоя у *P. ajanensis* плоская и имеет сизый восковой налет только снизу, в то время как у *P. obovata* var. *altaica* хвоя имеет четырехгранную ромбическую форму и голубая со всех сторон, в том числе и на поперечном срезе. Также на основе недавних исследований О. Н. Потемкин (2009) утверждает, что говорить о массовых гибридогенных процессах между *P. obovata* и *P. ajanensis* в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке не имеет смысла, поскольку фенотипические данные, подтверждающие это, в настоящий момент отсутствуют. Хотя автор полностью не исключает этих процессов, особенно на территориях, где *P. obovata* и *P. ajanensis* произрастают совместно. Это отчасти подтверждает наши предположения, во-первых, о более широком распространении ареала *P. ajanensis* (вероятно, в позднеледниковье и раннем голоцене — около 12 000–9 000 лет назад), во-вторых, о распространении гибридного таксона *P. obovata* var. *altaica* с Дальнего Востока в южносибирские горные ландшафты в период суббореальной стадии голоцена — 4 500–2 500 лет назад.

Важным также представляется вопрос о генетической обособленности *P. obovata* var. *altaica* от типовой разновидности *P. obovata* Ledeb. Этот вопрос необходимо рассматривать на фоне эволюционного развития еловых насаждений в ландшафтах юга Восточной Сибири и Прибайкалья в позднеледниковье и голоцене, поскольку классификацию и определение видов елей затрудняет широкое распространение интрогрессивной гибридизации (Размахнина и др., 2001). Так, известно, что экземпляры *P. obovata* var. *altaica* из разных популяций отличаются друг от друга по отдельным морфологическим признакам (интенсивность окраски хвои, угол расположения хвои на побеге и др.), причем при интродукции в сходные условия одни из них сохраняют голубую окраску, а другие теряют. А генетический анализ растений ели с голубой и зеленой хвоей (из 32 проб, взятых на северном макросклоне и северных и южных предгорьях Хамар-Дабана) показал, что генетические различия между выборками незначительны и составляют всего 2 %. Однако оценка генетического расстояния демонстрирует межпопуляционные различия между типовой и голубой разновидностями *P. obovata*. Достоверные различия определены и по нескольким локусам (*Idh-1, Idh-2, Lap-2, Pgi-2, Pgm-1*) в специфических аллелях этих разновидностей.

Если ботанические и морфологические характеристики *P. obovata* var. *altaica* так или иначе описаны в имеющейся в нашем распоряжении литературе, то географическим условиям ее произрастания практически уделено очень мало внимания. Поэтому нашей главной задачей стал геоморфологический и геоботанический анализ мест произрастания *P. obovata* var. *altaica* на примере ее хамар-дабанской популяции в Южном Прибайкалье.

На юге Восточной Сибири описаны 5 популяций *P. obovata* var. *altaica*: саянская, хамар-дабанская, сохондинская, чарская и верхнеамурская (Шаманова, Семенова, 2004). Наиболее детально изучены две первых популяции. Причем в саянской популяции обнаружены только молодые деревья, приблизительно до 6 м высотой. В хамар-дабанской же популяции представлены разновозрастные группы: от молодых до спелых насаждений. Поэтому мы и остановились именно на этой популяции. Был выбран небольшой участок произрастания *P. obovata* var. *altaica* в долине р. Большой Мамай и нижнем течении р. Выдриная. Эти фрагменты территориально очень сближены, представлены на разных высотных уровнях ландшафтов, что позволило нам расположить их на гипотетическом геоморфологическом профиле от среднегорья до предгорных равнин. Изученный эталонный участок располагается на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан, в районе поселков Мамай и Речка Выдрино, в долине р. Большой Мамай от верховий до выхода из гор и нижнем течении р. Выдриная в 2.0–2.5 км от ее впадения в оз. Байкал. Проведены детальные исследования в 7 точках наблюдения (ТН), 4 из которых располагаются в долине р. Большой Мамай и 3 — в нижнем течении р. Выдриная. Во всех ТН проведены стандартные геоботанические описания *P. obovata* var. *altaica*, а также предприняты географические и геоморфологические исследования мест ее произрастания.

Анализ наших описаний в ТН и данных таблицы показывает, что приведенные морфологические показатели *P. obovata* var. *altaica* (высота деревьев и толщина стволов) имеют отчетливую связь с некоторыми геоботаническими характеристиками (тип леса, кустарниковый ярус и его видовая характеристика), с особенностями микрорельефа и обломочного субстрата в местах произрастания деревьев, с высотной поясностью ландшафтов, с абсолютными высотами, с макрорельефом и его морфологией, а также с видами и особенностями протекания геоморфологических процессов (табл.).

В геоботаническом аспекте важным представляется сравнительный географический и геоморфологический анализ мест произрастания *P. obovata* var. *altaica* и некоторых ее геоботанических характеристик

на эталонном участке «Мамай — Выдриная». В отношении геоботанических показателей отметим, что в ТН 2, где *P. obovata* var. *altaica* наименее развита, она произрастает в елово-пихтовом лесу с хорошо развитым кустарниковым ярусом из кедрового стланика высотой до 2 м и малины обыкновенной, которые, вероятно, и тормозят развитие ее всходов и рост молодняка. Выше по долине р. Большой Мамай в ТН 1 небольшие группы и единичные экземпляры *P. obovata* var. *altaica* распространены в разреженном елово-пихтовом лесу.

Таблица

Сравнительная характеристика рельефа мест произрастания, морфологических и геоботанических показателей *Picea obovata* var. *altaica* на эталонном участке «Мамай – Выдриная»

Номер ТН	Высотный пояс ландшафта или ярус рельефа	Абс. высоты ТН, м	Морфология рельефа	Геоморфологические процессы	Морфологические характеристики древостоя		Тип леса
					Высота деревьев, м	Толщина стволов, см	
1	Подгольцовый	890	Верхнее течение р. Большой Мамай. Рельеф среднегорный. Макс. абс. высоты — 1300–1400 м. Чередование гольцовых крутых склонов и залесенных долин мелких притоков.	Линейная эрозия, крип — на склонах, десерпция — на водоразделах. Морозобойное растрескивание в нивальных нишах.	12–15	16–18	Елово-пихтовый дриоптерисово-черничный
2	Предгольцовых склонов	780	Среднее течение р. Большой Мамай. Рельеф среднегорный. Макс. абс. высоты — 1000–1100 м. Склоны средней крутизны, плоские долины и водоразделы.	Линейная эрозия, делювиальное смещение материала на обнаженных участках склонов, десерпция и режеляция на водоразделах.	1.5–6	6–7	Елово-пихтовый с кедровым стлаником баданово-зеленомошный
3	Склоновый	760	Среднее течение р. Большой Мамай. Рельеф низкогорный. Макс. абс. высоты — 900–1000 м. Склоны средней крутизны, плоские долины и водоразделы.	Линейная эрозия, делювиальное смещение материала на обнаженных участках склонов, десерпция на водоразделах.	12–15	20–25	Елово-пихтовый с кедром орляково-баданово-зеленомошный
4	Предгорный	600	Нижнее течение р. Большой Мамай. Рельеф низкогорный. Макс. абс. высоты — 700–800 м. Пологие склоны, плоская долина с выходом на предгорную равнину.	Линейная и плоскостная эрозия, крип и десерпция на склонах, заболачивание и аккумуляция рыхлого материала в долине.	25–28	25–33	Кедрово-елово-пихтовый с березой черничнозеленомошный
5	Террасово-долинный	490	Нижнее течение р. Выдриная. Рельеф равнинный. Макс. абс. высоты — 490–500 м. Плоская надпойменная терраса р. Выдриная. Бугристо-западинный микрорельеф.	Заболачивание, морозное полигональное пучение грунтов — зимой, суффозия и просадки грунта — летом, термоэрозия.	12–15	15–18	Елово-березовый с кедром брусничный
6		480			15–18	15–18	Кедрово-березово-еловый с пихтой кустарниково-зеленомошный
7	Пойменно-долинный	460	Нижнее течение р. Выдриная. Рельеф плоский. Макс. абс. высоты — 460 м. Высокая пойма р. Выдриная. Бугристо-западинный микрорельеф.	Заболачивание, линейная и боковая эрозия, режеляция, термоэрозия, пучение грунтов.	18–20	20–23	Тополево-елово-березовый вейниковый

Ниже по долине р. Большой Мамай *P. obovata* var. *altaica* произрастает небольшими группами и отдельными деревьями в елово-пихтовом лесу с кедром (ТН 3) и значительными по площади группами в кедрово-елово-пихтовом лесу с примесью березы (ТН 4). В нижнем течении р. Выдриной *P. obovata* var. *altaica* встречается мелкими группами в елово-березовом лесу с примесью кедра (ТН 5) и кедрово-березово-еловом лесу с примесью пихты (ТН 6), а также в виде более крупных групп в тополево-елово-березовом лесу (ТН 7).

Кустарниковый ярус хорошо развит только на ТН 2 и представлен кедровым стлаником, единично малиной обыкновенной. На ТН 1 и ТН 3 кустарниковый ярус слабо развит: ТН 1 –рябина сибирская, бузина сибирская, малина сахалинская, жимолость Палласа; ТН 3 — рябина сибирская, жимолость Палласа. На ТН 4 и ТН 7 кустарниковый ярус умеренно развит: ТН 4 — пихта сибирская стланиковой формы высотой до 0.8 м, единично рябина сибирская; ТН 7 — черемуха и таволга иволистая, единично рябина сибирская, жимолость Палласа, шиповник иглистый, боярышник кроваво-красный. На ТН 5 и ТН 6 кустарниковый ярус не выражен — единично рябина сибирская 1–3 м высотой.

В отношении микрорельефа и обломочного субстрата, на котором произрастает *P. obovata* var. *altaica*, следует сказать, что в ТН 2 это волнистый микрорельеф со среднеобломочным коллювиальным и

мелко- и среднеобломочным делювиальным материалом. Для ТН 1 характерен волнистый рельеф с грубообломочным коллювиальным материалом; для ТН 3 — крупнобугристый микрорельеф с мелко- и среднеобломочным делювиальным материалом и выступающими над ним крупными глыбами; для ТН 4 — среднебугристо-западинный микрорельеф с мелкообломочным делювиальным материалом; для ТН 5 — мелкобугристо-западинный микрорельеф с гравийно-песчаным аллювием; для ТН 6 — мелкобугристо-западинный микрорельеф с песчано-гравийным аллювием; для ТН 7 — плоский кочкарный микрорельеф с супесчано-алевритовым аллювием.

В отношении высотных поясов ландшафта или ярусов рельефа, абсолютных гипсометрических высот, макрорельефа и его морфологии, а также видов и особенностей протекания геоморфологических процессов (см. табл.) следует сказать, что наименее развит *P. obovata* var. *altaica* в ярусе предгольцовых склонов в окружении среднегорного рельефа, на хорошо сдренированных местоположениях с развитием в грунтах очагов сезонной мерзлоты, где он представлен только подростом (ТН 2). Выше в подгольцовом ярусе среднегорного рельефа высота деревьев и толщина стволов возрастают и появляются группы молодняков, по всей видимости, в результате периодического застаивания талых вод (ТН 1). Также молодняки голубой ели появляются в склоновом ярусе в условиях низкогорного рельефа и периодического застаивания талых и текучих вод в долине р. Большой Мамай (ТН 3). Приспевающие и спелые насаждения *P. obovata* var. *altaica* появляются в предгорном ярусе рельефа в условиях низкогорья с развитием процессов частичного заболачивания и аккумуляции, где морфологические показатели деревьев максимальны для всего исследуемого района (ТН 4). Изучение *P. obovata* var. *altaica* в равнинных условиях (долина р. Выдриной) показало, что на участках плоских террас с мелкобугристо-западинным рельефом, частичным заболачиванием, суффозией и просадкой грунтов морфологические показатели деревьев *P. obovata* var. *altaica* вновь снижаются, и здесь практически развиты только молодняки (ТН 5 и ТН 6). С выходом в пойму долины р. Выдриной с процессами частичного заболачивания, режеляции и пучения грунтов и их промывным режимом насаждения *P. obovata* var. *altaica* переходят в разряд приспевающих, и морфологические параметры деревьев возрастают за счет промывного режима грунтовых вод и процессов термоэрозии, создающими благоприятные грунтовые условия для роста деревьев (ТН 7).

Таким образом, наши исследования на эталонном участке «Мамай — Выдриная» распространения *P. obovata* var. *altaica* в хамар-дабанской популяции этого таксона показали достоверную и устойчивую связь морфологических характеристик деревьев с ведущими геоботаническими и геоморфологическими показателями мест произрастания. Среди геоботанических показателей существенными оказываются характеристики типа леса, вмещающего отдельные группы насаждений *P. obovata* var. *altaica*, а также особенности кустарникового яруса, его видовые модификации. Также важными являются морфологические характеристики микрорельефа и состав обломочного материала, на которых произрастают деревья, их положение в высотном поясе ландшафта на определенной абсолютной гипсометрической высоте со специфической морфометрией макрорельефа, видами и особенностями протекания геоморфологических процессов.

Максимальное развитие *P. obovata* var. *altaica* характерно для двух местоположений: ТН 4 — кедрово-елово-пихтовый лес с умеренно развитым кустарниковым ярусом на средне-бугристо-западинном микрорельефе с мелкообломочным делювиальным материалом в условиях низкогорья с геоморфологическими процессами частичного заболачивания и аккумуляции в самых нижних придолинных частях пологих склонов с активным движением грунтовых вод у выхода р. Большой Мамай на предгорную равнину, где представлены спелые насаждения *P. obovata* var. *altaica* с высотой деревьев до 25–28 м и толщиной стволов до 25–33 см; ТН 7 — тополево-елово-березовый лес с умеренно развитым кустарниковым ярусом на плоском кочкарном микрорельефе с супесчано-алевритовым аллювием в условиях яруса высокой поймы долины р. Выдриная с геоморфологическими процессами частичного заболачивания, режеляции и пучения грунтов и их промывным режимом, где представлены приспевающие насаждения *P. obovata* var. *altaica* с высотой деревьев до 18–20 м и толщиной стволов до 20–23 см. Наименьшее развитие *P. obovata* var. *altaica* получает в ТН 2 — в елово-пихтовом лесу с хорошо развитым кустарниковым ярусом из кедрового стланика и малины обыкновенной на волнистом микрорельефе со среднеобломочным коллювиальным и мелко- и среднеобломочным делювиальным материалом в ярусе предгольцовых склонов в окружении среднегорного рельефа, на хорошо сдренированных местоположениях с развитием в грунтах очагов сезонной мерзлоты, а на их поверхности — солифлюкции в верхнем течении р. Большой Мамай, где представлен только подрост *P. obovata* var. *altaica* с высотой деревьев от 1.5 до 6 м и толщиной стволов до 6–7 см.

Проведенные исследования на эталонном участке открывают перспективы для изучения геоботанических и геоморфологических условий мест произрастания *P. obovata* var. *altaica* в других районах хамар-дабанской популяции этого таксона, а также в других популяциях юга Восточной Сибири. Эти исследования позволят в значительной степени оптимизировать мероприятия по сохранению этой разновидности в живой природе и адаптации его в качестве специальных декоративных насаждений в городах Прибайкалья и Приангарья.

Список литературы

Верхозина А. В., Казановский С. Г. 2001. К вопросу о самостоятельности и распространении *Picea obovata* var. *coerulea* Malysch. // Дендрологические исследования в байкальской Сибири. Иркутск. С. 21–23. — *Комаров В. Л.* 1943. Класс Хвойные // Флора СССР. Т. 1. Л. С. 130–195. — *Малышев Л. И.* 1960. О редких растениях Восточных Саян // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. Т. 20. М.; Л. С. 405–408. — *Малышев Л. И.* 2005. Семейство *Pinaceae* — Сосновые // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Под ред. К. С. Байкова. Новосибирск. С. 16–17. — *Потемкин О. Н.* 2009. К вопросу о естественной гибридизации ели в Сибири и на Дальнем Востоке России // Лесоведение. № 1. С. 67–73. — *Размахнина Т. Б.*, *Малюченко О. П.*, *Глызин А. В.* 2001. К изучению генетической обособленности голубой разновидности ели сибирской // Дендрологические исследования в Байкальской Сибири. Иркутск. С. 28–30. — *Шаманова С. И., Семенова С. А.* 2004. Картографический анализ ареала голубой разновидности ели сибирской *Picea obovata* var. *coerulea* Malysch. // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Т. 1. Абакан. С. 150–151.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ТРОФНОСТИ ПОЧВ ПРИРОДНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ЭЛЕКТРОХИМИЧЕСКОЙ ОСНОВЕ

Б. И. Якушев, М. М. Сак, Ж. М. Анисова, Р. М. Голушко

Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси
220072, Минск, ул. Академическая, 27. E-mail: recology@biobel.bas-net.by

Ключевые слова: *растительные сообщества, автотрофы, гетеротрофы, трофность почвы, гальваническая активность почвы.*

Зеленые растения — автотрофные организмы, для нормальной жизнедеятельности которых нужны элементы минерального питания и влага, которые они поглощают из почвы, а также углекислый газ атмосферы и солнечный свет. При участии хлорофилла в листьях растений из этих компонентов образуются органические соединения, дающие начало углеводам, жирам, белкам и т. д.

Общепризнано, что жизнь первоначально возникла в океане. Первые организмы, несомненно, были автотрофами. Затем жизнь из океана перекочевала на сушу. Под влиянием автотрофов (а это были растения) и деятельности микроорганизмов (гетеротрофов) на континентах Земли стали формироваться почвы. Все почвы содержат соли (элементы минерального питания), которые характерны для океана, только в различных концентрациях. Это наводит на мысль, что разные почвы Земного шара отличаются друг от друга не столько по составу элементов питания, сколько их концентрацией в единице объема. Это подтверждено нашими многолетними исследованиями (Якушев, 1988; Якушев и др., 2002; Анисова, Якушев, 2008). Содержание элементов питания в среде обитания в экологии растений принято называть термином «трофность».

В процессе экологических исследований нами разработан прибор и метод для экспресс-индикации содержания подвижных солей в почвах на электрохимическом принципе. Прибор и метод защищены авторским свидетельством и удостоены серебряной медали ВДНХ СССР (Якушев Б. И.).

Основу прибора составляет датчик, представляющий собой гальваническую пару элементов: Zn и Cu. Если эту пару элементов опустить в почвенную суспензию, приготовленную на дистиллированной воде, замкнуть цепь, то по цепи потечет электрический ток, генерируемый этой парой и величина последнего фиксируется микроамперметром. Установлено, что сила тока в мкА пропорциональна уровню трофности почвы. Эту величину мы назвали гальванической активностью почвы (ГАП). На рисунке приводится общий вид прибора для определения величины ГАП почвы (ее трофности). Прибор портативный, не требует питания. Электрический ток вырабатывается гальванической парой при погружении ее в стаканчик с почвенной суспензией. Прибор обладает высокой чувствительностью, им можно контролировать качество дистиллированной воды, проводить исследования минерализации грунтовых и наземных вод.

Этим прибором исследованы почвы многих природных зон бывшего Советского Союза — дерново-подзолистые почвы, черноземы, каштановые почвы, сероземы (в зоне пустынь), вулканические почвы Камчатки и т. д. Составлена универсальная шкала уровней трофности почв (характеристики солевого режима почв), которая приводится в табл. 1.

Таблица 1

Универсальная шкала уровней трофности почв

Уровни трофности почв (солевого режима)	Величина тока (ГАП), мкА
неблагоприятный	<10
слабый	10–20
удовлетворительный	20–40
хороший	40–60
очень хороший	60–100
слабое засоление	100–140
среднее засоление	140–200
сильное засоление	>200

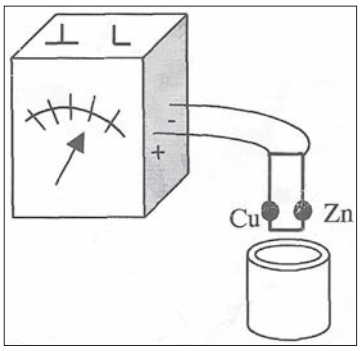


Рис. Прибор для экспресс-индикации трофности почв.

В условиях Беларуси почвы с гальванической активностью <10 мкА характерны для бедных дерново-подзолистых почв, развивающихся на рыхлых песках. На этих почвах в природных условиях произрастают сосновые насаждения низких классов бонитета (IV класса). Величины ГАП 60–100 мкА характерны для почв огородов и приусадебных участков, в которые ежегодно вносится навоз. Высокой трофностью обладают почвы черноольшаников на торфяно-болотных почвах Полесья — до 50–60 мкА (табл. 2).

Анализ данных табл. 2 показывает, что величина трофности почв значительно варьирует. Наименьшие показатели ГАП характерны для дерново-подзолистых песчаных почв (<10 мкА). Отмечена особенность изменения ГАП по профилю почвы — наибольшие значения ГАП характерны для аккумулятивного и иллювиальных горизонтов дерново-подзолистых почв, а наименьшее — для подзолистого (A_2) горизонта.

Таблица 2

Показатели трофности почвы (в единицах ГАП) ряда почв Беларуси и стран СНГ

Тип почвы, угодье, район исследования	Генетические горизонты	Глубина взятия образца, см	Индекс ГАП, мкА
Дерново-подзолистая песчаная. Гомельская обл., Хойникский р-н.	A_1	0–15	10.0
	A_2	20–25	6.7
	B_1	60–65	16.0
	B_1C		7.0
Дерново-подзолисто-глееватая, супесчаная. Сосняк черничный. Гомельская обл., Наровлянский р-н.	A_1	0–15	17.3
Дерновая, супесчаная. Пойменный луг р. Припять. Гомельская обл., Хойникский р-н.	A_1	0–20	41.3
Перегнойно-глеевая. Ольшаник крапивный. Гомельская обл., Хойникский р-н.	A_1	0–30	66.1
Торфяно-глеевая. Окультуренный луг. Гомельская обл., Хойникский р-н.	A_1	0–30	104
Черноземы. Окрестности г. Суммы, пашня.	Ап	0–20	46.2
Каштановые почвы, суглинок. Окрестности г. Симферополя, пашня.	Ап	0–20	53.7
Сероземы, суглинок. Окрестности г. Ашхабада, пашня.	Ап	0–20	47.2
Дерново-подзолистая, супесчаная. Кедровый стланец. Корякская сопка, Камчатка.	A_1	0–10	19.3

Дерновые почвы пойменного луга р. Припять имеют уровень трофности почвы свыше 40 мкА, а луг на торфяно-глеевой почве имеет ГАП 104 мкА. Для него характерны высокие урожаи кормовых трав. Большие значения трофности почвы характерны для черноземов и каштановых почв Украины, сероземов Средней Азии. В дерново-подзолистых почвах Корякской сопки на Камчатке величина ГАП почвы приближается к показателям почв Беларуси (19.3 мкА).

Эти данные подчеркивают возможность использования предложенного метода и прибора при проведении геоботанических исследований растительного покрова и почв различных регионов нашей планеты.

Список литературы

Якушев Б. И. 1988. Исследование растений и почв. Эколого-физиологические методы. Минск. 71 с. — *Анисова Ж. М., Якушев Б. И.* 2008. Природные изотопы урана в почвах и растениях сосновых лесов Минской возвышенности. Минск. 163 с. — *Якушев Б. И.* Способ определения солевого режима почв. А. с. 1226257 СССР: G 01 N 27/46. — *Якушев Б. И., Мартинович Б. С., Сак М. М., Кузьмич О. Т., Голушко Р. М.* 2002. Электрохимический способ оценки лесорастительных свойств почв // Труды Междунар. конфер. «Леса Европейского региона — устойчивое управление и развитие». Ч. 1. С. 122–125.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ ТОМА

Абатуров А. В. 3
Агурова И. В. 277
Акшенцев Е. В. 351
Алексеева-Попова Н. В. 278
Ананьев В. А. 49
Андреева С. Н. 281, 482
Анисова Ж. М. 509
Афанасьева Л. В. 414
Бажина Е. В. 284
Бананова В. А. 6
Басаргин Е. А. 495
Басова Е. В. 500
Батова Ю. В. 369
Бачурина А. В. 478
Безрукова Е. В. 8
Белан С. С. 287
Беликович А. В. 40
Белич Н. Ю. 290
Белов А. В. 8
Беляева Н. В. 12
Благодатнова А. Г. 293
Бобровская Н. И. 88, 296
Бобровский М. В. 15
Болдырева Е. А. 281, 482
Борисов А. П. 299
Борисова М. А. 281, 482
Борников А. В. 478
Боровик Л. П. 18
Боровичев Е. А. 388, 500
Браславская Т. Ю. 301
Будкевич Т. А. 304
Буланый Ю. И. 307
Булгаков Т. С. 21
Бухарева О. А. 309
Быков А. В. 309
Василенко Н. А. 40
Васильев С. В. 24
Вершицкая И. Н. 344
Воеводин П. В. 68
Волков И. В. 26
Волкова Е. М. 30
Волкова Н. А. 171
Волобуева И. В. 34
Воробейчик Е. Л. 478, 485
Вышивкин А. А. 171
Гавриленко В. Э. 315
Гаврилова Ж. А. 312, 315
Гаврилова М. Н. 351
Галанин А. А. 37
Галанин А. В. 40
Галанина И. А. 40
Геникова Н. В. 44
Герасимович А. Г. 189
Гоголева П. А. 436
Голуша О. 398
Голушко Р. М. 509
Горнов А. В. 46
Горшков В. В. 219, 234, 237, 255
Горяйнова З. И. 318
Грабовик С. И. 49
Гренадерова А. В. 52
Громцев А. Н. 56
Грязькин А. В. 504
Гудкова А. В. 354
Гунин П. Д. 92
Дайнеко Н. М. 319
Данылык И. Н. 407
Дегтева С. В. 60
Дидух Я. П. 323
Дмитриев П. П. 62
Долина А. А. 468
Дорогова Ю. А. 351, 447
Дроздова И. В. 326
Дубенская Г. И. 328
Дюбанова Н. В. 65, 156
Евстигнеев О. И. 46, 68
Егорова В. Н. 71, 329
Елумеева Т. Г. 332
Ермаков Н. Б. 336
Ермакова И. М. 74, 125
Ермакова О. Д. 339
Ермохин М. В. 189
Ермошкин А. В. 342
Жабыко Е. В. 381
Жанабаева А. С. 478
Жданович С. А. 344
Житлухина Т. И. 348
Жуков С. П. 78
Жукова Л. А. 351
Жулай И. А. 237
Завьялов Н. А. 318
Зарубина Е. Ю. 82
Зацаринная Д. В. 354
Зверев А. А. 357
Зибцев С. В. 398
Злотникова Е. А. 360
Золотарева Н. В. 84, 444
Зоркина Т. М. 466
Илюшечкина Н. В. 362
Исаева Л. Г. 405
Ишбирдин А. Р. 436
Кабиров Р. Р. 496
Казановский С. Г. 505
Казанцева М. Н. 366
Казанцева Т. И. 88, 92
Казнина Н. М. 369
Калашникова Л. М. 95
Калинин А. Ю. 372
Калугина О. В. 414
Каримова Т. Ю. 122
Карпова Г. А. 374
Катютин П. Н. 97, 255
Кашин А. С. 432
Киприянова Л. М. 377
Кирик А. И. 100
Ковалев Н. В. 504
Ковалева Н. М. 103
Козырь И. В. 105
Колька В. В. 132
Комарова Т. А. 109, 381
Константинова М. А. 281, 482
Коровякова Т. А. 385
Королева Н. Е. 388
Королева Т. М. 439
Королюк А. Ю. 357
Корсакова О. П. 132
Костина Е. Э. 391
Кравченко Т. В. 405
Красавина А. Е. 453
Красова О. А. 395
Кременецкая Е. А. 398
Крестов П. В. 135
Крылов А. Г. 112
Крышень А. М. 116
Кудрявцев А. Ю. 119
Кузнецов Л. А. 402
Кузнецова М. Л. 268
Кузьмин С. Б. 505
Кузьмина Ж. В. 122
Кулешов А. П. 3
Курченко Е. И. 125
Лавриненко И. А. 128
Лавриненко О. В. 128
Лаврова Н. Б. 132
Лазарева В. Г. 6
Лайдинен Г. Ф. 369
Лантратова А. С. 442
Лебедева В. Х. 472
Леконцева Л. Р. 252
Лиханова И. А. 475
Лонкина Е. С. 135
Лукина Н. В. 405
Лысенко Г. Н. 407
Лысенко Т. М. 411
Малая Ю. И. 138
Малышев Ю. С. 142
Маслов А. А. 146
Маслов Ф. А. 125
Матяшенко Г. В. 148
Мирин Д. М. 360
Миронов В. Л. 151
Митина А. Д. 281, 482
Митрошенкова А. Е. 411
Михайлова Т. А. 154
Михайлова Т. А. 414
Мишко А. Е. 417
Мищихина Ю. Д. 156
Мойсейчик Е. В. 419
Мороз Н. В. 422
Морозов И. М. 252
Морозова Г. Ю. 159
Москаленко Н. Г. 161
Мухитдинов Н. М. 425
Нагорная О. В. 34
Насута Е. М. 165
Нездйминога О. В. 281, 482
Новенко Е. Ю. 30
Новикова Л. А. 168
Новикова Н. М. 171
Омелько А. М. 265
Опекунова М. Г. 428
Орлова М. А. 405
Павлова В. В. 312
Пархоменко В. М. 432
Паршутина Л. П. 174
Пащенко А. И. 88
Пестерова О. А. 245
Пестряков Б. Н. 436
Петров Н. В. 178

Петрова И. В. 65, 156
Петровский В. В. 439
Петросян В. Г. 125, 318
Печенюк Е. В. 180
Печуркин Н. С. 466
Пешкова Н. А. 328
Пивоварова Ж. Ф. 293
Платонова Е. А. 442
Плешанов А. С. 505
Подгаевская Е. Н. 444
Позыныч И. С. 183
Полянская Т. А. 351, 447
Прилуцкий А. Н. 186
Проказина Т. С. 450
Прохоренко Н. Б. 453
Прохорова С. И. 277
Пугачевский А. В. 189
Пузаченко Ю. Г. 193, 206
Разживин В. Ю. 197
Родионова Г. Н. 457
Родионова Н. А. 200
Романенко Т. М. 128
Рубцова Т. А. 372
Рыжкова Н. И. 204
Сак М. М. 509
Сандлерский Р. Б. 206
Санникова Н. С. 209
Сапегин Л. М. 319
Сафонова Е. А. 460
Сератирова В. В. 6
Сибгатуллин Р. З. 213
Скобелева А. А. 281, 482
Скользнева Л. Н. 100
Славгородская Э. М. 215
Славгородский А. В. 463
Слюсарь Н. А. 466
Сметана А. Н. 395, 468
Смирнов А. А. 217
Смирнов А. П. 504
Смирнов В. Э. 223, 405
Созинов О. В. 165, 419, 422
Соколова М. И. 82
Ставрова Н. И. 219, 234, 255, 417
Стародубцева Е. А. 223
Степанович Е. Ф. 226
Степанович И. М. 226, 304
Стороженко В. Г. 230
Субботина А. А. 234
Сугоркина Н. С. 74, 125
Танасевич А. В. 496
Тарасова В. Н. 237
Терентьева Е. Ю. 12, 240
Тетюхин С. В. 243, 268
Титов А. Ф. 369
Тиходеева М. Ю. 472
Тихонова Е. В. 245
Тищенко В. В. 88
Ткаченко В. С. 249
Трешкин С. Е. 122
Троева Е. И. 281, 482
Туганаев А. В. 252
Туганаев В. В. 252
Тумакова Е. А. 255
Турмухаметова Н. В. 351
Турубанова Л. П. 475
Тушигмаа Ж. 257, 273
Украинцева Н. Г. 261
Уланова С. С. 171
Усольцев В. А. 478
Ухваткина О. Н. 265
Федорова А. И. 281, 482
Федорчук В. Н. 268
Феодоритов В. М. 122
Фицайло Т. В. 138, 271
Ханина Л. Г. 223
Хантемирова Е. В. 485
Хасанов Б. Ф. 30
Хитун О. В. 439
Холод С. С. 489
Храмцов В. Н. 62
Худяков О. И. 62
Цветков В. Ф. 492
Цветков И. В. 492
Цедэндаш Х. 273
Чеботарева О. В. 307
Чепик Ф. А. 24
Чередниченко О. В. 332
Черемушкина В. А. 495
Черненькова Т. В. 245, 496, 500
Черосов М. М. 281, 312, 315, 436, 460, 482
Чертов О. Г. 504
Шавнин С. А. 209
Шаманова С. И. 505
Шелехова Т. С. 132
Шергина О. В. 414
Якушев Б. И. 509
Ярмишко В. Т. 257, 273
Ярмишко М. А. 273
Ярощук Ю. В. 468

СОДЕРЖАНИЕ

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ 3

Абатуров А. В., Кулешов А. П. Оценка успешности возобновления ели в лиственных насаждениях национального парка «Лосиный остров» 3
Бананова В. А., Лазарева В. Г., Сератирова В. В. Устойчивость растительного покрова семиаридных территорий Южного федерального округа РФ к природным и антропогенным факторам 6
Безрукова Е. В., Белов А. В. Эволюционная динамика растительности байкальской Сибири в позднем кайнозое 8
Беляева Н. В., Терентьева Е. Ю. Исследование закономерностей вегетативного цикла некоторых растительных сообществ Висимского заповедника с помощью комплексных фенологических показателей 12
Бобровский М. В. Динамика растительности после массового ветровала на территории заповедника «Калужские засеки» 15
Боровик Л. П. Постэксарационная динамика растительности в отделении «Стрельцовская степь» Луганского природного заповедника 18
Булгаков Т. С. Влияние выпаса скота на растительные сообщества долинных степей Маныча (Ростовская область) 21
Васильев С. В.,Чепик Ф. А. Древесные растения Санкт-Петербурга и их естественное возобновление 24
Волков И. В. Синморфологическая и фитоценотическая характеристика высокогорной дриадовой тундры Алтая 26
Волкова Е. М., Новенко Е. Ю., Хасанов Б. Ф. Динамика развития разных типов болот Тульской области 30
Волобуева И. В., Нагорная О. В. Состояние старовозрастных залежей на территории Центрального Черноземья: динамика продуктивности и накопления гумуса 34
Галанин А. А. Отражение в структуре локальных популяций эпилитных лишайников геоморфологических процессов и палеогеографических событий: мировой опыт использования лихенометрического метода 37
Галанин А. В., Беликович А. В., Василенко Н. А. Галанина И. А. Структура и динамика растительного покрова 40
Геникова Н. В. Изменения структуры напочвенного покрова, вызванные усыханием части древостоя в сосняке брусничном 44
Горнов А. В., Евстигнеев О. И. Влияние разных режимов сенокошения на флористическое разнообразие влажных лугов (на примере Неруссо-Деснянского Полесья) 46
Грабовик С. И., Ананьев В. А. Изменение растительного покрова в среднетаежных коренных ельниках после сплошного ветровала 49
Гренадерова А. В. Динамика растительности болот Красноярской лесостепи 52
Громцев А. Н. Итоги исследований структуры и динамики европейских таежных лесов России на ландшафтной основе 56
Дегтева С. В. Результаты многолетнего мониторинга восстановления растительных сообществ на отвалах отработанных россыпей Приполярного Урала 60
Дмитриев П. П., Храмцов В. Н., Худяков О. И. Механизмы возникновения зоогенной горизонтальной структуры растительности открытых ландшафтов 62
Дюбанова Н. В., Петрова И. В. Структурно-функциональные связи ***Juniperus communis*** L. и древостоя-эдификатора ***Pinus sylvestris*** L. 65
Евстигнеев О. И., Воеводин П. В. Особенности формирования леса на залежи моренно-зандровой местности (на примере Неруссо-Деснянского Полесья) 68
Егорова В. Н. Структура и динамика пойменных сообществ средней Оки (Московская область) в 1940–1960 гг. – 1997–2005 гг. при различном антропогенном прессе 71
Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Многолетняя динамика растительных сообществ пойменных лугов 74
Жуков С. П. Сукцессионное развитие растительного покрова техногенных территорий юго-востока Украины 78
Зарубина Е. Ю., Соколова М. И. Состав, структура и продукция высшей водной растительности озер различной минерализации юга Обь-Иртышского междуречья 82
Золотарева Н. В. Некоторые аспекты динамики экстразональных степей Южного Урала 84
Казанцева Т. И., Бобровская Н. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В. Особенности динамики и восстановления залежной растительности луговых степей заказника «Каменная степь» 88
Казанцева Т. И., Гунин П. Д. Основные закономерности динамики растительных сообществ степей и пустынь Гоби (Монголия) 92
Калашникова Л. М. Структура и биомасса кустарниковых сообществ на различных по использованию территориях предгорной зоны Кабардино-Балкарской Республики 95
Катютин П. Н. Внутрипопуляционная дифференциация ели сибирской по радиальному приросту на разных этапах послепожарных сукцессий 97

Кирик А. И., Скользнева Л. Н. Особенности динамики степной растительности в условиях заповедного режима (на примере заповедника «Галичья гора» Липецкой области). 100
Ковалева Н. М. Восстановление живого напочвенного покрова на ранней стадии послепожарной сукцесии . . . 103
Козырь И. В. Изменения древостоя на пробных площадях в нижнем лесном поясе Сохондинского биосферного заповедника (Забайкальский край) 105
Комарова Т. А. Экологические сукцессии и актуальные вопросы их изучения 109
Крылов А. Г. Вехи развития исследований лесного ценогенеза. 112
Крышень А. М. Механизмы развития и устойчивости лесных растительных сообществ 116
Кудрявцев А. Ю. Динамика растительности лесостепного комплекса Приволжской возвышенности в пределах водораздела Волги и Дона 119
Кузьмина Ж. В., Каримова Т. Ю., Трешкин С. Е., Феодоритов В. М. Влияние изменений климата и антропогенного преобразования речного стока на динамику растительности долин рек. 122
Курченко Е. И., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Петросян В. Г., Маслов Ф. А. Итоги 45-летнего изучения Залидовских лугов Калужской области. Памяти профессора А. А. Уранова 125
Лавриненко О. В., Лавриненко И. А., Романенко Т. М. Растительный покров оленьих пастбищ острова Колгуев и его динамика 128
Лаврова Н. Б., Шелехова Т. С., В. В. Колька, Корсакова О. П. Особенности изменения растительных палеосообществ и диатомовых комплексов в связи с перемещением берега Белого моря в голоцене 132
Лонкина Е. С., Крестов П. В. Пятилетний мониторинг кедрово-широколиственных лесов в заповеднике «Бастак» 135
Малая Ю. И., Фицайло Т. В. Современная структура экотона между Лесостепью и Степью Украины. 138
Малышев Ю. С. Развитие представлений о сукцессионных системах применительно к растительности зоны распространения многолетней мерзлоты 142
Маслов А. А. Динамика заповедных лесов центра Русской равнины в условиях изменения климата 146
Матяшенко Г. В. Сукцессии в растительном покрове на побережье и островах озера Байкал. 148
Миронов В. Л. Сукцессии растительных сообществ на приозерных болотах Южной Карелии. 151
Михайлова Т. А. Структура, динамика и восстановительная сукцессия ламинариевых фитоценозов в Белом море. 154
Мищихина Ю. Д., Петрова И. В., Дюбанова Н. В. Анализ зависимости проективного покрытия и роста ***Calluna vulgaris*** от структуры и функций древостоя-эдификатора ***Pinus sylvestris*** В Притоболье и на Русской равнине 156
Морозова Г. Ю. Виталитетная структура популяций древесных растений в урбанизированной среде. 159
Москаленко Н. Г. Структура и динамика растительных сообществ северной тайги Западной Сибири 161
Насута Е. М., Созинов О. В. Состав и структура травяно-кустарничкового яруса разновозрастных парцелл ***Querceta roburiae*** 165
Новикова Л. А. Структура и динамика луговых степей западных склонов Приволжской возвышенности . . . 168
Новикова Н. М., Волкова Н. А., Уланова С. С., Вышивкин А. А. Динамика растительности в степной зоне европейской части России вследствие изменения влагообеспеченности территории 171
Паршутина Л. П. Балки «Каменной степи»: трансформация степного растительного покрова за 110 лет. . . . 174
Петров Н. В. Изменение продуктивности лесов в процессе антропогенной динамики на северо-западе таежной зоны России. 178
Печенюк Е. В. Формирование и динамика растительности 25-летней старицы р. Хопер 180
Позыныч И. С. Изменение растительного покрова лесов на территории Моршинской возвышенности за последние 70 лет 183
Прилуцкий А. Н. Механизм формирования горизонтальной структуры древостоев влажных дубняков 186
Пугачевский А. В., Ермохин М. В., Герасимович А. Г. Динамика лесного покрова Беларуси в условиях меняющегося климата 189
Пузаченко Ю. Г. Многомерный анализ растительного покрова с использованием дистанционной информации 193
Разживин В. Ю. Взаимосвязи растительности и мерзлоты в тундрах Северо-Восточной Азии 197
Родионова Н. А. Структура травяного покрова сырых черноольшаников Хопёрского заповедника 200
Рыжкова Н. И. Структура древостоя культур лиственницы в Ленинградской области и южной Карелии 204
Сандлерский Р. Б., Пузаченко Ю. Г. Варьирование энергетических характеристик биогеоценозов южной тайги в сукцессионном ряду 206
Санникова Н. С., Шавнин С. А. Микроэкосистемное разнообразие структуры и функций лесных биогеоценозов (дельта-разнообразие) 209
Сибгатуллин Р. З. Пирогенные сукцессии в пихто-ельнике крупнопапоротниковом Висимского заповедника 213
Славгородская Э. М. Состояние лесных сообществ урочища Морозова гора заповедника Галичья гора (на основе анализа демографической структуры популяций деревьев). 215
Смирнов А. А. Современное состояние и оценка антропогенных изменений в составе и структуре лесной растительности северного Сахалина. 217
Ставрова Н. И., Горшков В. В. Пространственная структура ценопопуляций ели сибирской на разных стадиях послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов. 219

Стародубцева Е. А., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э. Особенности 80-летней динамики растительного покрова Воронежского заповедника с учетом ландшафтной структуры территории 223
Степанович И. М., Степанович Е. Ф. Система мониторинга луговой и лугово-болотной растительности Беларуси 226
Стороженко В. Г. Коэволюционные закономерности структурно-функциональной организации фито- и микоценозов лесных биогеоценозов 230
Субботина А. А., Горшков В. В., Ставрова Н. И. Особенности структуры ценопопуляций березы пушистой в северотаежных еловых лесах с разной давностью пожара 234
Тарасова В. Н., Горшков В. В., Жулай И. А. Динамика восстановления видового разнообразия лишайников в сосняке зеленомошном после низового пожара 1994 г. в заповеднике «Кивач» (Южная Карелия) . . 237
Терентьева Е. Ю. Использование комплексных фенологических показателей в наблюдении за сезонными изменениями растительности 240
Тетюхин С. В. Структура, продуктивность и пространственное размещение горных лесных фитоценозов Восточно-Сибирского таежного мерзлотного района 243
Тихонова Е. В., Пестерова О. А., Черненькова Т. В. Сукцессионные изменения структуры и флористического состава лесных культур на территории юго-западного Подмосковья 245
Ткаченко В. С. Степи Украины в условиях глобальных изменений климата 249
Туганаев В. В., Туганаев А. В., Леконцева Л. Р., Морозов И. М. Современное состояние растительного покрова возделываемых и заброшенных сельскохозяйственных земель южной части Вятско-Камского Предуралья 252
Тумакова Е. А., Горшков В. В., Катютин П. Н., Ставрова Н. И. Поливариантность пространственной структуры ценопопуляций сосны обыкновенной в условиях Кольского полуострова 255
Тушигмаа Ж., Ярмишко В. Т. Состояние растительного покрова на свежей вырубке в подтаежном разнотравно-осоковом сосняке Монголии 257
Украинцева Н. Г. Высокоствольные ивняки на Ямале: причины широкого распространения, структура сообществ и методы определения биомассы 261
Ухваткина О. Н., Омелько А. М. Особенности gap-динамики в хвойно-широколиственном лесу Южного Сихотэ-Алиня 265
Федорчук В. Н., Тетюхин С. В., Кузнецова М. Л. Изменение в структуре массива коренных еловых лесов за 40-летний период по материалам периодической аэрофотосъемки 268
Фицайло Т. В. Структурогенез кустарниковых сообществ заповедника «Хомутовская степь» 271
Ярмишко В. Т., Тушигмаа Ж., Цедэндаш Х., Ярмишко М. А. Опыт создания лесных культур сосны обыкновенной на южном пределе ее распространения в Монголии 273

ЭКОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ 277

Агурова И. В., Прохорова С. И. Экологические аспекты формирования популяций растений в техногенных экотопах 277
Алексеева-Попова Н. В. Взаимосвязь растительного покрова тундр и химизма субстрата в свете работ выдающихся ботанико-географов БИН РАН 278
Андреева С. Н., Черосов М. М., Болдырева Е. А., Нездийминога О. В., Скобелева А. А., Троева Е. И., Федорова А. И., Константинова М. А., Борисова М. А., Митина А. Д. Влияние условий местообитаний ценопопуляций злаков Якутии на возрастную (онтогенетическую) структуру 281
Бажина Е. В. Состояние темнохвойных лесов гор Южной Сибири 284
Белан С. С. Особенности популяционной структуры редкого охраняемого вида ***Dactylorhiza incarnata*** (L.) Soó s. l. на пойменных лугах реки Псёл (левый приток р. Днепр, Украина) 287
Белич Н. Ю. Особенности организации почвенных альгогруппировок ассоциаций естественных и рекреационных березовых фитоценозов 290
Благодатнова А. Г., Пивоварова Ж. Ф. Экологические группы почвенных водорослей болотных экосистем (Архангельская область) 293
Бобровская Н. И. Луговые степи европейской части России (их статус и климатические рубежи) 296
Борисов А. П. Индикация промышленного загрязнения и его динамики по аккумуляции тяжелых металлов в древесине ***Pinus sylvestris*** L. 299
Браславская Т. Ю. Экологические и ценотические позиции широколиственных видов в пойменной древесной растительности (юго-запад европейской России) 301
Будкевич Т. А., Степанович И. М. Эдафо-фитоценотическая оценка естественных лугов Беларуси с высоким уровнем самоподдержания и возобновления бобовых растений в структуре травостоя 304
Буланый Ю. И., Чеботарева О. В. Биология и структура ценопопуляций ***Chartolepis glastifolia*** (L.) Cass. (***Asteraceae***) в условиях Саратовской области 307
Бухарева О. А., Быков А. В. Тренд смены растительных ассоциаций на поселениях общественной полевки на молодых территориях Волго-Уральского междуречья 309
Гаврилова Ж. А., Павлова В. В., Черосов М. М. Влияние экологических условий местообитаний фитоценозов Западной Якутии на параметры ценопопуляций лисохвоста тростниковидного 312
Гаврилова Ж. А., Гавриленко В. Э., Черосов М. М. Влияние экологических факторов местообитаний на ценопопуляции ***Hordeum jubatum*** L. в Западной Якутии 315

Горяйнова З. И., Завьялов Н. А., Петросян В. Г. Оценка влияния средообразующей деятельности речного бобра (*Castor fiber* L.) на прибрежную растительность особо охраняемых природных территорий с использованием геоинформационных технологий 318
Дайнеко Н. М., Сапегин Л. М. Ценопопуляционная структура и динамика луговых экосистем поймы нижнего течения р. Сож 319
Дидух Я. П. Оценка экологической дифференциации растительных сообществ Украины на основе методики синфитоиндикации 323
Дроздова И. В. Характер увлажнения экотопов и минеральное питание растений в тундровых сообществах . . . 326
Дубенская Г. И., Пешкова Н. А. Предварительная оценка распределения растительных группировок гранитных набережных Санкт-Петербурга 328
Егорова В. Н. Краткие итоги многолетних популяционно-фитоценотических и флористических исследований пойменной экосистемы Средней Оки (Дединовское расширение) 329
Елумеева Т. Г., Чередниченко О. В. Использование состава жизненных форм для ординации растительности на примере высокогорных пастбищ востока Цинхай-Тибетского нагорья 332
Ермаков Н. Б. Ординация бореальной растительности Алтае-Саянской горной области 336
Ермакова О. Д. К экологии ***Arsenjevia baicalensis*** на Хамар-Дабане (Южное Прибайкалье) 339
Ермошкин А. В. Эдатопическая структура петрофильных флор среднего и нижнего Амура 342
Жданович С. А., Вершицкая И. Н. Высшие сосудистые растения, произрастающие на крупных древесных остатках 344
Житлухина Т. И. О закономерностях изменений эколого-фитоценотических диапазонов видов по ландшафтному градиенту 348
Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А., Акшенцев Е. В. Использование экологических шкал для оценки экологического разнообразия местообитаний популяций и сообществ 351
Зацаринная Д. В., Гудкова А. В. Экологические особенности растительных сообществ карстовых болот Тульской области 354
Зверев А. А., Королюк А. Ю. Экологические шкалы растений Сибири: методика коррекции с использованием системы IBIS 357
Злотникова Е. А., Мирин Д. М. Сравнение влияния на травостой 3 видов-эдификаторов луговой степи 360
Илюшечкина Н. В. Структура полицентрических особей и ценопопуляций ***Antennaria dioica*** (L.) Gaertn. в сосняках Республики Марий Эл 362
Казанцева М. Н. Состояние городских популяций дремлика зимовникового (***Epipactis helleborine***) в Тюмени 366
Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Состояние ценопопуляций многолетних злаков, находящихся в условиях загрязнения почвы тяжелыми металлами: морфо-физиологический аспект 369
Калинин А. Ю., Рубцова Т. А. Экологические функции растительности и особо охраняемые природные территории Еврейской автономной области 372
Карпова Г. А. Экологический ряд синтаксонов асс. ***Nymphoidetum peltatae*** (All. 1922) Oberd. et Müller 1960 . . . 374
Киприянова Л. М. Основные природные градиенты среды, определяющие характерные черты водной и прибрежно-водной растительности естественных водных объектов лесостепной и степной зон юга Западной Сибири 377
Комарова Т. А., Жабыко Е. В. Экологическая толерантность лесных растений в разных регионах российского Дальнего Востока 381
Коровякова Т. А. Репродукция у некоторых видов лугового разнотравья в пойме реки Псёл (лесостепная зона Украины) 385
Королева Н. Е., Боровичев Е. А. Выделение биотопов редких видов печеночников и сосудистых растений 388
Костина Е. Э. Особенности формирования растительных сооществ на отвалах железорудного комбината в таежной зоне 391
Красова О. А., Сметана А. Н. К вопросу об эдафическом детерминировании карбонатопетрофитной растительности 395
Кременецкая Е. А., Зибцев С. В., Голуша Отакар. Выделение экологического каркаса лесных ландшафтов украинских Карпат на основе картирования типов геобиоценозов и выделения биотопов Natura 2000 398
Кузнецов Л. А. Экологическое смещение у растений 402
Лукина Н. В., Орлова М. А., Кравченко Т. В., Смирнов В. Э., Исаева Л. Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи между растительностью и почвой 405
Лысенко Г. Н., Данылык И. Н. Экотопическая дифференциация луговых степей Подолья (Украина) и их генезис 407
Митрошенкова А. Е., Лысенко Т. М. Экология растительных сообществ карстовых форм рельефа бассейна Средней Волги 411
Михайлова Т. А., Афанасьева Л. В., Калугина О. В., Шергина О. В. Картографическая оценка воздействия атмосферного промышленного загрязнения на состояние лесов водосборной территории озера Байкал 414

Мишко А. Е., Ставрова Н. И. Поливариантность онтогенеза ели сибирской на ранних стадиях послепожарного восстановления северотаежных еловых лесов. 417
Мойсейчик Е. В., Созинов О. В. Флуктуационная изменчивость прибрежно-водной растительности малой реки Нача (Беларусь) 419
Мороз Н. В., Созинов О. В. Роль экологического менеджмента в формировании баланса углекислого газа на низинных болотах Южной Германии 422
Мухитдинов Н. М. Динамика численности и возрастного состава ценопопуляции ***Agrimonia asiatica*** Juz. в условиях среднегорья Заилийского Алатау 425
Опекунова М. Г. Применение метода корреляционных плеяд для оценки антропогенной динамики растительности 428
Пархоменко В. М., Кашин А. С. Изменчивость морфометрических параметров ***Hypericum perforatum*** L. на градиенте эколого-ценотических условий 432
Пестряков Б. Н., Черосов М. М., Ишбирдин А. Р., Гоголева П. А. Гемеробиальность растительных сообществ Якутии (опыт корректировки методики) 436
Петровский В. В., Королева Т. М., Хитун О. В. Повреждение и восстановление растительности в местах аварийных выбросов радионуклидов на севере Якутии. 439
Платонова Е. А., Лантратова А. С. Разнообразие лесных фитокатен пригородных территорий Петрозаводска и проблемы их охраны. 442
Подгаевская Е. Н., Золотарева Н. В. Состояние ценопопуляций редких видов петрофитно-степных растений Свердловской области 444
Полянская Т. А., Дорогова Ю. А. Экологическое разнообразие модельных видов растений бореальной эколого-ценотической группы 447
Проказина Т. С. Заповедники Среднего Урала — сходство и различие в структуре лесных фитоценозов западного и восточного макросклонов. 450
Прохоренко Н. Б., Красавина А. Е. Состав, структура и экологические особенности широколиственных лесов Предволжья Республики Татарстан 453
Родионова Г. Н. Комплексная оценка адаптивных признаков астрагалов в условиях антропогенной трансформации степных экосистем 457
Сафонова Е. А., Черосов М. М. Влияние увлажнения на экологическое состояние и онтогенетические спектры ценопопуляций ***Pulsatilla multifida*** (G. Pritz.) Juz. в лесных и степных фитоценозах Юго-Западной и Западной Якутии 460
Славгородский А. В. Берега водоемов долин рек как объект геоботанического исследования 463
Слюсарь Н. А., Зоркина Т. М., Печуркин Н. С. Изменение растительности галофитных лугов в зависимости от особенностей микрорельефа местности (на примере прибрежной зоны оз. Куринка, Хакасия) 466
Сметана А. Н., Ярощук Ю. В., Долина А. А. К использованию 3D-моделей в анализе структур растительного и почвенного покровов 468
Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Эдификаторная роль липы мелколистной (***Tilia cordata*** Mill.) в преобразовании напочвенного покрова сосняков 472
Турубанова Л. П., Лиханова И. А. Динамика растительного покрова на техногенных субстратах лесотундры европейского Северо-Востока России 475
Усольцев В. А., Воробейчик Е. Л., Борников А. В., Жанабаева А. С., Бачурина А. В. Биологическая продуктивность лесных экосистем Урала в градиентах промышленных загрязнений 478
Федорова А. И., Черосов М. М., Борисова М. А., Андреева С. Н., Болдырева Е. А., Нездимингога О. В., Скобелева А. А., Троева Е. И., Константинова М. А., Митина А. Д. Оценка состояния ценопопуляций по организменным и популяционным признакам (на примере ***Hordeum brevisubulatum*** (Trin.) Link в западной Якутии) 482
Хантемирова Е. В., Воробейчик Е. Л. Многолетняя динамика елово-пихтовых лесов в условиях промышленного загрязнения на Среднем Урале 485
Холод С. С. Ординация растительности острова Врангеля: подходы к исследованию 489
Цветков В. Ф., Цветков И. В. К оценке динамики растительности в условиях изменяющихся нагрузок аэротехногенного загрязнения 492
Черемушкина В. А., Басаргин Е. А. Структура ценопопуляций степных длиннокорневищных растений . . . 495
Черненькова Т. В., Танасевич А. В., Кабиров Р. Р. Структура и динамика северотаежных экосистем в условиях изменения техногенной нагрузки 496
Черненькова Т. В., Басова Е. В., Боровичев Е. А. Изменение организации лесного покрова макросклонов к оз. Имандра в условиях техногенного загрязнения 500
Чертов О. Г., Грязькин А. В., Смирнов А. П., Ковалев Н. В. Использование динамического моделирования для оценки компонентов баланса углерода лесного массива при освоении его в рубку 504
Шаманова С. И., Кузьмин С. Б., Казановский С. Г., Плешанов А. С. Некоторые геоботанические и геоморфологические характеристики мест произрастания ***Picea obovata*** var. ***altaica*** (Tepl.) Kom. на примере хамар-дабанской популяции в Южном Прибайкалье 505
Якушев Б. И., Сак М. М., Анисова Ж. М., Голушко Р. М. Экологическая оценка трофности почв природных растительных сообществ на электрохимической основе. 509

Научное издание

Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы

Материалы Всероссийской научной конференции

Том 2

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
ЭКОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Ответственный редактор В.Т. Ярмишко

Оригинал-макет, иллюстрации подготовлены Т.А. Горлиной

Подписано в печать 05.09.2011. Печать офсетная.
Бумага офсетная. Формат 60x84/16. Печ. л. 32,375.
Гарнитура Times. Тираж 450 экз. Заказ № 203.

Отпечатано в ООО «Бостон-спектр».
Санкт-Петербург, ул. Курчатова, 10.