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

ОЦЕНКА УСПЕШНОСТИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ЕЛИ В ЛИСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЛОСИНЫЙ ОСТРОВ»

А. В. Абатуров, А. П. Кулешов

Институт лесоведения РАН
143030, Московская область, с. Успенское, Советская ул., 21. E-mail: kul612@gmail.com

Ключевые слова: *ель, возобновление, прирост в высоту.*

Вопросы естественного возобновления леса интересуют научную общественность уже более 200 лет. В начальный период исследований сложилось устойчивое мнение, что лесообразующие породы хорошо возобновляются под пологом леса (Марченко, 1898; Морозов, 1949). Поэтому исследователи больше внимания уделяли количественной характеристике возобновления, чем его качественным характеристикам.

Ранее (Абатуров, Меланхолин, 2004; Абатуров, Кулешов, 2009; Кулешов, 2008) в Национальном парке (далее НП) «Лосиный остров» проводились исследования естественного возобновления ели в разных типах леса. Было установлено, что под пологом ельников ель часто малочисленна или отсутствует.

Целью данной работы было охарактеризовать количество, плотность размещения и показатели роста ели в насаждениях, где она была обнаружена в большом количестве. Одно из них — перестойный березняк снытьево-волосистоосоковый (кв. 46, кл. 1), другое — перестойный липняк снытьево-пролесниковый (кв. 46, кл. 2). Насаждения располагаются в непосредственной близости друг от друга.

Для характеристики этих насаждений заложены временные пробные площади (ПП) размером 0.2 га (березняк) и 0.25 га (липняк) по методике, принятой в лесоведении (Методы…, 2002). На ПП проведен перечет всех лесообразующих пород. В перечет вошли все экземпляры диаметром 2 см и более на высоте 1.3 м. К древостою относили особи с диаметром 10 см и более на высоте 1.3 м. Таксационная характеристика насаждений на 2009 г. представлена в таблице.

Удалось привлечь материалы лесоустройства (таксационная характеристика насаждений) за период 1934–1998 гг. Согласно содержащимся там сведениям, на участке, где к настоящему времени сформировался березняк, была вырубка, возникшая, вероятно, после сплошной рубки ельника (судя по тому, что в 1934 г. на вырубке произрастали единичные деревья ели). На вырубке были посажены культуры сосны, наравне с которыми самосевом появилось возобновление ели. Однако ни сосна, ни ель так и не вышли в древостой: на стадии молодняка в древостое преобладала липа, а затем господство перешло к березе. На основании тех же материалов установлено, что на участке, где в настоящий момент произрастает липняк, древостой был сложен липой разного возраста и старовозрастной елью, причем количество ели постепенно снизилось с доли участия 0.4 до единичных деревьев.

Чтобы выявить показатели роста и развития ели и характер ее размещения на ПП, в каждом насаждении была заложена трансекта длиной 200 м и шириной 10 м. Сплошной перечет ели на трансектах проводили в квадратах 5×5 м с определением следующих таксационных показателей: диаметр ствола, высота общая и нижней границы кроны, диаметр кроны. Всего на двух трансектах в липняке и березняке вошло в перечет 420 (87.3 %) живых и 61 (12.7 %) сухой экземпляр ели.

При обработке данных перечета ели на трансектах для оценки ее размещения рассчитывали отношение дисперсии распределения плотности (σ^2) к средней плотности (m) (шт./квадрат) (Гиляров, 1990). Те же статистические показатели проанализированы для блоков разного размера (5×10 м, 10×10 м, 10×15 м, 10×20 м), в которые были объединены примыкающие друг к другу на трансекте учетные квадраты.

Для определения возраста, в целом, в обоих насаждениях взято 65 дополнительных экземпляров ели, у которых определены те же таксационные показатели и возраст на высоте 0.3 м. У экземпляров, имеющих высоту более 1.3 м, также определен возраст на этой высоте: по керну — при диаметре ствола более 2 см, по спилу — при диаметре менее 2 см. При обработке этих данных для каждого экземпляра был рассчитан средний годичный прирост в высоту путем деления общей высоты на возраст на высоте 0.3 м.

Березняк и липняк — перестойные высокополнотные, однопородные по составу насаждения. Структура древесного полога (распределение высот по ступеням толщины) насаждений представлена на рисунках 1, 2.

Таблица

Краткая таксационная характеристика пробных площадей (учет 2009 г.)

Тип леса, состав (возраст)	Порода	Учетный диаметр, см	Число стволов на 1 га			Средние	
			живые	сухие	всего	диаметр, см	высота, м
Березняк снытьево-волосистоосоковый 9Б(85)1Лп+Е ед.Кл	Береза	10 см и более	335	140	475	29	28
		менее 10 см	0	10	10	7	–*
	Ель	10 см и более	85	5	90	12	10
		менее 10 см	685	25	710	4	3
	Липа	10 см и более	300	15	315	15	17
		менее 10 см	375	15	390	5	8
	Клен	10 см и более	30	5	35	12	11
		менее 10 см	315	10	325	4	8
	Дуб	10 см и более	5	5	10	27	–
		менее 10 см	0	0	0	–	–
	Все породы	10 см и более	**755**	**170**	**925**	–	–
		менее 10 см	**1375**	**60**	**1435**	–	–
Липняк снытьево-пролесниковый 9Лп(110)1Лп(70) ед.Е	Липа	10 см и более	338	0	338	41	30
		менее 10 см	10	0	10	3	–
	Ель	10 см и более	84	0	84	11	9
		менее 10 см	884	156	1040	6	5
	Клен	10 см и более	0	0	0	–	–
		менее 10 см	712	56	768	4	–
	Все породы	10 см и более	**422**	**0**	**422**	–	–
		менее 10 см	**1606**	**212**	**1818**	–	–

Примечание. * — не определялось.

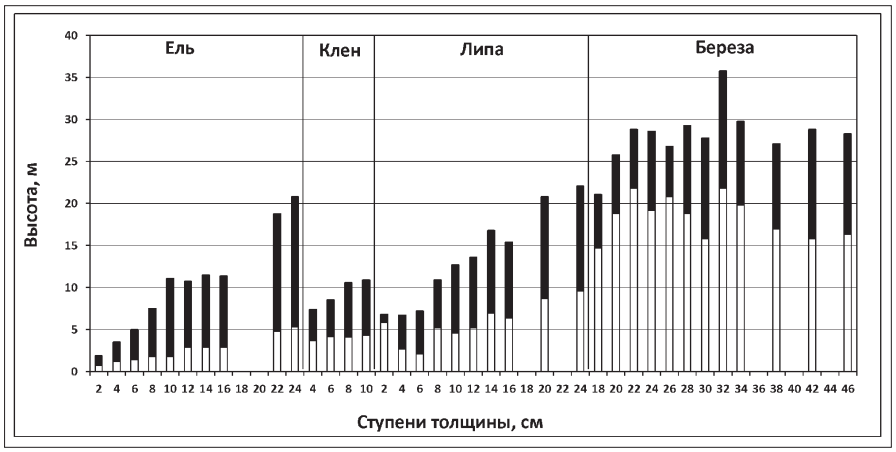


Рис. 1. Высота и протяженность крон ели, клена, липы и березы в березняке снытьево-волосистоосоковом в 2009 г.

По горизонтальной оси — ступени толщины деревьев, см; по вертикальной оси — высота деревьев и протяженность крон, м.

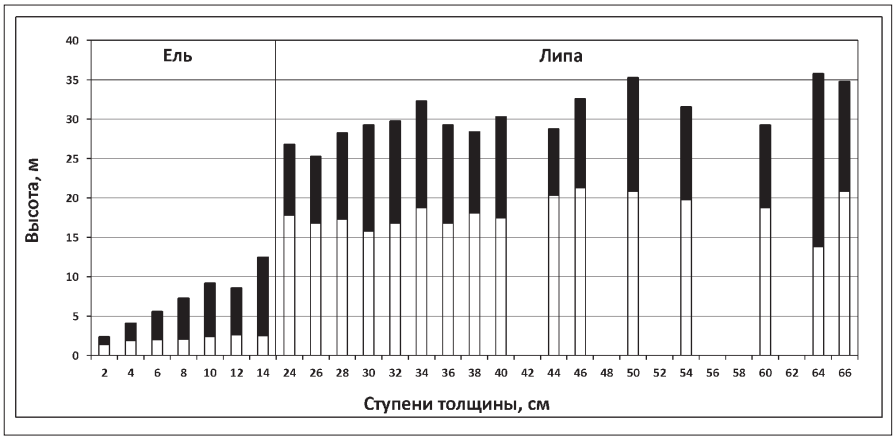


Рис. 2. Высота и протяженность крон ели и липы в липняке снытьево-пролесниковом в 2009 г.

По горизонтальной оси — ступени толщины деревьев, см; по вертикальной оси — высота деревьев и протяженность крон, м.

В березняке первый ярус сложен березой высотой 28 м; высота нижней границы крон — 15–20 м; сомкнутость крон — 0.7. Более 1/3 деревьев березы — сухостой, причем половина его относится к 6-й категории санитарного состояния (сухостой прошлых лет). Второй ярус состоит из липы высотой 17 м и единичной ели высотой 10 м; высота нижней границы крон в этом ярусе — 3–9 м. Под пологом древостоя имеется возобновление липы, клена и ели. В подлеске лещина, рябина.

В липняке основной полог древостоя сложен липой высотой 30 м и единично елью; высота нижней границы крон 16–21 м; сомкнутость крон — 0.8. Под пологом древостоя возобновляется ель и клен, редко липа. В подлеске лещина, рябина.

В обоих насаждениях в небольшом количестве имеется ель в составе древостоя (см. табл.). Для этих деревьев ели максимальная высота составляет: в березняке — 20.8 м, в липняке — 12.5 м; при этом они фактически не достигли высоты нижней границы крон основного полога (рис. 1, 2). Средняя высота

этих деревьев: в березняке — 10 м, в липняке — 9 м. Вероятно, большинство из них старше тех экземпляров ели, для которых мы определяли возраст (у последних максимальная высота составляет: в березняке — 8.7 м, в липняке — 9.4 м; максимальный возраст в том и в другом насаждении — 59 лет). То есть деревья ели, наблюдаемые сейчас в составе древостоя березняка и липняка, уже должны были достичь момента окончания активного роста, и, видимо, уже не смогут вырасти до уровня основного полога древостоя.

По результатам учета на трансектах густота ели составляет: в березняке — 1185 шт./га, в липняке — 800 шт./га. Ранее А. В. Абатуровым (Абатуров, Меланхолин, 2004) было показано, что взрослым деревьям ели для успешного роста, достижения наибольшей продолжительности жизни и сохранения высокой устойчивости в древостое необходимо иметь площадь проекции кроны 20–25 м^2, причем в однопородных еловых древостоях с полнотой 0.5–0.7, таких деревьев может вырасти не более 200–300 шт./га. Исходя из этого критерия, можно оценить последующий отпад среди ели, произрастающей в исследуемых насаждениях: он должен составить не менее 70–80 %. С учетом того, что исследуемая ель растет под пологом и испытывает угнетение, отпад среди тонкомера ели должен быть еще больше.

На трансектах была выявлена неравномерность в размещении ели, в целом ряде квадратов она не произрастала: в березняке — на 13 квадратах (из 80), в липняке — на 20 квадратах (из 80). То есть на 16–25 % площади самосев ели по каким-то причинам не сумел заселиться или не выжил.

Статистический анализ неоднородности размещения ели показал, что во всех случаях (в квадратах 5×5 м и при их объединении в блоки размером 5×10 м, 10×10 м, 10×15 м, 10×20 м) отношение дисперсии распределения плотности к средней плотности (σ^2/m) больше 1. Это характерно для группового (пятнистого, агрегированного) типа размещения (Гиляров, 1990). Чем больше размер блока, тем больше значение отношения этих показателей. Таким образом, размещение ели в исследуемых насаждениях является групповым, причем этот тип размещения выявляется при разных предполагаемых размерах групп. Размещение ели группами, вероятно, обусловлено влиянием такого эпизодически действующего фактора, как роющая деятельность диких и домашних животных, способствующая появлению участков минерализованного грунта, пригодного для приживания всходов.

Применявшийся в нашем исследовании размер учетного квадрата (5×5 м) сопоставим с упоминавшимся выше минимально необходимым размером проекции кроны взрослой ели (20–25 м^2). Следовательно, достичь необходимого размера в пределах одного такого квадрата может только одно дерево ели. При этом на исследованных трансектах на квадрате 5×5 м в среднем произрастает 3 экземпляра ели, что позволяет прогнозировать отпад среди них 60–70 %. Если же учесть, что на многих квадратах в составе трансект (28 — в березняке, 26 — в липняке) плотность размещения ели больше средней, то предполагаемую величину ее отпада следует оценивать выше. Максимальная плотность размещения ели в березняке составляет 9 шт./квадрат, в липняке — 13 шт./квадрат. В таких густых группах отпад среди ели должен составить 89 % и 93 % соответственно. Таким образом, групповое размещение тонкомера ели значительно усиливает его же внутривидовую конкуренцию и в итоге не позволяет ему развиться до размеров, позволяющих принять участие в основном пологе древостоя.

По данным сплошного перечета ели на трансектах, в *березняке* живая ель имеет средний диаметр 3.9 см, среднюю высоту 3.2 м. Сухая ель в березняке имеет средний диаметр 2.3 см, среднюю высоту 1.6 м. Средняя протяженность живой кроны ели в березняке — 2.3 м (72 % общей высоты), средний диаметр кроны — 2.4 м. Средний возраст ели в березняке — 43 года (в диапазоне 24–59 лет), средний прирост в высоту — 7.4 см/год.

В *липняке* средний диаметр живой ели — 5.2 см, средняя высота 4.7 м. Сухая ель в липняке имеет средний диаметр — 1.3 см, среднюю высоту 2.0 м. Средняя протяженность живой кроны ели в липняке — 3.7 м (78 % общей высоты), средний диаметр кроны — 1.9 м. Средний возраст ели в липняке 48 лет (в диапазоне 34–59 лет), средний прирост в высоту — 9.8 см/год.

Сравнивая показатели роста ели в этих двух насаждениях, можно сделать следующие выводы. Максимальный возраст ели в обоих насаждениях одинаков — значит, ее приживание в них началось одновременно и, вероятно, причиной стал один и тот же фактор, а разница в минимальном возрасте означает, что в липняке интенсивное накопление ели завершилось раньше. Скорость роста в высоту у ели в березняке и в липняке очень сходна. Оценивать ее значения и сравнивать их между собой следует с учетом того, обеспечат ли они тонкомеру ели достижение основного полога древостоя. Разница между средней высотой древостоя и средней высотой тонкомера ели составляет: в березняке — 24.8 м, в липняке — 25.3 м. Чтобы достичь уровня древесного полога к моменту окончания периода наиболее активного роста, который у ели заканчивается в возрасте 60–70 лет (Абатуров, Меланхолин, 2004), 43–48-летний тонкомер ели в этих насаждениях должен расти в высоту со средней скоростью не менее 1 м/год. У ели в обоих исследуемых насаждениях скорость роста в высоту на порядок ниже этого критического значения, в связи с этим и можно утверждать, что показатели роста ели в березняке и в липняке сходны.

В результате предшествующих 30-летних наблюдений в НП «Лосиный Остров» (Абатуров, Меланхолин, 2004) было установлено на целом ряде постоянных пробных площадей, что в ходе динамики насаждений ель выпадает из состава древостоя. Вопрос о том, могут ли процессы возобновления ели обеспечить

восстановление ее участия в древостое, очень важен для организации рационального лесного хозяйства и продолжения научных исследований. Поиски ответа на этот вопрос затруднены тем, что в лесоведении нет объективных критериев для оценки общей успешности возобновления и перспективности молодых экземпляров ели, растущих под пологом насаждений.

Проведенные нами исследования позволяют сделать вывод, что прогноз успешности возобновления ели под пологом насаждений нельзя напрямую основывать на данных о численности елового тонкомера. Для прогноза более надежно использовать показатели роста тонкомера (прежде всего — средний годичный прирост в высоту и возраст), сопоставляя их с характеристиками насаждений, для которых требуется оценить успешность возобновления. Групповой характер размещения елового тонкомера под пологом насаждений следует рассматривать как фактор, понижающий успешность возобновления.

Список литературы

Абатуров А. В., Кулешов А. П. 2009. Мониторинг естественно произрастающих древесных пород // Мониторинг природного наследия / Под ред. Б. Р. Стригановой Сб. статей. М. С. 70–104. — *Абатуров А. В., Меланхолин П. Н.* 2004. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула. 336 с. — *Гиляров А. М.* 1990. Популяционная экология: учеб. пособие. М. 191 с. — *Кулешов А. П.* 2008. Естественное возобновление ели в Лосином Острове // Состояние природных комплексов на особо-охраняемых природных территориях: материалы науч.-прак. конф., посвящ. 25-летию национального парка «Лосиный Остров». 18–20 сентября 2008 г., Пушкино. С. 104–106. — *Марченко А. Г.* 1899. К вопросу о ходе роста елового подроста после его освобождения // Известия СПбЛТА. № 2. С. 169–211. — *Методы* изучения лесных сообществ. 2002 / Отв. ред. В. Т .Ярмишко , И. В. Лянгузова. СПб. 240 с. — *Морозов Г. Ф.* 1949. Учение о лесе / Под ред. В. Г. Нестерова. М.; Л. 456 с.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СЕМИАРИДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЮЖНОГО ФЕДЕРАЛЬНОГО ОКРУГА РФ К ПРИРОДНЫМ И АНТРОПОГЕННЫМ ФАКТОРАМ

В. А. Бананова, В. Г. Лазарева, В. В. Сератирова

Калмыцкий государственный университет
358000, Элиста, ул. Пушкина, 11. E-mail: bananova_va@kalmsu.ru

Ключевые слова: *унификация, растительность, опустынивание, аридные территории.*

Опустынивание — одна из самых сложных и актуальных проблем современности. В конце XX в. она приобрела глобальный масштаб в аридных зонах планеты. В настоящее время большинство ученых определяют опустынивание как дестабилизационный процесс, ведущий к регрессии все структурные компоненты аридных экосистем. В Южном федеральном округе Российской Федерации (ЮФО РФ) засушливые и полузасушливые земли слагают аридную и семиаридную подзоны, в которые входят Астраханская область, Республика Калмыкия, равнинный Дагестан, юг Волгоградской области, приграничные с Калмыкией районы Ростовской области и Ставропольского края. В экологическом отношении это один из самых уязвимых регионов европейского континента, где постоянно сохраняется высокая вероятность опасных природных явлений, развития ветровой, водной эрозии, засоления, подтопления, а также техногенных катастроф, ведущих к сокращению площади продуктивных сельскохозяйственных угодий, ухудшению условий жизни и труда населения (Харин, 1991).

При изучении процессов опустынивания растительному покрову, как лабильной части биогеоценоза, принадлежит особая роль, определяющая пространственную и сукцессионную направленность биогеоценоза. Полевой геоботанический материал, собранный за последние 30 лет, позволил нам разработать критерии оценки устойчивости зональных растительных сообществ, под влиянием природных и антропогенных факторов, проследить их динамику. Установлено, что этот процесс отражает эндоэкогенетическую сукцессию, ведет к снижению устойчивости как флористического, так и фитоценотического разнообразия, к стиранию границ между отдельными фитоценозами и даже между микроландшафтами, к которым эти сообщества приурочены. Это процесс мы называем **«унификацией»** растительности. В одних случаях она ведет к упрощению структуры растительного покрова и ландшафтов, в других — к их полному исчезновению. Комплексность, типичная для полупустыни, становится малозаметной. Унификация достигается за счет широкого распространения растений, относящихся к одной и той же биоморфе, или одних и тех же видов. При этом намечаются два пути: при первом определенные виды, имевшие в сообществах умеренное обилие, вдруг получают стимул к трансформации их в доминанты. Так, например, происходит и с *Artemisia lerchiana,* которая является детерминантом в ксерофитном и псаммофитном вариантах опустыненной степи на пастбищах Калмыкии. Ее участие в целинных сообществах незначительно и непостоянно, но при пастбищной дигрессии постепенно возрастает, растение приобретет роль доминанта (табл.). Эта форма унификации осуществляется путем перестановки видов по степени увеличения обилия, но без значительных изменений во флористическом составе. Перемены сводятся лишь к тому, что детерминантные виды

становятся доминантными, а виды, ранее господствовавшие, — редкими или могут вообще исчезнуть из состава сообщества. Следовательно, на месте климаксового сообщества появляется группа новых, кратковременных фитоценозов.

Выпас скота изменяет физические свойства почвы (разрушая дернину копытами, овцы сначала уплотняют почву, а затем распыляют ее). Этот процесс ведет к движению легких почв, формирует барханный рельеф.

При пастбищной дигрессии белополынные пустыни, в отличие от степных сообществ, почти не изменяют своего видового состава даже при умеренной стадии. Еще более устойчивы к перевыпасу черно-полынно-камфоросмовые пустыни на корковых солонцах. Эти полукустарнички сохраняют относительно высокое обилие и при сильной стадии; при очень сильном опустынивании они уступают место не обычным эфемерам, а однолетней солянке — петросимонии трехтычинковой (*Petrosimonia triandra*).

Таблица

Критерии оценки устойчивости растительного покрова на аридных пастбищах ЮФО РФ

Классы устойчивости биогеоценозов	Растительные сообщества	Критерии устойчивости растительных сообществ					
		Кол-во видов*	Обилие доминантов по Друде**	Проективное покрытие, %	Комплексность	Вертикальная структура	Урож. поед. массы, ц/га
I. СТЕПИ							
Фоновый уровень	Белополынно-типчаково-ковыльковая, белополынно-сибирско-житняковая	9–12 3–5	Sp–Cop, Sol–Un	35–40	3–5-членная	2–3-ярусная	3.0–4.0
Слабый	Белополынно-типчаковая, песчанополынно-сибирскожитняково-белополынная	8 4	Sp–Cop Sol	25–29	3–5-членная	2-ярусная	3.5–2.0
Умеренный	Белополынная, песчанополынно-белополынная	9 5	Sp–Cop Sp–Sol	20–25	2–3-членная	2 ярусная	1.8–1.2
Сильный	Эфемерово-белополынная, кияково-бурьянистая	4 7	Sol Sp	10–13	2-членная	1–2-ярусная	0.8–1.0
Очень сильный	Эфемерово-эфемероидная, однолетниковая, развеяные пески	1 5	Un Cop	O–5	–	–	0–0.5
II. ПОЛУКУСТАРНИЧКОВЫЕ ПУСТЫНИ							
Фоновый уровень	Прутняково-белополынная, камфоросмово-черно-полынная	7 4	Sp–Cop Sol	18–25	4–5-членная	2 ярусная	1.8–2.5
Слабый	–	–	–	–	–	–	–
Умеренный	–	–	–	–	–	–	–
Сильный	Белополынно-эфемеровая, черно-полынно-эфемерово-однолетнесолянковая	3 7	Sp–Sol Sol	5–10	2–3-членная	1 ярусная	1–1.5
Очень сильный	Однолетниково-эфемеровая, однолетнесолянковая	2 7	Sol Sp–Cop	0–3	–	–	0–0.5

Примечание. *, ** — в числителе количество и обилие поликарпиков, в знаменателе — монокарпиков.

Растительность корковых солонцов на этой стадии опустынивания сходна с галофитной пустыней, которая устойчива к выпасу скота. Видовой состав её почти не изменяется даже при очень сильном сбое (Бананова, 1989).

Другой путь унификации заключается в проникновении новых видов в соседние сообщества, ранее здесь не произраставшие. Они становятся доминантами при одновременном снижении обилия прежних доминантов. Чаще всего такими новыми видами становятся сорные или полусорные растения как *Ceratocarpus arenarius, Xanthium spinosum, X. strumarium*, *Echinopsilon sedoides* и ряд других сорняков, вытесняющие естественные исходные доминанты. Часто они расселяются настолько обильно, что образуют одновидовые заросли. Эта форма унификации может быть вызвана массовым распространением галофитов или псаммофитов. Оба типа воздействий вызывают некоторое нивелирование экологических условий и в соседних фитоценозах, что ведет к сближению их флористического состава и физиономического облика. Выделенные нами формы унификации растительного покрова в ходе опустынивания распространены на деградированных территориях неравномерно.

Второй из описанных вариантов унификации назван нами **«унификацией внедрения».** Он характерен для площадей, непосредственно прилегающих к очагам опустынивания — фермам, поселкам, крупным группам колодцев, дорожным трассам, буровым скважинам, местам скапливания скота и т. п. Здесь имеет место или почти сплошное распространение сорняков или формирование солончаковых сообществ, например, около буровых скважин. Территории, подверженные этому типу унификации обычно очень хорошо заметны на местности и на аэрофотоснимках тем, что среди господствующих здесь сорняков много крупных растений (*Peganum harmala*, *Xanthium spinosum, Suaeda altissima*, различные высокотравные виды рода *Chenopodium* и др.) На аэрофотоснимках участки с **унификацией внедрения** видны главным образом потому, что группы сорного высокотравья часто бывают отделены друг от друга площадями, полностью

лишенными растений (приколодезные тырла, места стоянки скота в загонах и т. п.), что ведет к образованию своеобразного мозаичного пятнистого рисунка (Викторов, 1973; Виноградов, Кулик, 1987).

Первый из описанных нами типов унификаций назван **«унификацией перестановки».** Он развит не около очагов опустынивания, а на некотором отдалении от них. Границы сообществ, затронутых этой формой унификационных процессов, постепенны и мало заметны. Причиной этого является плавность замещения одного доминанта другим. Поэтому проследить внешнюю границу пространства, испытавшего **«унификацию перестановки»,** затруднительно как на местности, так и на дистанционных снимках, для этого нужны подробные наземные исследования. Границы **«унификации внедрения»** с рудеральными и галофитными растениями четкие (Банановa, 1987; Борликов и др., 2000).

Вопрос о том, является ли унификация процессом негативным или позитивным, довольно сложен. С одной стороны, возникновение территории с однородным растительным покровом может рассматриваться как положительное явление, так как создает предпосылки для проведения на больших площадях однородных хозяйственных мероприятий, чем облегчается их реализация. Однако более глубокое изучение последствий унификации заставляет считать ее отрицательным явлением. Во-первых, снижается возможность приспособления растений к разнообразию экологических условий, что делает растительное сообщество более уязвимым к неблагоприятным метеорологическим условиям и различным внезапным катастрофическим воздействиям. Кроме того, унификация обычно оказывается сопряженной со снижением биомассы сообщества, так как происходит упрощение вертикальной, горизонтальной структуры фитоценозов, числа фенологических аспектов. И то, и другое обусловлено обеднением ботанического разнообразия, снижением способности к демутации сообществ особенно после пожаров.

Таким образом, на единицу площади в унифицированных сообществах приходится меньше видов, чем в пределах фонового уровня, так как здесь присутствуют виды, устойчивые к выжиганию, вытаптыванию. Они способны осваивать гари, сбитые территории. В унифицированных сообществах этот процесс происходит далеко не всегда. Так, в эфемерово-эфемероидных фитоценозах выгоревшие территории некоторое время имеют вид пустошей, непригодных к какому-либо хозяйственному использованию. Наконец, нет сомнений в том, что «унификация внедрения», связанная массовым развитием сорных и полусорных видов, имеет негативное значение. Таким образом, можно сделать вывод о том, что, несмотря на некоторые второстепенные положительные результаты, унификация растительного покрова, порожденная опустыниванием, является отрицательной по своим итогам.

Список литературы

Банановa В. А. 1987. Методы изучения очагов опустынивания на пастбищах Западного Прикаспия // Проблемы освоения пустынь. № 4. С. 58–61. — *Банановa В. А.* 1989. Карта антропогенного опустынивания аридных территорий Калмыцкой АССР. М. 1 : 500 000 / Под ред. Банановой В. А. Новочеркасск. — *Борликов Г. М., Харин Н. Г., Банановa В. А.* 2000. Опустынивание засушливых земель Прикаспийского региона. Ростов на Дону. 93 с. — *Викторов С.* В. 1973. Аэроландшафтная индикация последствий деятельности человека в пустынях. М. 58 с. — *Виноградов Б. В., Кулик К. Н.* 1987. Аэрокосмический мониторинг динамики опустынивания Черных земель Калмыкии по повторным снимкам // Проблемы освоения пустынь. № 4. С. 45–52. — *Харин Н. Г.* 1991. Мониторинг и картографирование процессов опустынивания по материалам аэрокосмических съёмок // Проблемы освоения пустынь. № 3. С. 8–10.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ

Е. В. Безрукова[1, 2], А. В. Белов[3]

[1] Институт археологии и этнографии СО РАН
664033, Иркутск, ул. 25 Октября, 27. E-mail: bezrukova@igc.irk.ru

[2] Институт геохимии СО РАН

[3] Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1. E-mail: belov@isc.irk.ru

Ключевые слова: *Сибирь, эволюция растительности, кайнозой.*

Изучение эволюции растительности позволяет выяснить основные географо-генетические особенности ее структурной (видовой и ценотической) организации. Учет разновременных проявлений динамики и отражение их в классификационных схемах важны и необходимы, так как позволяют выявить генетическую целостность крупных таксономических подразделений растительности. При этом низшие таксоны растительности можно рассматривать в определенной степени как этапы ее развития (Сочава, 1979).

Растительность Байкальской Сибири (БС) представляет собой сложную пространственно-временную саморазвивающуюся систему. Горный рельеф региона и особенности климата определяют достаточно пеструю пространственную структуру современного растительного покрова, являющегося временным срезом растительности. В современном растительном покрове БС преобладает бореальная (таежная) рас-

тительность, но большие площади здесь заняты также горно-тундровыми, подгольцовыми и степными сообществами. Основной закономерностью пространственной дифференциации растительного покрова является высотная (вертикальная) поясность, обусловленная горным рельефом региона, с характерным сочетанием высоких горных хребтов и межгорных котловин байкальского типа. Поэтому выявление путей развития всех современных крупных синтаксонов растительного покрова БС на протяжении позднего кайнозоя представляет собой важную научную и прикладную проблему биогеографии и палеогеографии.

По своему генезису и возрасту растительность региона является сложным гетерогенным и гетерохронным образованием. Для современного растительного покрова Байкальской Сибири характерно большое количество флористических и фитоценотических границ, имеющих важное географическое значение. Это определяется тем, что регион располагается на рубеже нескольких природно-биогеографических областей Северной Азии — Средней Сибири, Южной Сибири, Центральной Сибири и Байкало-Джугджурии (Сочава, Тимофеев, 1968), каждая из которых имеет свою историю развития в позднем кайнозое. Поэтому изучение эволюционной динамики растительности БС важно для понимания процессов развития природы не только для этого региона. Современный растительный покров БС несет в себе важную информацию об эволюционно-динамических процессах, знание о которых необходимо для палеогеографических реконструкций и географо-прогностических построений для Центральной и Северной Азии.

Как известно, ритмо-периодический характер развития природной среды Евразии, и соответственно ее растительности, характерен для всего позднего кайнозоя (Imbrie et al., 1984). Эти циклы, накладываясь один на другой, и создают тот сложный характер изменений природной среды, проявляющийся с разной интенсивностью на глобальном и региональном уровнях. Как известно, все циклы периодической изменчивости природной среды находят свое отражение в растительности, обуславливая эволюцию флористического состава и цикличность развития фитоценозов и определяя направленность экзоэкогенетических сукцессий растительности различной временной размерности, до эволюционных смен включительно в плейстоцено-голоценовое время. В то же время, большой интерес вызывают генетические связи современной растительности с более древним плиоценовым периодом, после которого начались глубокие изменения в природной среде, сопровождавшиеся изменениями и во флористическом и ценотическом составе растительности. Изучение эволюционной динамики растительности является ключом для глубокого понимания этих изменений. Здесь, очевидно, следует уточнить, что все глобальные процессы изменений природной среды получают свое региональное преломление, в зависимости от географического мегаположения региона, характера его рельефа и тектоники. Это вносит метахронность в глобальные процессы или существенно их трансформирует. Поэтому комплексное изучение региональной динамики природной среды и растительности важно для правильной оценки характера и направленности глобальных процессов.

Такие комплексные географические исследования уже много лет проводятся в Иркутском научном центре СО РАН, в том числе в Институте географии им. В. Б. Сочавы СО РАН и в Институте геохимии им. А. П. Виноградова СО РАН. В последние годы был проведен сложный структурно-ценотический анализ растительности в сочетании с палинологическим изучением почв, торфяников, а также донных отложений оз. Байкал, данные из которых были получены в рамках международного проекта «Байкал-бурение» под руководством академика М. И. Кузьмина. Обследованные разрезы были обеспечены результатами абсолютного датирования (палеомагнитный и радиоуглеродный методы), что позволило получить сведения о временных параметрах динамики растительности и природной среды.

Исследования проводились в разных районах Байкальской Сибири. Для структурно-динамического анализа современного растительного покрова были привлечены все имеющиеся картографические материалы по растительности этого региона и сопредельных территорий, выполнены новые экспедиционные исследования. На их основе были составлены новые среднемасштабные и крупномасштабные геоботанические карты, подробно, на уровне групп ассоциаций, характеризующие современный растительный покров БС. Были получены данные палинологического анализа для более 30 разрезов современных почв, 15 торфяников, 15 кернов донных отложений оз. Байкал и малых озер его бассейна. Из всего обширного массива данных выбраны два наиболее представительных и типичных разреза, позволяющих наглядно проиллюстрировать важнейшие изменения в растительности, характеризующие различные периоды позднего кайнозоя БС.

Крупные эволюционные изменения в растительности БС для последних 5 млн лет могут быть охарактеризованы в общих чертах по данным палинологического анализа образцов донных отложений оз. Байкал, полученных из керна BDP-96-1. Изменения состава спорово-пыльцевых спектров (СПС) показаны на упрощенной пыльцевой диаграмме (рис. 1), где нижняя горизонтальная линия маркирует временную границу первого оледенения в северном полушарии, известного как Претиглий (~2.78 млн л. н.) (Imbrie et al., 1984). С этого времени начался непрерывный, направленный процесс увеличения объема глобального льда и понижения температуры воздуха (рис. 1, крайняя правая колонка).

В раннем плиоцене сформировались осадки керна в интервале глубин 145–200 м от поверхности керна (рис. 1). Состав СПС позволяет предполагать в исследуемом регионе господство лесных ландшафтов в раннем плиоцене. В составе лесов господствовали сосны sub/genus *Diploxylon*, ели sect. *Omorica* и *Eupicea*. Мелколиственные породы были представлены, главным образом, березами и ольхой. В этот период

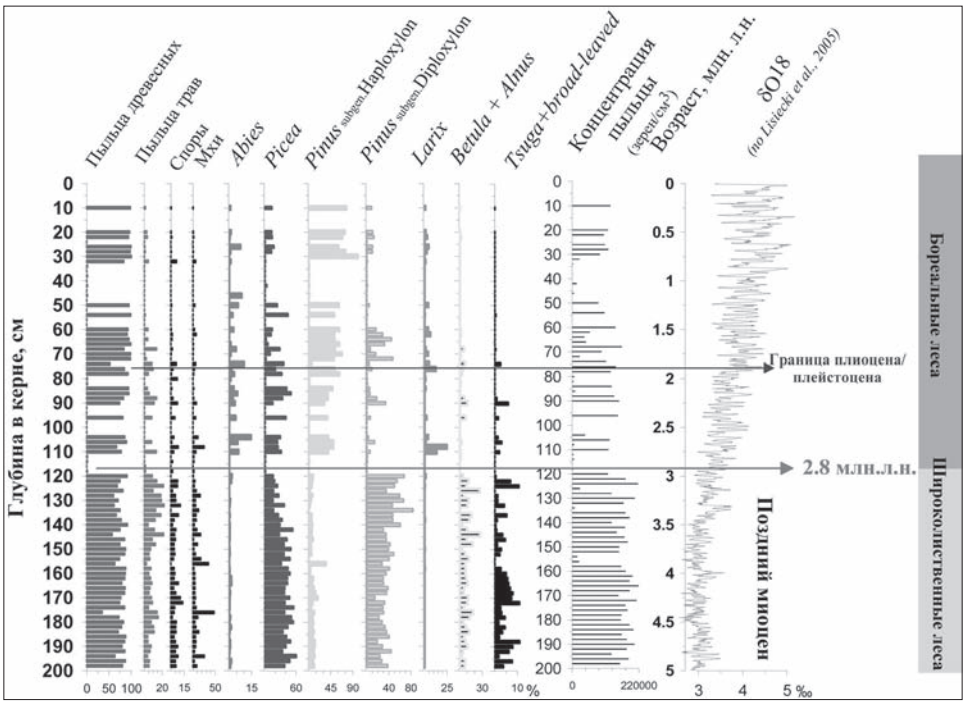


Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений BDP-96.

самое широкое развитие за весь исследованный интервал времени в 5 млн лет получали представители северо-субтропической флоры: *Tsuga* двух-трех видов, *Corylus, Ulmus, Carpinus, Tilia, Fagus*. Климат был теплым, влажным, с положительными среднегодовыми температурами, возможно достигавшими +8÷10 °С, и среднегодовой суммой осадков, превышающей 800 мм. Следовательно, среднегодовые температуры превышали современные на 8–10 ºС, а значения среднегодовой суммы осадков были выше современных почти в два раза.

На рис. 1 видно, что характер растительного покрова существенно изменился в первой половине позднего плиоцена. Это выразилось в снижении роли травянистых растений, еловых формаций, и, наоборот, расширении сосновых и мелколиственных. В целом, такие изменения в характере растительности могли отражать изменения климатических условий в сторону похолодания и понижения уровня атмосферного увлажнения. В составе растительности прослеживается тенденция снижения роли темнохвойного комплекса от 5 к 3 млн л. н. Такие изменения могли быть обусловлены прогрессирующим сокращением атмосферного увлажнения, снижением зимних температур и, соответственно, общим увеличением степени континентальности климата. Шкала вариаций объемов глобального льда (рис. 1) демонстрирует соответствие крупных изменений в характере растительного покрова Байкальской Сибири с изменениями объема льда, подтверждая обусловленность крупных перестроек биоты региона глобальными климатическими изменениями.

Значительное похолодание (оледенение) около 2.8 млн л. н. обусловило коренную перестройку в растительном покрове региона. Именно в это время отмечается массовая инвазия лиственницы и расширение площадей, занятых темнохвойным комплексом из сосны sub/genus *Haploxylon*, пихты. Последняя, по-видимому, заместила «тсуговый» комплекс. Однако это похолодание не сопровождалось развитием оледенения, подобного плейстоценовым. Скорее всего, существовали горные ледники локального характера. Но в составе флоры после этого похолодания в основном стали преобладать современные таксоны. Во время второго похолодания около 1.8 млн л. н. широкое развитие получили ландшафты лесотундрового облика, что позволяет предполагать развитие в горах, которые к тому времени приобрели облик высокогорий, горно-долинного оледенения. Произошла еще одна волна массовой экспансии *Larix* и появилась пыльца *Pinus pumila*.

Третье похолодание около 0.8 млн л. н. положило начало резким колебаниям климата и на протяжении позднего плейстоцена. Периодичность наступления холодных эпох составляет около 1 млн лет: 2.6, 2.8, 1.5, 1.8 и около 0.8 млн л. н. В соответствии с этими изменениями природной среды происходили крупные эволюционные преобразования в растительности, определяя крупные этапы флоро- и фитоценогенеза. Полученные материалы из донных отложений оз. Байкал совершенно определенно показывают доминирование неморального темнохвойно-широколиственного комплекса до середины позднего плиоцена, с последующим усилением бореальных черт на протяжении конца плиоцена-эоплейстоцена.

Отсчет существования современного растительного покрова в регионе следует вести с голоценового периода, понимаемого как современное межледниковье (Величко, 1973), особенно с его постоптимального времени. В этом случае структурно-ценотический анализ растительности, в сочетании с палинологиче-

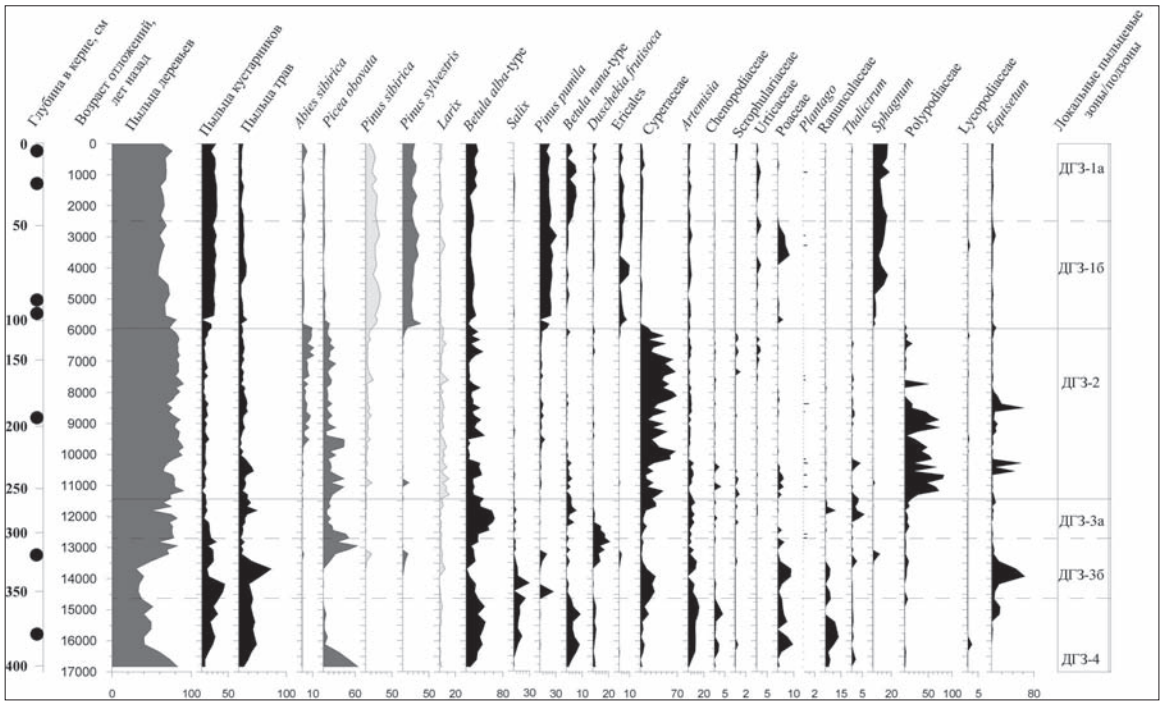


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза Дугульдзера.

ским изучением разногенетических датированных отложений, позволяют получить сведения об эволюционной динамике растительности и природной среды в целом.

Исследования, проведенные нами для разных районов БС, опираются на данные палинологического анализа из 30 разрезов современных почв, 15 торфяников, больших и малых озер. Большая часть разрезов обеспечена радиоуглеродными датами. Из всего массива данных приведем наиболее репрезентативные материалы, охватывающие весь голоцен (торфяник Дугульдзера).

Торфяник Дугульдзера находится на северо-восточном побережье оз. Байкал, в пределах развития лесных экосистем с островным типом многолетнемерзлых толщ. В составе современной лесной растительности побережья преобладают лиственничные, сосновые и кедровые леса, часто с ярусом кедрового стланика и ерников. Мощность торфяных отложений в разрезе Дугульдзера составляет около 4 м. Нижние 1.5 м представлены плотной черной озерной гиттией, а верхние 2.5 м — торфом. Привязка к геохронологической шкале осуществлялась на основании 7 радиоуглеродных дат. Согласно возрастной модели, пыльцевая запись из разреза Дугульдзера характеризует динамику растительности БС за последние ~17 тыс. лет (рис. 2). Следовательно, она позволяет впервые для этого региона получить представление о растительности всего переходного периода от МИС 2 (морская изотопная стадия 2 — временной аналог саранской стадии оледенения в Сибири) к МИС 1 (морская изотопная стадия 1 — временной аналог голоцена) и самого голоцена.

В исследованном районе улучшение природных условий после последнего оледенения началось несколько ранее 16 тыс. л. н., о чем свидетельствует появление древесных группировок из ели и лиственницы. Этот интервал потепления мог вызвать в регионе таяние горных ледников, протаивание летом многолетней мерзлоты, которая обеспечила относительно высокую влажность почв и развитие тундровых и лесотундровых растительных группировок. Условия природной среды в районе Дугульдзеры в период ~16–14.5 тыс. л.н., соответствующий ухудшению климата древнейшего дриаса, стали менее благоприятными для древесной растительности. Однако особенно заметные изменения в растительности исследуемого района произошли ~14.5–12.7 тыс. л. н., или в беллинге/аллереде. Региональный климат стал теплее и влажнее, чем в предыдущее время, способствуя распространению лесной растительности. Новый интервал сокращения лесной растительности в районе исследований имел место ~12.7–11.5 тыс. л. н., находясь в соответствии с общим ухудшением глобального климата в позднем дриасе.

Около 11.5 тыс. л. н. завершилось накопление озерной гиттии, и началась аккумуляция торфа. В это время вблизи торфяника произошло расширение елово-лиственничных лесных сообществ. Ботанический состав торфа (Безрукова и др., 2009) свидетельствует о формировании низинного осокового болота.

Максимальное распространение темнохвойных лесов из *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* в исследуемом районе имело место в оптимум голоцена ~10–6 тыс. л. н. Реконструкция отношения темнохвойного и светлохвойного комплексов растительности показывает многократное преобладание в районе первого, что может рассматриваться как дополнительное подтверждение максимально влажного для голоцена климата со сглаженным проявлением сезонных контрастов. *Pinus sylvestris* стала господствующим элементом в растительности примерно с 6.5–6.0 тыс. л. н. Экспансия *Pinus sylvestris* могла означать ухудшение клима-

тических условий в пост-оптимальное время: снижение атмосферного увлажнения и усиления континентальности климата. Результаты реконструкции природной среды в исследуемом районе свидетельствуют об отсутствии глубоких изменений за последние 6.5–6.0 тыс. лет. Однако менее значительная перестройка могла иметь место ~2500 л.н. Она выразилась в расширении ерниковых ассоциаций из *Betula* sect. *Nanae* (рис. 2), осок. Локальные инвазии ерниковых, осоковых, лиственничных группировок 2–3 тыс. л. н. происходили и в других районах Байкальского региона.

Приведенные материалы подтверждают существование на протяжении всего голоцена региональной дифференциации растительности БС, которая, как и в настоящее время, была связана с климатической асимметрией горных хребтов, окружающих оз. Байкал. Господствовавший западный перенос воздушных масс способствовал тому, что восточное побережье всегда было более влагообеспеченным, что подтверждается наличием именно здесь основных массивов современных торфяных болот и площадей, занятых влажным темнохвойно-таежным комплексом. Западное же побережье, оставаясь более сухим, на протяжении всего голоцена было местом развития сосново-лиственничных лесов и степных сообществ.

В целом, выявленные тенденции перераспределения площадей под тем или иным типом растительных сообществ на протяжении голоцена, как межледникового периода, открывают путь к долгосрочному прогнозированию динамики растительности и природно-климатических условий в регионе. Сопоставляя полученную информацию с материалами по другим межледниковым периодам, можно сделать вывод о том, что оптимум голоцена пройден и есть все основания ожидать дальнейшего ухудшения природно-растительных условий, с соответствующими изменениями в структуре растительного покрова. Совершенно очевидно, что такие исследования должны быть продолжены и расширены для получения более полной картины динамики растительности и ландшафтов БС.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проект 00123а.

Список литературы

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М. 1973. 256 с. — *Безрукова Е. В., Абзаева А. А., Летунова П. П. и др.* 2009. Свидетельства нестабильности природной среды озера Байкал после последнего оледенения на примере пыльцевых записей из болотных экосистем // Археология, этнология и антропология Евразии. Т. 37. № 3. С. 17–25. *Сочава В. Б.* 1979. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск. 188 с. — *Сочава В. Б., Тимофеев Д. А.* 1968. Физико-географические области Азии // Докл. Ин-та Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. Вып. 19. С. 3–19. — *Imbrie J., Hays J. D., Martinson D. G. et al.* 1984. The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine ^{18}O record // Milankovitch and Climate-Understanding the Response to Astronomical Forcing. Reidel, Dordrecht. P. 269–305.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ВЕГЕТАТИВНОГО ЦИКЛА НЕКОТОРЫХ РАСТИТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА С ПОМОЩЬЮ КОМПЛЕКСНЫХ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Н. В. Беляева[1], Е. Ю. Терентьева[2]

[1] Висимский государственный природный биосферный заповедник
624144, Свердловская обл., Кировград, ул. Степана Разина, 23. E-mail: visimnauka@yandex.ru

[2] Уральский государственный педагогический университет
620219, Екатеринбург, ГСП–135, пр. Космонавтов, 26. E-mail: eterent@rambler.ru

Ключевые слова: *сезонная динамика, растительное сообщество, вегетативный цикл, комплексные фенологические показатели.*

Частью синдинамики — раздела фитоценологии, посвященного изучению различных форм обратимых и необратимых изменений растительных сообществ (Миркин и др., 1989), — является изучение их сезонной изменчивости, обусловленной ростом и развитием растений и сезонными изменениями факторов среды обитания. Основой всестороннего познания сезонной динамики растительных сообществ являются, по мнению И. В. Борисовой (1972), систематические фитофенологические наблюдения за всеми компонентами растительного сообщества. Количественно, объективно и достоверно характеризовать фенологические особенности растительных сообществ не через отдельные слагающие их ценопопуляции, а в целом, через всю совокупность видов, сравнивать сообщества с разным видовым составом позволяют комплексные фенологические показатели. Идея такого подхода к оценке сезонного развития растительных сообществ была высказана в 1970-х гг. В. А. Батмановым (Куприянова, 2001), непосредственной разработкой методики занималась Е. Ю. Терентьева (2001). Настоящая работа представляет опыт практического применения вышеназванной методики для выявления закономерностей сезонной динамики некоторых растительных сообществ Висимского заповедника (Средний Урал).

Фенологические наблюдения входят в программу Летописи природы и проводятся в Висимском заповеднике на постоянных фенологических площадях (ПФП). В настоящей работе анализируются данные,

собранные на ПФП в течение 20 лет (1990–2009 гг.) одним из авторов — Н. В. Беляевой. Полевые наблюдения осуществляются с помощью метода, названного В. А. Батмановым первичным описательным (Куприянова, 2001): по возможности регулярно посещая ПФП, наблюдатель вносит в журнал фенологические фазы всех произрастающих там видов высших сосудистых растений. Дальнейшая обработка полученных материалов проводилась с использованием несколько видоизменённого метода комплексных фенологических показателей, разработанного Е. Ю. Терентьевой (2001). В каждом описании подсчитывалось число видов сообщества с различными фенофазами, которые кодировались баллами фенологического стандарта — универсального для всех изучаемых видов растений ряда последовательно сменяющих друг друга фенофаз вегетативного или генеративного цикла, каждой из которых присвоен цифровой балл. В настоящей работе с помощью комплексных фенопоказателей анализируются лишь закономерности вегетативного цикла. Соответствующий фенологический стандарт включал следующие баллы и фенофазы: 0 — предвегетативная фаза; 1 — разрыхление и развертывание почек, появление всходов; 2 — распускание, развертывание листьев, облиствение; 3 — летняя вегетация; 4 — отмирание; 5 — поствегетативная фаза. По данным разового обследования каждой ПФП подсчитывались средние баллы — фенологические коэффициенты вегетативного цикла (KfVeg), являющие собой наиболее обобщенный вариант отражения хода сезонных изменений в растительных сообществах.

В работу вошли результаты фенологических наблюдений на пяти ПФП, представляющих два типа рельефа Висимского заповедника. Три ПФП, заложенные ещё в 1976 г., расположены в пределах нижнего и среднего высотных уровней топоэкологического профиля восточной горной части заповедника. Представляемые ими первоначально коренные (1990–1994 гг.) лесные фитоценозы (ПФП-1 — 470 м над ур. м., средняя часть пологого северо-западного склона горы Малый Сутук, пихто-ельник крупнопапоротниковый; ПФП-2 — 480 м над ур. м., очень пологая привершинная часть юго-восточного склона горы Липовый Сутук, пихто-ельник большехвостоосоково-липняковый; ПФП-4 — 400 м над ур. м., пологий юго-западный склон долины р. Сакальи, кедрово-ельник хвощово-сфагновый) подверглись последовательному воздействию двух природных разрушительных факторов — массовому ветровалу 1995 г. и крупномасштабному пожару 1998 г. Две ПФП, представляющие послелесные луга долины р. Сулём и его притоков (ПФП-15 — 390 м над ур. м., левый высокий берег р. Медвежки (приток р. Сулём), рельеф выровненный, вторичный влажный злаково-разнотравный луг; ПФП-16 — 390 м над ур. м., верховья р. Сулём, рельеф выровненный, суходольный вторичный разнотравно-злаковый луг), заложены в 1994 г.

Для проверки статистических гипотез использована общая линейная модель — ковариационный анализ (ковариата — «Дата», факторы — «ПФП», «Сукцессионный статус», «Положение в рельефе», «Год»). Авторы выражают благодарность научным сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН И. А. Кшнясеву, Ю. А. Давыдовой и Л. Е. Лукьяновой за помощь, оказанную при обработке материалов.

Существенное влияние на ход фенологических процессов в растительных сообществах оказывают их топоэкологические и фитоценотические особенности. Ковариационный анализ многолетних данных (1990–2009 гг.) показал, что главный эффект фактора «ПФП» статистически значим (рис. 1). В среднем многолетнем аспекте развитие ассимиляционного аппарата у видов растений раньше и быстрее проходит в луговых сообществах (ПФП-15, 16), в целом существенно опережая ($F(1, 1972) = 21.4$. $p = 0.00$) ПФП-1 и ПФП-2, расположенные в условиях физико-географического (Коломыц, 1979) и фенологического плакора (Беляева, 2001), а также фенологического оптимума (Беляева, 2001) восточной горной части Висимского заповедника. Попарное сравнение хода вегетативного цикла в сообществах, показало, что ПФП-1 и ПФП-2 существенно не отличаются ($F(1, 1972) = 3.4$. $p = 0.07$), а ПФП-15 и ПФП-16 отличаются ($F(1, 1972) = 4.8$. $p = 0.03$) друг от друга. Но расчёт апостериорных критериев не подтверждает достоверность разности средних многолетних фенологических коэффициентов вегетативного цикла для луговых ПФП ($p > 0.05$). Однозначно отстающей по ходу процессов вегетации является ПФП-4, расположенная в наиболее холодном, с переувлажнёнными почвами экотопе, представляющем нижний высотный уровень топоэкологического профиля.

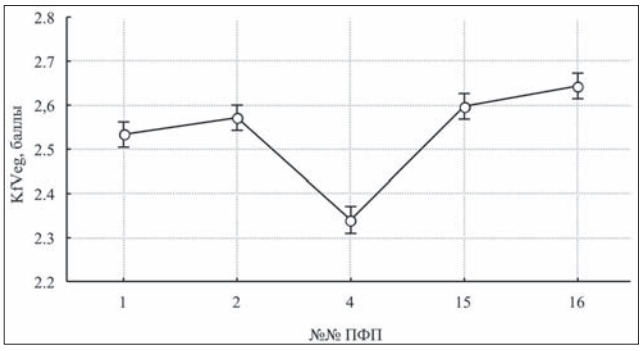


Рис. 1. График средних многолетних (1990–2009 гг.) фенологических коэффициентов вегетативного цикла для различных ПФП.

Результаты ковариационного анализа: ковариата — «Дата», фактор — «ПФП», ковариантное среднее — 09/VII; главный эффект: $F(4, 1972) = 37.3$, $p = 0.00$; вертикальные столбики — доверительные интервалы ($p = 0.95$). По оси абсцисс — номера постоянных фенологических площадей (ПФП), по оси ординат — фенологические коэффициенты (KfVeg) в баллах фенологического стандарта вегетативного цикла.

Статистически значимым оказался и фактор «Положение в рельефе» (данные 1990–2009 гг., $F(1, 1978) = 49.6$. $p = 0.00$). Сообщества нижнего и среднего высотных уровней топоэкологического профиля отстают по ходу вегетативного цикла от луговых сообществ долины р. Сулём.

Поскольку лесные растительные сообщества профиля были трансформированы ветровалом и

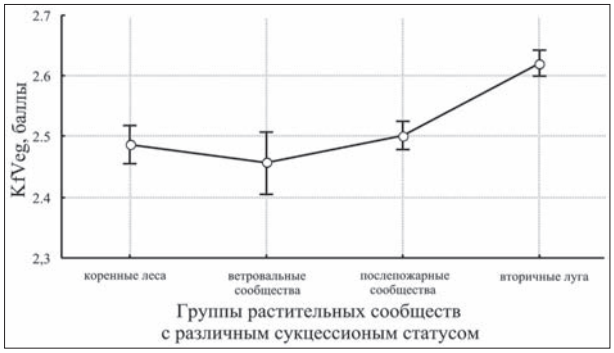


Рис. 2. График средних многолетних (1990–2009 гг.) фенологических коэффициентов вегетативного цикла для растительных сообществ с различным сукцессионным статусом.

Результаты ковариационного анализа: ковариата — «Дата», фактор — «Сукцессионный статус», ковариантное среднее — 09/VII; главный эффект: F (3, 1974) = 19.0, p = 0.00; вертикальные столбики — доверительные интервалы (p = 0.95). По оси абсцисс — группы растительных сообществ с различным сукцессионным статусом, по оси ординат — фенологические коэффициенты (KfVeg) в баллах фенологического стандарта вегетативного цикла.

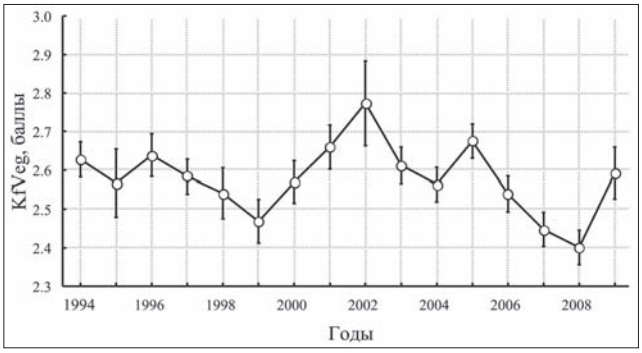


Рис. 3. График погодичной динамики средних фенологических коэффициентов вегетативного цикла, рассчитанных для всех изучаемых растительных сообществ вместе взятых.

Результаты ковариационного анализа: ковариата — «Дата», фактор — «Год», ковариантное среднее — 09 / VII; главный эффект: F (15, 1668) = 22.1, p = 0.00; вертикальные столбики — доверительные интервалы (p = 0.95). По оси абсцисс — годы, по оси ординат — фенологические коэффициенты (KfVeg) в баллах фенологического стандарта вегетативного цикла.

пожаром, то мы попытались проанализировать, отличается ли ход процессов вегетации в сообществах с различным сукцессионным статусом (данные 1990–2009 гг.). Эффект этого фактора статистически значим (рис. 2). Несмотря на сближение микроклимата лесных сообществ после разрушения в них древесного яруса с луговыми сообществами, сезонное развитие вегетативной сферы у видов растений в последних происходит существенно раньше и с большей скоростью (F (1. 1974) = 82.3. p = 0.00). Это, вероятно, определяется принципиальной разницей положения сообществ в рельефе, а также отличием их феноритмотипического состава, обусловленного принадлежностью сообществ к разным типам растительности.

Многолетняя динамика хода вегетативного цикла анализировалась на данных 1994–2009 гг. — единого периода проведения фенологических наблюдений для всех сообществ. Сезонное развитие вегетативной сферы у видов растений в сообществах существенно варьирует по годам (эффект фактора «Год» статистически значим (рис. 3)) и, по мнению Ю. С. Лынова (1991), достаточно хорошо, по сравнению с генеративной сферой, индицирует меняющиеся метеорологические условия. Реакция же различных анализируемых сообществ на меняющиеся погодные условия существенно не отличается (взаимодействие факторов «Год» и «ПФП» не значимо (рис. 4)). На рисунке видно почти синхронное изменение средних фенологических коэффициентов в течение 1994–2009 гг. Тем не менее, этот период неоднороден при сравнении хода вегетативного цикла на лугах и в сообществах топоэкологического профиля (рис. 5). В течение 1994–1997 гг. луговые сообщества значимо опережали (F (2. 353) = 4.8. p = 0.01) по ходу процессов вегетации коренные леса, в 1995 г. изменённые массовым ветровалом. В результате пожара 1998 г., сочетавшего в себе черты низового и верхового пожара огромной силы, растительный покров, в том числе древесный ярус, был полностью уничтожен, исчезли ранее существовавшие растительные сообщества с присущим им фитоклиматом, снивелированы их экологические различия, произошло изменение видового состава сообществ за счет вселения пионерных видов растений. Различия сезонной динамики вегетативных процессов в луговых и послепожарных сообществах с 1999 г. становятся несущественными (F (10. 1190) = 1.0. p = 0.49). И хотя

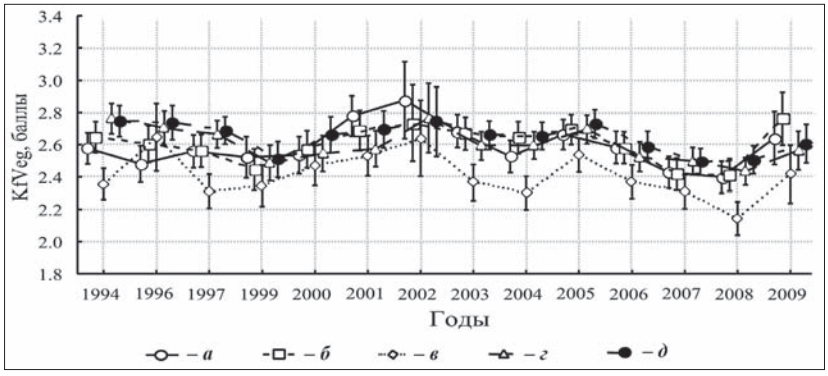


Рис. 4. График погодичной динамики средних фенологических коэффициентов вегетативного цикла, рассчитанных для различных ПФП.

Результаты ковариационного анализа: ковариата — «Дата», факторы — «Год», «ПФП», ковариантное среднее — 09 / VII; эффект взаимодействия факторов: F (52, 1459) = 0.9, p = 0.68; вертикальные столбики — доверительные интервалы (p = 0.95). Из анализа были исключены 1995 г. и 1998 г. с малым количеством наблюдений. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — фенологические коэффициенты (KfVeg) в баллах фенологического стандарта вегетативного цикла. Отдельные кривые соответствуют различным постоянным фенологическим площадям (ПФП): *а* — № 1, *б* — № 2, *в* — № 4, *г* — № 15, *д* — № 16.

луговые сообщества в большинстве случаев опережают послепожарные, значения их средних фенологических коэффициентов в большинстве случаев очень близки.

Таким образом, использование методики комплексных фенологических показателей позволяет обрабатывать данные мониторинговых наблюдений за сезонной динамикой растительных сообществ, сравнивать ход сезонных процессов даже в сообществах, относящихся к разным типам растительности, анализировать фенологическое разнообразие сообществ обследуемой территории. По результатам фенологических наблюдений за рядом растительных сообществ Висимского заповедника, можно сказать, что ход процессов вегетации в них зависит от их видового, а значит феноритмотипического состава, своеобразных экологических условий каждого конкретного сообщества, его положения в рельефе и существенно варьирует по годам в связи с меняющимися погодными условиями.

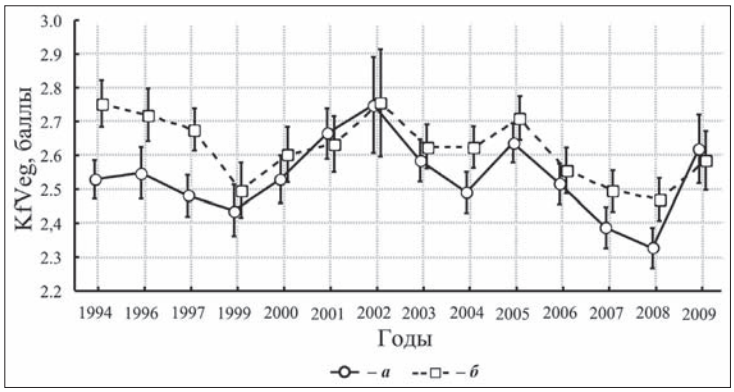


Рис. 5. График погодичной динамики средних фенологических коэффициентов вегетативного цикла для растительных сообществ с разным положением в рельефе.

Результаты ковариационного анализа: ковариата — «Дата», факторы — «Год», «Положение в рельефе», ковариантное среднее — 09/VII; эффект взаимодействия факторов: F (13, 1543) = 1.3, p = 0.20; вертикальные столбики — доверительные интервалы (p = 0.95). Из анализа были исключены 1995 г. и 1998 г. с малым количеством наблюдений. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — фенологические коэффициенты (KfVeg) в баллах фенологического стандарта вегетативного цикла. Кривые соответствуют двум группам растительных сообществ с разным положением в рельефе: *а* — растительные сообщества топоэкологическкого профиля; *б* — луга долины р. Сулем.

Список литературы

Беляева Н. В. 2001. Фенология цветения травяно-кустарничкового яруса лесных растительных сообществ Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. (Материалы научной конф., посвящ. 30-летию Висимского заповедника). Екатеринбург. С. 230–243. — *Борисова И. В.* 1972. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Т. 4. С. 5–94. — *Коломыц Э .Г.* 1979. Эколого-географические аспекты изучения горной тайги Среднего Урала // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск. С. 51–83. — *Куприянова М. К.* 2001. В. А. Батманов — основатель нового направления в фенологии // Фенологические методы в научных исследованиях и школе: Материалы региональной науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения В. А. Батманова, Екатеринбург, 16 декабря 2000 г. Екатеринбург. С. 8–17. — *Лынов Ю. С.* 1991. Фенологические процессы и структура сезонности горных территорий (на примере западного Тянь-Шаня). Л. 191 с. (Труды Чаткальского биосферного государственного заповедника. Вып. 4.) — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 223 с. — *Терентьева Е. Ю.* 2001. Комплексные фенологические показатели фитоценозов и их использование при организации феномониторинга: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Екатеринбург. 23 с.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОСЛЕ МАССОВОГО ВЕТРОВАЛА НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ»

М. В. Бобровский

Учреждение Российской академии наук Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
142290, Московская обл., Пущино, ул. Институтская, 2. E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Ключевые слова: *массовый ветровал, широколиственные леса, дубравы, естественное возобновление, ветролом, валеж.*

До настоящего времени крайне мало число исследований массовых (катастрофических ветровалов) в зоне широколиственных лесов по причине редкости здесь этого явления. Целью нашей работы является изучение массового ветровала, произошедшего в 2006 г. на большой площади лесов заповедника «Калужские засеки», и оценка его влияния на динамику этих лесов. Ветровал затронул различные типы лесных сообществ с разным составом и возрастом древостоя, включая широколиственные леса.

На основе анализа данных наземного картирования и космических снимков (TERRA (ASTER), IRS 1C/1D (PAN, LISS-3)) средствами ГИС-технологий создана карта массового ветровала 2006 г. на территории Южного участка ГПЗ «Калужские засеки» (рис. 1). Минимальный участок ветровальных нарушений, который мы относили к массовому ветровалу, имел протяженность не менее 50 м по одному из направлений.

Выявлено, что площадь ветровала составляет 285 га, он состоит из 291 участка площадью от 0.04 до 12 га. Участки площадью более 1 га составляют пятую часть от общего числа участков, занимая при

Рис. 1. Карта участков массового ветровала 2006 г. на территории Южного участка ГПЗ «Калужские засеки».

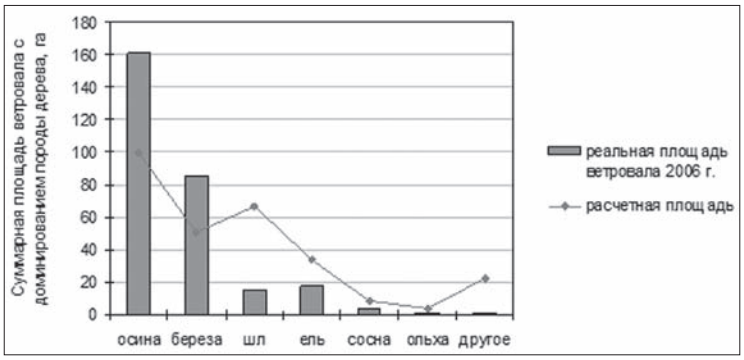


Рис. 2. Суммарные площади участков массового ветровала с доминированием разных пород деревьев (шл — широколиственные). Расчетные площади определены из общей площади ветровала и процентного соотношения площадей с доминированием разных пород на территории Ягодненского лесничества ГПЗ «Калужские засеки».

По оси абсцисс — суммарная площадь участков ветровала с доминированием вида дерева; по оси ординат — виды.

этом 70 % площади ветровала. Основная часть ветровала приходится на территорию Ягодненского лесничества (3.7 % площади лесничества). Выделен 291 участок ветровала площадью от 0.04 до 12 га. Участки ветровала площадью менее 1 га формально следует отнести к групповым ветровалам в составе катастрофического ветровала 2006 г. Собственно участки массовых ветровалов (площадью более 1 га) составляют пятую часть от общего числа участков, занимая при этом 70 % площади ветровала.

Проведен анализ площадей поражения ветровалом насаждений с преобладанием различных видов деревьев (на основе материалов лесоустройства 1999 г.). Как по числу, так и по площади преобладают участки с доминированием осины (*Populus tremula*) и березы бородавчатой (*Betula pendula*) (57 % и 30 % площади ветровала, соответственно) (рис. 2). Такое положение определяется не только преобладанием этих пород на территории, но и заметно меньшей их устойчивостью к действию шквалистого ветра. Оказалось, что наибольшей устойчивостью обладают участки леса с доминированием широколиственных пород.

Среди лесов, пострадавших от ветровала, доля средневозрастных и приспевающих насаждений достоверно выше той, которую можно было бы ожидать, исходя из общего распределения пород разных возрастов и классов возраста на территории лесничества. Поскольку возраст большинства этих древостоев по данным таксации лежит в интервале 40–70 лет, мы можем предположить, что повышенная уязвимость таких лесов может быть связана с их происхождением. Именно в период с начала Второй мировой войны и до 1980-х годов на территории лесничества активно производили сплошные рубки; маршрутные обследования показали, что большая часть поврежденных ветровалом древостоев имеет порослевое происхождение. Участки массового ветровала широколиственного леса также в большинстве представляют собой порослевые насаждения с доминированием ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), клена остролистного (*Acer platanoides*), липы мелколистной (*Tilia cordata*). Наиболее устойчивыми оказались спелые и перестойные древостои с доминированием дуба черешчатого (*Quercus robur*) — старовозрастные дубравы.

Количественный анализ сопряженности степени поражения участка леса ураганом и его положением в рельефе не дал положительных результатов. Однако при сравнительном анализе карты массового ветровала и карты овражной сети отчетливо видно, что имеются разрывы полос ветровала на участках, где овражная сеть расположена перпендикулярно направлению падения деревьев. Ураган «перескакивал» глубокие крутые овраги (глубиной более 20–30 м), тогда как леса на пологих склонах и в оврагах, расположенных по направлению удара ветра, пострадали в той же степени, что и леса на плакорах.

Для описания состояния растительности на территории массового ветровала и его дальнейшего мониторинга мы заложили пять постоянных пробных площадей (ПП) (табл.). Размер и конфигурацию ПП выбирали сообразно форме участка ветровала. Учетные трансекты расположены через 10 м, ориентированы перпендикулярно основному направлению падения деревьев. Учет валежа, образованного при падении деревьев во время массового ветровала, проводили на трансектах в пределах ПП. Отмечали вид дерева, расстояние от центра ствола до начала трансекты, измеряли диаметр ствола, длину проекции ствола на

трансекту, высоту расположения ствола относительно поверхности земли, указывали стадию разложения валежа. Средний запас валежа на изученных ПП варьирует от 198 (ПП2) до 463 (ПП1) куб.м/га, составляя в среднем 263 куб.м/га. Пространственное распределение валежа носит случайный характер.

Таблица

Характеристика постоянных пробных площадей (ПП) на участках массового ветровала 2006 г. (Южный участок заповедника «Калужские засеки»)

		ПП1	ПП2	ПП3	ПП4	ПП5
Формула древостоя	1999 г.	8Ос2Д*, 3Д2Ос1Е1Кл1Лп	5Б2Е2Лп1Д	4Ос3Д1Е1Кл1Лп	7Ос3Б+Яс+Кл	7Яс1Д1Б1Ос+Кл
	1987 г.	6Ос3Б1Д+Е, 7Д2Е1Б+Ос	2Е2Б1Д1Лп	2Д2Е2Кл2Ос	8Ос2Б+Д+Кл	7Яс1Д1Б1Ос
Возраст деревьев в древостое (по данным таксации 1999 г.), лет		Д, Е – 95; Ос, Кл, Лп – 70	Б – 35	Ос, Кл – 50; Д, Е – 95	Ос – 70	Яс – 50
Площадь участка ветровала, кв.м		89390	19370	5390	51550	2020
Линейные размеры участка ветровала (в районе ПП), м×м		150×500	40×300	20×160	100×650	30×125
Размер постоянной ПП, м×м		20×60	20×30	20×40	40×40	30×30
Число площадок учета подроста (2×2 м), шт.		50	20	30	60	30
Число-длина трансект учета валежа, шт./м		6–20	2–20	3–20	3–40	2–30
Число-длина трансект учета сломанных деревьев и ВПК (ширина 10 м), шт./м		5–20	2–20	2–20	3–40	2–30
Запас валежа на ПП по данным учета 2010 г., куб.м/га		463	278	198	390	393

Примечание. * — породы деревьев: Ос — осина, Д — дуб, Е — ель, Кл — клен, Лп — липа, Б — береза, Яс — ясень.

Учет деревьев (сломанных ураганом и единичных живых) и деревьев, образовавших при падении ветровальные почвенные комплексы (ВПК) проводили на всех ППП на трансектах шириной 10 м (табл.; вклейка I, 1). Измеряли диаметры живых и мертвых, стоящих и упавших деревьев на высоте 1.3 м; отмечали категорию состояния; для сломанных деревьев учитывали высоту, на которой сломан ствол. Сравнительный анализ числа стоящих деревьев (сломанных ураганом и единичных живых) и числа вывалов на трансектах в пределах ПП показал примерно равное соотношение случаев ветролома и ветровала. Нет достоверных отличий между средними диаметрами сломанных (29±1 см) и вываленных (26±1 см) деревьев. При этом средний диаметр уцелевших при ветровале деревьев (14±1см) достоверно меньше диаметров сломанных и вываленных деревьев.

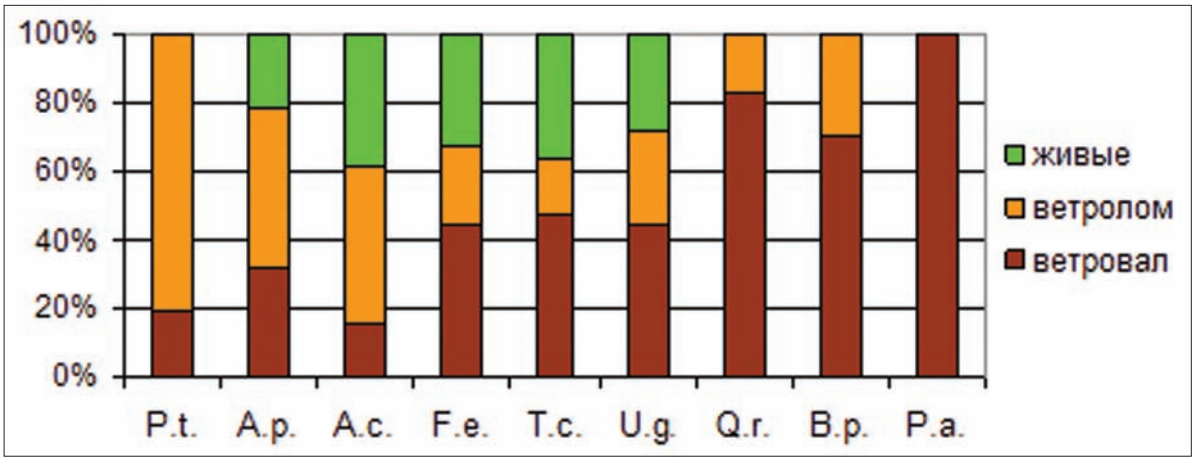
Для всех видов средние высоты слома ствола находятся в интервале 5–10 м. В целом значения этого признака варьируют от 0.5 м до 22 м. Распределение сломанных и вываленных особей по ПП тесно коррелирует с участием в их древостое осины, сломы которой составляют 60% от общего числа ветроломов. Все особи, уцелевшие при урагане — представители широколиственных видов деревьев (кроме дуба черешчатого).

Учет подроста и подлеска выполняли на сериях примыкающих площадок 2×2 м, ориентированных вдоль трасект (табл.; вклейка I, 2). Учитывали деревья, диаметр ствола которых на высоте 1.3 м равен или более 0.3 см. Для всех деревьев измеряли диаметр, для каждого вида указывали максимальную высоту ствола на площадке. В целом на участках массового ветровала отмечено возобновление осины, березы бородавчатой, ели обыкновенной (*Picea abies*) и всех шести широколиственных видов деревьев, произрастающих на территории заповедника.

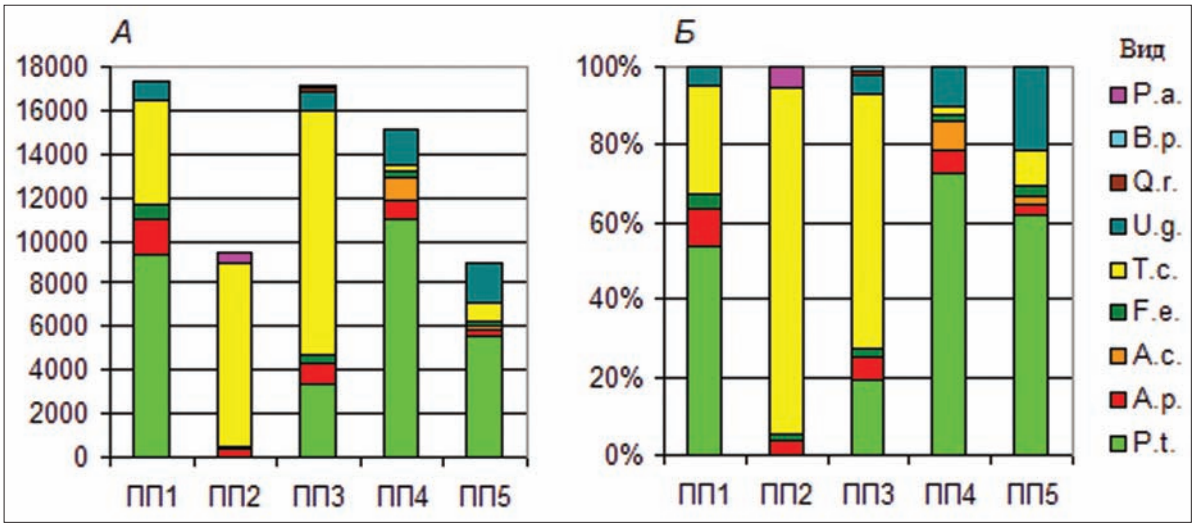
Численность подроста на разных ПП различается почти в два раза — от примерно 9000 шт./га на ПП2 и ПП5, до примерно 17300 шт./га на ПП1 и ПП3. Общая численность и богатство видового состава подроста в основном не коррелируют с освещенностью местообитаний — на небольшом по ширине и общему размеру (относительно других) участке ветровала (ПП3) достаточно света для возобновления большинства видов деревьев. Освещенность может быть лимитирующим фактором для возобновления на полосах ветровала шириной 20 м и менее (ПП5).

Видовой состав возобновления зависит, прежде всего, от возможностей заноса зачатков видов. Так, в окружении участков ветровала и на самих участках в районе ПП2, расположенной на старопахотной территории, из широколиственных видов присутствуют липа мелколистная, дуб черешчатый, клен остролистный и ясень обыкновенный. В окружении ПП1 и ПП3 присутствуют все виды деревьев, кроме клена полевого (*A. campestre*), а вокруг ПП4 и ПП5 — все присутствующие в заповеднике виды деревьев.

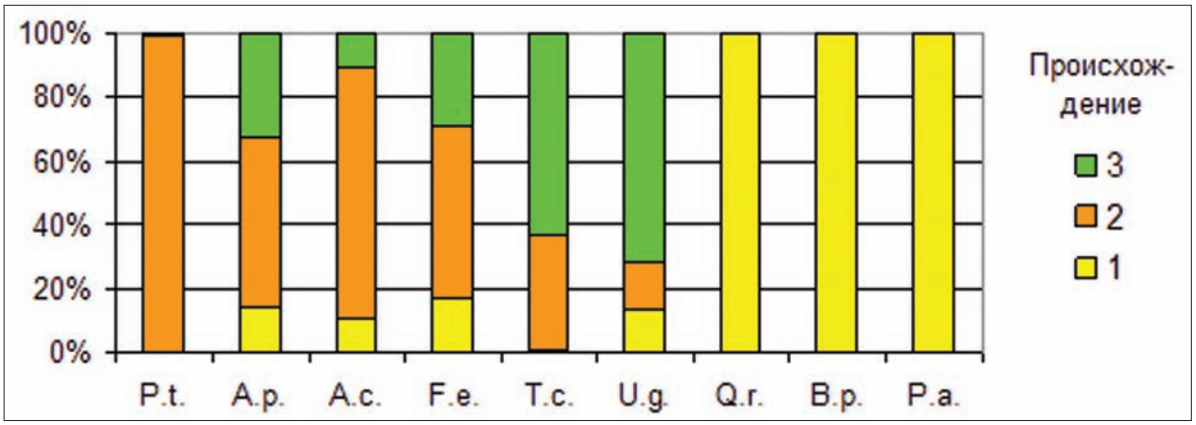
Возобновление из спящих почек упавших стволов отмечено у клена остролистного для 35% особей, ясеня обыкновенного — для 30% особей, клена полевого — для 10% особей, для осины — единично (вклейка I, 3). У особей дуба черешчатого, березы бородавчатой и ели обыкновенной описано только семенное возобновление.



1. Относительная численность особей деревьев различных категорий состояния на всех ПП по видам. Виды деревьев: P.t. — *Populus tremula*, A.p. — *Acer platanoides*, A.c. — *A. campestre*, F.e. — *Fraxinus excelsior*, T.c. — *Tilia cordata*, U.g. — *Ulmus glabra*, Q.r. — *Quercus robur*, B.p. — *Betula pendula*, P.a. — *Picea abies*. По оси ординат — доли числа особей определенной категории от общего числа особей вида; по оси абсцисс — виды.



2. Численность подроста на постоянных пробных площадях (А) и доли числа стволов подроста разных видов (Б). Обозначения видов см. выше. По осям ординат: (А) — численность подроста, шт; (Б) — доли числа особей определенного вида от общего числа особей подроста; по осям абсцисс — пробные площади.



3. Доля видов деревьев разного происхождения в составе подроста (для всех постоянных пробных площадей на территории массового ветровала).

Происхождение: 1 — семенное, 2 — вегетативное (от корневых отпрысков, корневищ, от пней и т.п.), 3 — побеги из спящих почек ствола. Обозначения видов см. выше. По оси ординат — доли числа особей определенного происхождения от общего числа особей вида; по оси абсцисс — виды.

На ПП1, ПП4 и ПП5 в подросте доминирует осина. Для ПП1 и ПП4 доминирование осины безусловно связано с ее большим участием в составе древостоя. После слома или ветровала взрослых осин произошло их активное возобновление корневыми отпрысками. На ПП5 доминирование в подросте осины может быть связано с тем, что большинство особей широколиственных видов после падения образовало поросль из спящих почек на стволах, в результате уже в первый год поверхность почвы оказалась очень сильно затенена. Низкая освещенность препятствовала семенному возобновлению, но не помешала возобновлению осины корневыми отпрысками. На ПП2 и ПП3 в подросте доминирует липа порослевого происхождения.

Анализ средних значений и диапазонов для диаметров стволов и их максимальной высоты показывают, что наибольшие темпы роста характерны для особей осины и вяза шершавого (*Ulmus glabra*). На втором месте по темпам роста — ясень и клен полевой, на третьем — клен остролистный и липа. Однако не вполне корректно говорить в целом о большей скорости роста какого-то одного вида, поскольку соотношения приростов значительно варьируют на разных ПП. Скорость роста большинства видов достоверно больше на ветровалах большой площади (ПП1 и ПП4); на ПП1 лидируют осина, клен остролистный и вяз, на ПП4 — липа. На более узких участках ветровала осина, при большой численности, не является лидером роста в высоту: на ПП2 и ПП5 по скорости роста лидирует липа, на ПП3 — ясень и вяз.

Сопоставление биометрических характеристик подроста и данных о его плотности позволяет дать прогноз состава будущих древостоев на участках массового ветровала. Осина будет участвовать в древостое на всех участках ветровала, являясь доминантом на всех участках большой площади. Можно прогнозировать устойчивое присутствие ясеня и клена остролистного в первом ярусе древостоя на всех ПП, вяза — на ПП3 и ПП5. На ПП4 заметную роль в составе древостоя может играть клен полевой. Липа сохранит участие на всех участках, однако ее выход в первый ярус древостоя можно гарантированно ожидать только на ПП2 (совместно с елью); на ПП5, хотя липа и является доминантом подроста, подавляющее большинство ее особей погибнет в ближайшие годы. Возобновление березы бородавчатой и дуба черешчатого на территории ветровала единично; возобновление сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) отсутствует.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 09-04-01689).

ПОСТЭКСАРАЦИОННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ОТДЕЛЕНИИ «СТРЕЛЬЦОВСКАЯ СТЕПЬ» ЛУГАНСКОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Л. П. Боровик

Луганский природный заповедник НАН Украины
93602, Украина, Луганская обл., п.г.т. Станично-Луганское, ул. Рубежная, 95. E-mail: borovyk@mail.ru

Ключевые слова: *постэксарационная динамика, залежные сообщества, демутация.*

На территории «Стрельцовской степи» (отделения Луганского природного заповедника) находится 9 участков залежей возрастом 19–28 лет, общей площадью 267 га. Площадь отдельных участков составляет от 10 до 70 га. Эти участки были включены в состав заповедника после его расширения в 2004 г. В течение 2004–2010 гг. проводилось обследование участков залежей. В том числе, в 2004 г. было выполнено картирование растительности заповедника в новых границах, когда было зафиксировано исходное состояние растительности залежей (Ткаченко, 2009; Ткаченко и др., 2009). Этот материал является обобщением наших наблюдений на геоботанических стационарах на залежах в течение 2005–2010 гг.

Растительность эталонной территории по типологическим признакам относится к мезофитному варианту разнотравно-дерновиннозлаковых степей. Зональными являются богаторазнотравно-дерновиннозлаковые степи формаций ***Stipeta zalesskyi, Stipeta lessingianae, Festuceta rupicolae*** и кустарниковые степи с участием *Caragana frutex* (L.) C. Koch (Лавренко, Дохман, 1933; Білик, 1977). Территория заповедника расположена в пределах Старобельской склоново-возвышенной области Задонецко-Донской провинции северо-степной подзоны степной зоны. Среднегодовая температура воздуха составляет 7.2°, годовая сумма осадков — 427 мм (Кондратюк и др., 1988).

Следует отметить, что начало восстановления растительности на залежах совпало с очень влажной климатической серией, годовое количество осадков в этот период в среднем составило 518 мм, что почти на 100 мм превысило среднемноголетние показатели, очень влажными были сезоны 2003–2005 гг. За период наблюдений сезоны 2006–2007 гг. были умеренно засушливыми, 2008–2010 гг. очень засушливыми.

Восстановление растительности происходит в условиях различных хозяйственных нагрузок, которые существенно отличаются по участкам и не были стабильными, что в значительной степени определяет особенности прохождения стадий демутации и формирование различных сообществ на одновозрастных залежах. Интенсивные пастбищные нагрузки сменялись их полным отсутствием, нагрузки в пределах участков очень неравномерны. На большинстве участков последней культурой были многолетние травы, однако на некоторых из них посевы были очень разреженными. Сенокошение проводилось без определенной периодичности, в зависимости от урожайности травостоев. Значительное влияние на процесс восста-

новления оказали пожары, наиболее крупные из которых произошли на территории заповедника в 2003 и 2008 гг.

Изучение особенностей постэксарационной динамики для мезофитного варианта разнотравно-типчаково-ковыльных степей, которое проводилось нами в течение 2005–2010 гг., показало, что, несмотря на углубляющиеся процессы антропогенной трансформации растительного покрова, демутация степных сообществ наблюдается, последовательность стадий в целом соответствует ранее установленной (Залесский, 1918) схеме: сорная стадия → корневищно-злаковая → дерновинно-злаковая → стадия вторичной целины. Продолжительность стадий значительно колеблется в зависимости от условий демутации. Характерным для региона является широкое распространение на средневозрастных залежах (17–25 лет) переходных дерновинно-корневищнозлаковых сообществ с примерно равным участием дерновинных и корневищных злаков — неустойчивых сообществ с участием *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca rupicola* Heuff., *Poa angustifolia* L. (Горшкова, 1954; Боровик, 2009).

На момент обследования в 2004 г. (Ткаченко, 2009) все участки залежей заповедника находились на корневищно-злаковой стадии демутации. Были наиболее распространены сообщества с доминированием корневищных злаков — *Elytrigia repens, Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Poa angustifolia*, которые занимали половину площадей залежей. Однако среди содоминантов этих сообществ нередко выступают степные виды — *Festuca rupicola*, *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Stipa capillata* L., которые на сбитых участках становятся доминантами. Были значительно распространены различные разнотравные группировки с доминированием *Fragaria viridis* Duch., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Cynoglossum officinale* L. На сегодня большинство площадей залежей по стадии восстановления можно отнести к переходной дерновинно-корневищнозлаковой стадии, несмотря на различия в продолжительности восстановления. Значительное количество осадков и в основном слабые хозяйственные нагрузки определили длительность доминирования корневищных злаков и закрепление на залежах ряда мезофильных видов. Геоботанические стационары на залежах представляют собой ряд по степени воздействия на растительность. Представлены варианты с умеренными пастбищными нагрузками, слабыми нагрузками (периодическое кошение), с интенсивными пастбищными нагрузками и их прекращением.

Умеренные пастбищные нагрузки. В период начала наблюдений на стационарах отмечаются корневищно-злаковые сообщества с доминированием *Elytrigia repens* и *Bromopsis inermis* на месте его посевов (табл.). За период наблюдений общее проективное покрытие падает с 75–80 % до 45–50 %, покрытие корневищных злаков (*Elytrigia repens* и *Bromopsis inermis*) постепенно падает от 55–45 % до 20–10 %. Отмечается снижение высоты корневищно-злаковых травостоев с 70–90 см до 35–45 см. Местами становится доминирующим более ксерофильный корневищный злак *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski. Участие *Poa angustifolia* значительно флуктуирует по годам (в благоприятные сезоны повышается до 15–20 %, затем падает до 1–5 %). Следует отметить, что кроме общего снижения обилия преобладающих корневищных злаков отмечается флуктуационное перераспределение их участия в зависимости от условий сезона. Возрастает участие дерновинных злаков и разнотравья. Наиболее быстро растет участие *Festuca rupicola*, формируются значительные фрагменты с ее доминированием, примесь ковылей на большинстве участков небольшая, однако выше на наиболее старом участке. Из разнотравья значительно разрасталась *Fragaria viridis*, местами другие виды (*Achillea pannonica* Scheele, *Plantago urvillei* Opiz, *Verbascum marschallianum* Ivavina et Tzvelev). На месте однородных травостоев с доминированием корневищных злаков сформировались мозаичные сообщества с фрагментарным доминированием корневищных и дерновинных злаков, выделяются разнотравные группировки. Повсеместно снижается участие мезофитных злаков — *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., снизилась ценотическая роль ряда характерных для залежей видов (*Cirsium setosum* (Willd.) Besser, *Senecio grandidentatus* Ledeb., *Picris hieracioides* L.).

Таблица

Серийные сообщества залежей на стационарах при умеренных пастбищных нагрузках

№ стационара	Сообщества	
	2005 г.	2009 г.
1	*Bromopsis inermis* + *Poa angustifolia*	*Bromopsis inermis* + *Poa angustifolia* *Bromopsis inermis* + *Festuca rupicola* *Festuca rupicola* + *Bromopsis inermis*
4	*Elytrigia repens* + *Fragaria viridis* *Elytrigia repens* + *Poa angustifolia*	*Fragaria viridis* + *Festuca rupicola* *Festuca rupicola* + *Elytrigia repens*
2	*Elytrigia repens* + *Festuca rupicola*	*Elytrigia intermedia* + R (*Achillea pannonica, Plantago urvillei, Verbascum marschallianum*) *Festuca rupicola* + *Elytrigia intermedia* *Festuca rupicola* + R

Сильные нагрузки. В условиях стабильно интенсивных пастбищных нагрузок находятся небольшие участки на периферии залежей. На 2004–2005 гг. здесь уже сформировались дерновинно-злаковые сообщества с доминированием *Festuca rupicola* (*Festuca rupicola* + *Artemisia austriaca, Festuca rupicola* + *Stipa*), со значительной примесью ковылей (*Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *S. tirsa* Steven). Эти сообщества близки по

структуре к сбитым целинным, однако полностью отсутствует целый ряд степных видов (*Poa bulbosa* L., *Bromopsis riparia* (Rehman) Holub и др.), в составе разнотравья представлены характерные для залежей виды — *Cynoglossum officinale, Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Fragaria viridis.*

Стационары были заложены на участках в верховье балки Крейдяной, где на ранних стадиях восстановления отмечались сбои, после полного снятия нагрузок отмечалось быстрое формирование дерновинно-злаковых сообществ с доминированием *Festuca rupicola*, местами со значительным участием ковылей. Один стационар заложен на косимом участке, другой находится полностью без нагрузок. Динамика структуры сообществ на этих участках обусловлена снятием пастбищных нагрузок и накоплением сухих остатков, которое несколько сдерживается пожарами (в 2003 и 2008 гг.) и периодическим кошением. На момент начала стационарных наблюдений фиксировались сообщества с доминированием *Festuca rupicola* и *Stipa lessingiana.* В качестве содоминантов отмечаются *Poa angustifolia, Fragaria viridis.* Проективное покрытие дерновинных злаков достигало 50 %. Отмечается значительное (до 20 %) участие корневищных злаков (*Poa angustifolia, Elytrigia repens, Bromopsis inermis, Elytrigia intermedia*), которое существенно колеблется по годам, но в целом увеличивается, отмечается разрастание их пятен. Наблюдалось небольшое разрастание пятен *Fragaria viridis.* Стабильно фиксировалась значительная примесь (до 3 %) мезофильных злаков (*Festuca pratensis*) и разнотравья (*Cichorium intybus* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Convolvulus arvensis* L., *Tragopogon dasyrchynchus* Artemcz., *Senecio grandidentatus* и др.). После пожара 2008 г. отмечается снижение общего проективного покрытия (с 75–80 до 60–65 %) и покрытия дерновинных злаков, особенно на некосимом участке, где были значительные накопления сухих остатков и наблюдалось выгорание дерновин. Участие корневищных злаков также несколько снижается. После пожара и засушливых сезонов 2008–2009 гг. снижается участие мезофильных луговых видов. То есть, при полном снятии нагрузок в дерновинно-злаковых залежных сообществах происходят процессы, близкие к резерватогенным, которые обусловлены накоплением мортмассы. Отмечается снижение ценотической роли дерновинных злаков и усиление роли корневищных злаков. В отсутствие выпаса в качестве разнотравной компоненты происходит разрастание эвритопных сорно-луговых видов.

Слабые нагрузки. На момент начала наблюдений отмечалось сообщество *Bromopsis inermis+Poa angustifolia.* Общее проективное покрытие падает с 85 % до 70 %, покрытие корневищных злаков падает от 70 % до 35 %. Возрастает участие *Festuca rupicola* от менее 1 %, до 10 %, *Phleum phleoides* (L.) Karst. (до 1 %). Растет участие ряда видов разнотравья — *Achillea pannonica, Convolvulus arvensis*, *Verbascum lychnitis* L., *Cirsium setosum*. Ковыли отмечаются единичными экземплярами. Формируется сообщество *Bromopsis inermis + Festuca rupicola*, выделяются разнотравные пятна.

За период наблюдений на всех стационарах отмечается рост видовой насыщенности, количество степных видов постепенно растет. Этот процесс более интенсивно идет по периферийным участкам залежей. Наиболее разнообразен состав степных видов на самом старом по продолжительности восстановления участке. Доля степантов на самом молодом стационаре составляет около 50 %, на самом старом — 70 %. При этом виды ранних стадий не выпадают, а становятся флуктуирующими, фиксируются периодически. В качестве флуктуирующих отмечаются малолетники ранних стадий восстановления — *Artemisia absinthium* L., *Consolida regalis* S.F. Gray, *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz, *Lactuca serriola* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall. Как флуктуирующие отмечаются и ряд многолетников, которые представлены в небольших количествах, и поэтому фиксируются периодически (*Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. и др.).

Таким образом, на залежах наблюдается постепенное формирование структурных элементов степных сообществ. Прослеживается зависимость последовательности формирования структуры сообществ от степени хозяйственного воздействия на растительный покров. В условиях умеренных и слабых нагрузок происходит медленное формирование злаковой основы, при интенсивных нагрузках формирование дерновинно-злаковой основы сообществ происходит быстро, однако восстановление некоторых степных синузий, видового состава также идет медленно и зависит от возраста залежей.

Список литературы

Білик Г. І. 1977. Європейсько-Азіатська степова область // Геоботанічне районування Української РСР. Київ. С. 195–262. — *Боровик Л. П.* 2009. Особенности постэксарационной демутации растительности для мезофитного варианта разнотравно-типчаково-ковыльных степей // Степи Северной Евразии: Материалы V междунар. симп. Оренбург. С. 173–175. — *Горшкова А. А.* 1954. Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 9. Л. С. 442–544. — *Залесский К. М.* 1918. Залежная и пастбищная растительность Донской области. Ростов-на-Дону. 84 с. — *Кондратюк Е. Н., Бурда Р. И., Чуприна Т. Т., Хомяков М. Т.* 1988. Луганский государственный заповедник. Растительный мир. 188 с. — *Лавренко Є.М., Дохман Г. І.* 1933. Рослинність Старобільських степів // Журн. біо-ботан. циклу ВУАН. № 5/6. С. 23–133. — *Ткаченко В. С.* 2009. «Стрільцівський степ» в фітоценотичному моніторінгу Старобільських степів // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». Т. 11. С. 6–19. — *Ткаченко В. С., Боровик Л. П., Сова Т. В., Лисенко Г. М.* 2009. Структура рослинного покриву ділянки розширення «Стрільцівського степу» (Луганська область, Україна) // Там же. С. 35–47.

ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА СКОТА НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ДОЛИННЫХ СТЕПЕЙ МАНЫЧА (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Т. С. Булгаков

Институт аридных зон ЮНЦ РАН
344006, Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41. E-mail: fungi-on-don@yandex.ru

Ключевые слова: *пастбищная дигрессия, долинные степи, Маныч-Гудило.*

Понятие «пастбищная дигрессия» (в оригинале — «пасторальная») было предложено Г. Н. Высоцким (1915) по итогам исследований степей Ергенинской возвышенности на территории современной Республики Калмыкия. В настоящее время под пастбищной дигрессией подразумевают экзогенную (аллогенную) дигрессию регрессивного типа, происходящую под влиянием чрезмерного выпаса скота и проявляющуюся как последовательные смены одних растительных сообществ другими. В начале XX в. данная проблема носила острый, но локальный характер, и спустя столетие она остаётся одной из наиболее актуальных для сохранившихся участков нераспаханных степей на юге европейской части России, используемых под пастбища многочисленными животноводческими хозяйствами в Республике Калмыкия, юго-восточной части Ростовской обл. и степной части Ставропольского края.

После основополагающих работ Г. Н. Высоцкого (1915) и И. К. Пачоского (1917), в которых были описаны основные закономерности пастбищной дигрессии, на протяжении XX века в данном регионе было выполнено множество научных исследований, посвященных этой проблеме. Однако все они проводились преимущественно на территории Калмыкии (Прикаспийской низменности и Ергенинской возвышенности), Ставропольского края и Дагестана, т. е. за пределами долины Маныча, которая имеет значительные площади целинных и залежных земель, в особенности в бассейне крупнейшего на юге России солёного оз. Маныч-Гудило. В настоящее время практически все они используются в качестве пастбищ и в значительной степени трансформированы чрезмерным выпасом скота (преимущественно овец, в меньшей степени — крупного рогатого скота).

В 2009 г. нами было начато изучение пастбищной дигрессии в охранной зоне Ростовского природного заповедника, в прибрежной части оз. Маныч-Гудило (Орловский р-н Ростовской обл.). Поскольку изучение процессов пастбищной дигрессии растительных сообществ прямыми методами требует многолетних наблюдений, нами был использован один из наиболее эффективных косвенных методов — метод трансект (профилей), основанный на непосредственной экстраполяции пространственных рядов пастбищной дигрессии во временные. Согласно этому подходу в качестве градиента пастбищной дигрессии предполагается рассматривать профиль, проведенный от места постоянной ночёвки скота в направлении более удалённых участков, на протяжении которого наблюдается постепенное ослабление комплексного воздействия скота на растительность (Абрамова, Юнусбаев, 2001).

В ходе исследований в пределах охранной зоны Ростовского природного заповедника нами было заложено 3 трансекты. Каждая трансекта, около 1200 м длиной, состояла из 5 учетных площадок, расположенных вдоль градиента пастбищной нагрузки от слабонарушенного состояния до полного сбоя растительности вблизи овцеводческих ферм (кошар) на расстоянии 150–300 м друг от друга. Описываемые площадки выбирались таким образом, чтобы в их пределах не наблюдалось существенного изменения флористического состава и смены доминантов. На каждой площадке площадью 100 м^2 (обычно в виде квадрата 10×10 м) были выполнены полные геоботанические описания (на 15 мая, 15 июня и 5 октября), что позволило выявить видовой состав и особенности растительного покрова каждой площадки и всей трансекты в целом.

В условиях района исследования преобладают каштановые почвы, преимущественно солонцеватые (Ильина, 2010). Для всех 3 трансект, в особенности трансекты № 1, характерно присутствие каштаново-солонцовых почвенных комплексов, характерных для долинных степей Маныча (Ильина, Невидомская, 2007). Растительность на протяжении всех трансект представлена сухими дерновиннозлаковыми степями, которые доминируют в долине Маныча на нижних террасах и рассматриваются рядом исследователей как особый галофитный вариант региональных степей — так называемые «долинные степи» (Горбачёв, Зацепина, 1968). Имея типично степной характер, они сохраняют следы лугового происхождения, отличаясь от аналогичных степей на водораздельных пространствах большей ксерофильностью, резкой комплексностью растительного покрова и наличием группировок галофитов в составе комплексов (Горбачёв, Зацепина, 1968).

Основу злакового травостоя ненарушенных долинных степей составляют эвксерофильные мелкодерновинные виды — ковылок (*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.) и типчак (*Festuca valesiaca* s. l.), в меньшей степени в формировании травостоя участвуют крупнодерновинные ковыли (*Stipa capillata* L., реже *S. sareptana* A. Beck. и *S. ucrainica* P. Smirn.) с постоянной примесью житняков (*Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *A. pectinatum* (Bieb.) Beauv.) и тонконога (*Koeleria cristata* (L.) Pers.) (Горбачёв, Зацепина, 1968). Разнотравье представлено ксерофильными степными и пустынно-степными видами, из которых для долинных степей характерно постоянное присутствие *Limonium sareptanum* (A. Beck) Gams, *Galatella villosa*

(L.) Reichenb. fil., *Phlomoides hybrida* (Zelen.) R. Kam. et Machnedov, *Prangos odontalgica* (Pall.) Herrnst. & Heyn, *Serratula erucifolia* (L.) Boriss., *Achillea nobilis* L., *Phlomis pungens* Willd. и др. (Шмараева, Шишлова, 2005). В значительном количестве постоянно присутствуют ксерофильные полукустарнички *Artemisia lerchiana* Web. et Stechm., *A. santonica* L. и *Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip., несколько реже отмечается *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Широко представлены ранневесенние эфемероиды (*Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., *T. gesneriana* L., *Iris pumila* L) и эфемеры (*Alyssum desertorum* Stapf, *Cerastium pumilum* Curt., *Erophila verna* (L.) Bess., *Veronica verna* L. и др.). Отличительной особенностью долинных степей является значительная роль житняков (*Agropyron pectinatum* и *A. desertorum*), а также постоянно присутствие кермека сарептского (*Limonium sareptanum*) (Горбачёв, Зацепина, 1968).

По итогам исследований, видовое разнообразие сосудистых растений на учётных площадках в пределах трансект меняется от 40 до 66 видов на 100 м^2, не обнаруживая значительных колебаний, за исключением первой и последней учётных площадок (см. таблицу).

Таблица

Изменение синтетических параметров травостоев на трансектах

Трансекты	Синтетические параметры травостоя	Учётные площадки трансект				
		1	2	3	4	5
№ 1	Проективное покрытие, %	70	65	60	60	25
	Максимальная высота травостоев, см	50	60	60	90	90
	Средняя высота травостоев, см	35	35	30	50	20
	Количество видов	50	57	56	51	40
№ 2	Проективное покрытие, %	65	60	55	45	20
	Максимальная высота травостоев, см	50	40	40	50	60
	Средняя высота травостоев, см	30	30	25	30	15
	Количество видов	50	58	61	62	45
№ 3	Проективное покрытие, %	75	70	60	75	35
	Максимальная высота травостоев, см	60	50	50	100	120
	Средняя высота травостоев, см	40	35	30	50	20
	Количество видов	51	66	65	64	54

Не наблюдается выраженного снижения видового богатства по градиенту пастбищной нагрузки, на протяжении трансект число видов растений начинает снижаться только с третьей учётной площадки (обычно 500–600 м от ферм). В то время как на второй площадке оно достигает максимума для трансект № 1 и № 3 (900–1000 м от ферм), а для трансекты № 2 наибольшее число видов зафиксировано на четвертой площадке. Даже на расстоянии 50–100 м от ферм видовое богатство травостоев составляло не менее 40 видов. Такое распределение видового разнообразия противоречит многочисленным утверждениям о значительном уменьшении видового разнообразия по мере нарастания пастбищной нагрузки (Высоцкий, 1915; Горбачёв, 1974; Джапова, 2007). В нашем случае это несоответствие объясняется внедрением значительного числа синантропных видов в нарушенные сообщества, и появление их не только покрывает убыль выпадающих неустойчивых к выпасу видов, но часто превышает ее (трансекта № 3).

Такое объяснение подтверждается при сравнении сходства видового состава учётных площадок каждой трансекты с помощью коэффициента Жаккара (K_j). При сравнении первой учётной площадки с остальными, по мере их взаимного отдаления происходит уменьшение сходства видового состава: K_j для площадок I и II всех трансект он имеет наибольшее значение (для трансекты № 1 — 0.84, № 2 — 0.83, № 3 — 0.72), далее этот показатель постепенно падает и при сравнении участков I и V составляет наименьшее значение (меньше 0.2 для всех каждой трансекты), что свидетельствует о существенном изменении видового состава сообществ.

Полученные данные о синтетических параметрах травостоев свидетельствуют о снижении проективного покрытия, средней высоты травостоя и исчезновении ярусности по градиенту пастбищной дигрессии (табл.). Некоторое увеличение этих параметров происходит на четвертых площадках, что связано с переходом роли доминанта к *Poa crispa,* образующего ассоциации с высоким проективным и истинным покрытием. Привлекает внимание заметная разница между средней и максимальной высотой травостоев (несколько увеличивающаяся по градиенту пастбищной дигресии), которая возникает за счет внедрения высокорослых малопоедаемых видов. Однако на сильносбитых участках стравливаются и малопоедаемые виды растений, с чем связаны низкие значения максимальной высоты травостоя в условиях наибольшей пастбищной нагрузки.

По итогам проведённых исследований представляется возможным выделить 6 степеней пастбищной нарушенности растительности долинных степей, которые в целом соответствуют выделяемым разными исследователями стадиями пастбищной дигрессии (Высоцкий, 1915, Пачоский, 1917; Горбачёв, 1974, Джапова, 2007) и характеризуются наличием определённых доминантов:

1. Полное отсутствие выпаса — в целом соответствует стадии недостаточного выпаса по И. К. Пачоскому (1917) и является крайним состоянием степей, которое наблюдается в настоящее время только на заповедных островах оз. Маныч-Гудило (о-в Безводный). Близкое к нему состояние характерно для фрагментов степей, значительно удалённых от ферм и населённых пунктов. В таких условиях наблюдается ха-

рактерное накопление подстилки из отмерших растений, вследствие чего происходит частичное подавление роста плотнодерновинных злаков (*Stipa lessingiana, S. capillata*) и увеличение доли рыхлодерновиных злаков (*Agropyron cristatum* и *A. desertorum*, иногда *Elytrigia repens*) в сложении травостоев. Характерно массовое развитие в нижнем ярусе таких мезофильных видов, как *Lamium amplexicaule* и *Galium aparine*, которые развиваются в подобных сообществах как гемиэфемеры.

2. Минимальная степень пастбищной нарушенности — в целом соответствует ковыльной стадии пастбищной дигрессии по Б. Н. Горбачёву (1974) или стадии умеренного выпаса по И. К. Пачоскому (1917). Характеризуется доминированием ковылей (*Stipa lessingiana,* в меньшей степени *S. capillata,* реже *S. ukrainica, S. sapertana*) с содоминированием типчака (*Festuca valesiaca* s. l.) и степного разнотравья. Такое состояние степных сообществ наблюдается в условиях минимального выпаса копытных (как диких, так и домашних), препятствующего формированию плотного мёртвого покрова из отмерших растений. В районе исследования подобные участки сосредоточены преимущественно на расстоянии более 2–3 км от животноводческих ферм.

3. Слабая степень пастбищной нарушенности — в целом соответствует типчаковой стадии пастбищной дигрессии по Б. Н. Горбачёву (1974) или стадии угасания ковылей по И. К. Пачоскому (1917), для которой свойственно выпадение крупнодерновинных ковылей (кроме *Stipa capillata*), ослабление ковылка (*S. lessingiana*) и увеличение роли типчака (*Festuca valesiaca* s. l.). При интенсивном выпасе овец, активно стравливающих типчак, типчаковая стадия может отсутствовать, а роль доминанта переходит к плохо поедаемому ковылю волосовидному (*S. capillata*), что подтверждается также наблюдениями в пределах Калмыкии (Джапова, 2007). Усиление роли типчака на данной стадии происходит как благодаря выпадению конкурентов за влагу — ковылей, так и по причине лучшей переносимости вытаптывания скотом (Лачко, Суслякова, 1997).

4. Умеренная степень пастбищной нарушенности — в целом соответствует стадии фитоценотических патиентов по Б. Н. Горбачёву (1974). По нашим наблюдениям, для неё характерно выпадение типчака и переход доминирования к житнякам, часто в сочетании с полынями (*Artemisia lerchiana* и *A. santonica* для засолённых почв и *A. austriaca* — для слабозасолённых и незасолённых) и пижмой тысячелистниковой (*Tanacetum achilleifolium*). Житняки способны удерживаться в травостоях дольше типчака, что объясняется косвенным влиянием выпаса: уплотнение почвы усиливает ее сухость, а это способствует ослаблению менее засухоустойчивого типчака (Кожевникова, Трулевич, 1971). Также на этой стадии на наиболее засолённых почвах (трансекта № 1) отмечено возрастание роли мятлика курчавого *Poa crispa* (syn. *P. bulbosa* var. *vivipara*) и многолетнего пустынно-степного разнотравья (*Galatella villosa, Limonium sareptanum, Serratula erucifolia, Phlomoides hybrida*) и однолетников (в т. ч. эфемеров *Alyssum desertorum, Erophila verna, Veronica verna* и др.).

5. Сильная степень пастбищной нарушенности — в целом соответствует метлицевой стадии пастбищной дигрессии по Б. Н. Горбачеву (1974) и стадии подножного сбоя по И. К. Пачоскому (1917). Происходит почти полное выпадение естественных степных доминантов (в т. ч. житняков), ведущая роль в травостое переходит к гемиэфемероиду — мятлику курчавому (метлице) *Poa crispa* и эфемерам *Anisantha tectorum* и *Bromus squarrosus*, а место степного разнотравья занимают непоедаемые сорные виды (*Cardaria draba, Carduus acanthoides, Onopordum acanthium* и др.). Сильно нарушенные участки располагаются непосредственно вокруг ферм и населенных пунктов.

6. Очень сильная степень пастбищной нарушенности — в целом соответствует эфемеровой стадии пастбищной дигрессии (Горбачёв, 1974), или стадии выгона (Пачоский, 1917), на которой ведущая роль переходит к однолетникам-эфемерам и гемиэфемерам (*Ceratocarpus arenarius, Chorispora tenella, Capsella bursa-pastoris, Bromus japonicus, B. squarrosus, Eremopyrum orientale, E. triticeum, Lepidium perfoliatum, L. ruderale*), а также позднелетним однолетникам (*Atriplex aucheri, A. tatarica, Bassia sedoides, Eragrostis minor, Polycnemum arvense, Polygonum arenastrum, P. salsugineum* и др.), среди которых преобладают галотолерантные виды. Подобные участки характеризуются резким падением проективного покрытия травостоев (вплоть до обнаженной почвы) и обычно располагаются только вблизи крупных животноводческих ферм и населенных пунктов.

Таким образом, процесс пастбищной дигрессии в долинных степях Маныча проявляется в смене видового состава сообществ, обусловленной различной устойчивостью видов растений к поеданию и вытаптыванию скотом, а также их засухоустойчивостью в условиях уплотнения почвы. При выпасе овец в условиях долинных степей по мере увеличения пастбищной нагрузки возможно выделить 5 стадий дигрессии по характерным растительным доминантам: 1) ковыли; 2) типчак; 3) житняки и полыни; 4) мятлик курчавый; 5) двудольные однолетники. Выделенные стадии характерны для степных пастбищ на нижних пойменных террасах в пределах бассейна озера Маныч-Гудило (Ростовская обл., Ставропольский край и Республика Калмыкия).

Список литературы

Абрамова Л. М., Юнусбаев У. Б. 2001. Опыт изучения синантропизации при пастбищной дигрессии степей Зауралья методом трансект // Экология. № 6. С. 474–477. — *Высоцкий Г. Н.* 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикладной ботанике. Т. 8. Вып. 10–11. С. 1113–1443. — *Горбачёв Б. Н., Зацепина Д. Я.* 1968.

О понятии «долинные степи» // Бот. журн. Т. 53. № 6. С. 839–841. — *Горбачёв Б. Н.* 1974. Растительность и естественные кормовые угодья Ростовской области. Ростов-на-Дону. 152 с. — *Джапова Р. Р.* 2007. Динамика растительного покрова Ергенинской возвышенности и Прикаспийской низменности в пределах Республики Калмыкия: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. 48 с. — *Ильина Л. П.* 2010. Особенности формирования и свойства почв заповедника «Ростовский» // Мониторинг природных экосистем долины Маныча. Ростов-на-Дону. С. 5–15. (Тр. ФГУ «Ростовский природный заповедник «Ростовский». Вып. 4.) — *Ильина Л. П., Невидомская Д. Г.* 2007. Солевой режим каштанового-солонцовых комплексов долины Маныча // Вестн. Южного научного центра РАН. Т. 3. № 4. С. 47–52. — *Кожевникова Н. Д., Трулевич Н. В.* 1971. Сухие степи внутреннего Тянь-Шаня // Влияние выпаса на растительность и возрастной состав популяций основных растений. Фрунзе. 211 с. — *Лачко О. А., Суслякова Г. О.* 1997. Биоэкологическая сущность пастбищной дигрессии в Калмыкии // Аридные экосистемы. Т. 3. № 5. С. 75–80. — *Пачоский И. К.* 1917. Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Херсон. 366 с. — *Шмараева А. Н., Шишлова Ж. Н.* 2005. Долинные степи в заповеднике «Ростовский» // Состояние особо охраняемых территорий европейской части России. Воронеж. С. 194–198.

ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА И ИХ ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ

С. В. Васильев, Ф. А. Чепик

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С. М. Кирова
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5. E-mail: vasiliev_fta@mail.ru

Ключевые слова: *древесные растения, самосев.*

Городская дендрофлора, сформированная при активном вмешательстве человека, отличается богатством и неоднородностью. Объясняется это, прежде всего, большим разнообразием урбанизированных ценозов (агроценозов), в формировании которых принимают участие как аборигены, так и экзоты. Использование в практике зеленого строительства древесных растений из разных регионов с различающимися экологическими свойствами дает пеструю картину их адаптации к специфическим городским условиям. Одним из интегральных критериев оценки приспособленности растений к условиям конкретной местности является способность успешного прохождения репродукционного цикла, завершающегося образованием жизнеспособных зародышей семян и появлением самосева.

Исследования по данному вопросу проводились в Санкт-Петербурге в 2003–2009 гг. Основными задачами были: изучение видового состава самосева, особенности прорастания семян, укоренения всходов и распределения их по площади в различных условиях местопроизрастания, прорастания семян и укоренения всходов. Для этого прокладывались маршрутные ходы и закладывались учетные площадки. Параллельно определялись посевные качества семян.

Проведенная работа показала, что в Санкт-Петербурге имеется самосев у 88 таксонов древесных растений, из них у 25 видов самосев появляется регулярно, у остальных — спорадически. Наиболее обильно и регулярно самосев появляется у клена остролистного, клена ложноплатанового, вяза голого, дуба черешчатого, дуба красного, черемухи обыкновенной, ясеня обыкновенного, рябины обыкновенной. Главными факторами, определяющими возможность семенного воспроизведения древесных растений в городе, являются:

1. Способность растений образовывать семена с полностью сформированным зародышем. В городских условиях многие виды древесных растений, способные регулярно цвести и плодоносить, не образуют самосев ввиду формирования партеноспермических семян. Анализ результатов экспериментального высева семян аборигенных и интродуцированных видов, собранных в Ботаническом саду Лесотехнической академии, указывает на неоднородность их посевных качеств, проявляющуюся как у близкородственных видов, так и у разных семейств и порядков, и не зависящую от географического положения ареалов естественного распространения рассматриваемых растений. Больше всего всходов дали семена ореха маньчжурского, хеномелеса японского, барбариса тунберга ф. темно-пурпуровая, клена ясенелистного (доля проросших семян превышала 70 %). Семена барбариса обыкновенного, барбариса амурского, шиповника майского, шиповника колючейшего и бересклета европейского не дали всходов ни весной следующего года, ни через год.

Причинами партеноспермии часто выступают: эмбриологические нарушения на разных этапах генеративного цикла в связи с техногенными загрязнениями (Третьякова и др., 2005; и др.), неблагоприятные погодные условия в момент опыления или оплодотворения (Эмбриология…, 2000), отсутствие агентов опыления, повреждение пыльцы факторами внешней среды, в том числе из-за загрязнения атмосферного воздуха, и т. д.

2. Обильность плодоношения. Преимущество в семенном размножении получают те виды, у которых образуется достаточно большое число семян. Согласно результатам количественного учета самосева древесных растений по маршрутным ходам в Ботаническом саду Лесотехнической академии наибольшую представленность имеют сеянцы клена остролистного (86.3 %). Под пологом материнских деревьев клена

остролистного было зарегистрировано, в среднем, 245 шт./м^2 семян. Несмотря на значительный отпад (у 74.6 % семян зародыш по тем или иным причинам погибает, и они, таким образом, не прорастают), оставшихся 25.4 % семян вполне достаточно для обеспечения обильного появления всходов.

Для каждой особи обильность плодоношения связана с числом и местом заложения генеративных органов (что видоспецифично), процессами опыления и оплодотворения и с образованием плодов и семян с вполне сформированным зародышем. Отчасти эти процессы определяются схемой строения кроны, экспозицией части кроны по отношению к сторонам света и господствующему направлению ветра в период опыления. Изучение сеянцев дуба черешчатого в пределах площади проекций крон материнских деревьев выявило неравномерность их численного и высотного распределения в зависимости от удаленности от стволов материнских деревьев (рис. 1).

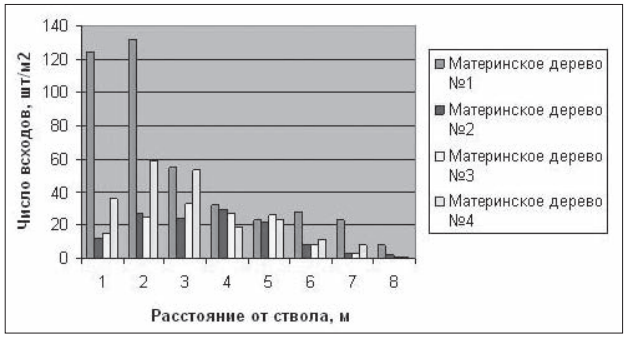


Рис. 1. Число всходов дуба черешчатого в зависимости от удаленности от ствола материнского дерева.
По вертикальной оси — число всходов, шт./м^2; по горизонтальной оси — расстояние от ствола, м.

При удалении от ствола происходит нарастание числа сеянцев на учетных площадках, достижение его максимального значения и постепенное убывание Наибольшее число сеянцев наблюдалось в промежутке 1–3 м от ствола (здесь сосредоточено, в среднем, 56.6 % от общего числа самосева), что связано с образованием максимального числа желудей в верхней и средней частях кроны материнского дерева, которые характеризуются лучшей освещенностью.

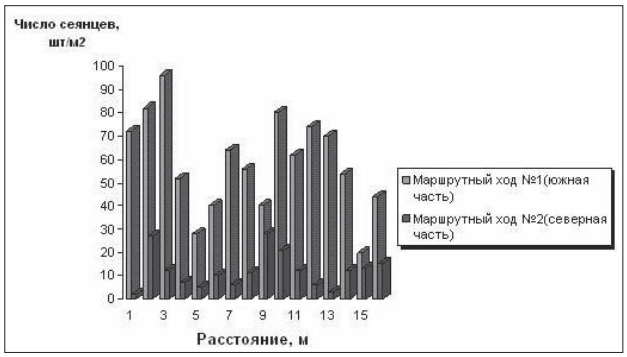


Рис. 2. Число сеянцев дуба красного в северной и южной частях проекций крон материнских деревьев.
По вертикальной оси — число сеянцев, шт./м^2; по горизонтальной оси — расстояние от ствола, м.

На примере самосева дуба красного мы наблюдаем различие в густоте самосева в северной и южной частях проекций крон материнских деревьев (рис. 2): в пределах маршрутного хода 1 (который проходит в южной части проекции крон) средняя густота сеянцев разного возраста составляет 58 шт./м^2, а в пределах маршрутного хода (проходящего в пределах северной части проекции крон) 2–14 шт./м^2, что почти в 4 раза меньше. Это подтверждает существенное влияние ориентации крон по отношению к сторонам света на число заложившихся цветочных зачатков.

3. Периодичность плодоношения древесных растений. Преобладание в городских зеленых насаждениях самосева одних видов, а также незначительная представленность самосева других видов отчасти связаны и с различной периодичностью их плодоношения.

Таблица

Возрастное распределение самосева дуба красного, дуба черешчатого, клена ложноплатанового и клена остролистного, шт. (учет 2005 г.)

Возраст, лет	Вид			
	Дуб красный	Дуб черешчатый	Клен ложноплатановый	Клен остролистный
1	1	–	336	120
2	6	–	–	27
3	7	138	53	170
4	51	74	11	9
5	48	–	97	109
6	11	–	4	3
7	7	–	1	–

Данные таблицы указывают на наличие чередования урожайных и неурожайных лет у всех 4 рассматриваемых видов, что может быть обусловлено, с одной стороны, погодными условиями в период заложения и развития цветочных зачатков, цветения и оплодотворения, развития плода и семени, их созревания и распространения (Лосицкий, 1974; Shibata Mitsue et al., 2002; и др.), а с другой — динамикой внутренних ресурсов растения (Kon Hirokazu et al., 2005), либо кумулятивным воздействием на репродуктивную сферу внешних и внутренних факторов (Fukumoto Hiroshi, Kajimura Hisashi, 2005). Наиболее резко это явление выражено у видов с относительно крупными плодами. У дуба черешчатого найдены только трех- и четырехлетние растения. Самосев дуба красного на 75.6 % представлен четырех- и пятилетними сеянцами. У клена ложноплатанового и клена остролистного наблюдается более-менее регулярное чередование урожайных и неурожайных лет. Синхронное наступление урожайных лет у клена остролистного и клена

ложноплатанового, а также наблюдавшееся обильное плодоношение дуба красного и дуба черешчатого два года подряд позволяют сделать вывод о том, что главной причиной периодичности плодоношения у рассматриваемых видов являются условия внешней среды.

4. Наличие подходящего субстрата. Наиболее благоприятными для появления самосева оказываются закрытые или полуоткрытые пространства со слаборазвитым живым напочвенным покровом (ЖНП), территории обрабатываемых куртин, живых изгородей, сорные места. Например, на обработанных куртинах и живых изгородях Ботанического сада Лесотехнической академии были обнаружены сеянцы древесных растений, относящиеся к 9 видам (барбарис тунберга ф. темно-пурпуровая, чубушник венечный, вяз мелколистный, вяз гладкий, клен остролистный, липа мелколистная, бобовник альпийский, черемуха обыкновенная, кизильник блестящий). Плотный и мощный листовой опад часто создает механические препятствия для скорейшего закрепления всходов в субстрате: у обследованных неукоренившихся проростков дуба черешчатого и клена остролистного наблюдалось характерное спиралевидное скручивание корешков. Это влечет повреждение зародышевых корешков низкими температурами (наблюдалось потемнение их кончиков), либо их иссушение. Разновременность прорастания семян служит адаптацией к изменчивым погодным условиям (в Санкт-Петербурге процесс прорастания семян клена остролистного начинался в конце марта — начале апреля и заканчивался в начале — середине мая).

Определенное значение для появления самосева имеет степень развития ЖНП. По нашим данным, численное распределение самосева клена ложноплатанового указывает на взаимосвязь числа сеянцев на единице площади и общего проективного покрытия травянистых растений на учетной площадке. Наиболее благоприятные условия для прорастания семян и укоренения всходов создаются на учетных площадках с полным отсутствием ЖНП: здесь обнаружено максимальное число сеянцев (132 шт./м^2). На учетной площадке с проективным покрытием ЖНП 50 % густота самосева снижается на 34 % и составляет 91 шт./м^2. На учетной площадке с проективным покрытием ЖНП в 100 % было зарегистрировано всего 18 шт./м^2 сеянцев клена ложноплатанового. На первых этапах травянистые растения создают механические препятствия для закрепления всходов древесных растений в субстрате, затем решающее значение приобретает конкуренция за воду и элементы минерального питания.

Изучение естественного возобновления древесных растений в городских условиях позволят создавать долгосрочные прогнозы развития урбаноценозов в условиях возрастающей антропогенной нагрузки и оптимизировать ассортимент видов для создания и реконструкции городских насаждений.

Список литературы

Лосицкий К. Б. 1974. Некоторые закономерности в появлении и развитии самосева дуба в зависимости от географической среды // Лесное хозяйство. № 4. С. 17–23. — *Третьякова И. Н., Романова Л. И., Носкова Н. Е.* 2005. Половая репродукция хвойных в условиях техногенеза и изменившегося за последние годы климата // Всерос. конф. «Природная и антропогенная динамика наземных экосистем», посвящ. памяти выдающегося исследователя лесов Сибири Анатолия Сергеевича Рожкова (1925–2005 гг.), Иркутск, 11 — 15 октября, 2005: Материалы Всерос. конф. Иркутск. С. 202–204. — *Эмбриология* цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. 2000 / Е. В. Андронова, Г. М. Анисимова, М. В. Баранова. СПб. 640 с. — *Fukumoto Hiroshi, Kajimura Hisashi.* 2005. Cumulative effects of mortality factors on reproductive outpute in two co-occurring *Quercus* species: Which mortality factors most strongly reduce reproductive potential? // Can. J. Bot. Vol. 83. № 9. P. 1151–1158. — *Kon Hirokazu, Noda Takashi, Erazawa Kazuhiko, Koyama Hiromasa, Yasaka Michiyasu* 2005. Proximate factors causing mast seeding in *Fagus crenata*: The effects of resource level and weather cues // Can. J. Bot. Vol. 83. № 11. P. 1402–1409. — *Shibata Mitsue, Tanaka Hiroshi, Iida Shigeo, Abe Shin, Masaki Takashi, Niiyama Kaoru, Nakashizuko Tohru*. 2002. Synchronized annual seed prodoction by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan // Ecology (USA). Vol. 83. № 6. P. 1727–1742.

СИНМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСОКОГОРНОЙ ДРИАДОВОЙ ТУНДРЫ АЛТАЯ

И. В. Волков

Томский государственный педагогический университет
634041, Томск, ул. Ключевская, 60. E-mail: volkovhome@yandex.ru

Ключевые слова: *синморфология*, *высокогорная тундра, дриада.*

Тундры с доминированием дриады острозубчатой (*Dryas oxyodonta* Juz.), представляют собой типичный компонент высокогорной растительности Алтая, описанный в работах различных авторов (Куминова, 1960; Огуреева, 1980; Седельников, 1988; и др.). Вместе с тем, до сих пор довольно слабо исследованы фитоценотические и особенно синморфологические особенности данного сообщества. Отнесение *Dryas oxyodonta* (как и других видов рода *Dryas* L., широко представленных в полярных и высокогорных тундрах) к биоморфе кустарничков требует весьма объективного обоснования. На Алтае дриада острозубчатая практически всегда встречается в виде геофитизированного (или погруженного) кустарничка, над поверхно-

стью субстрата у которого поднимаются только отдельные листья или их розетки, а деревянистые побеги погружены в листовую подстилку, почву или мох. Такие жизненные формы, формирование которых в суровых условиях высокогорий и полярной тундры имеет экологические предпосылки, мы назвали «псевдотравянистыми» растениями (Волков, 2002). Псевдотравянистые растения максимально используют более благоприятный температурный режим почв, имеющий более высокие средние значения температур, чем прилегающий слой воздуха, что благоприятно сказывается на общем температурном режиме растения и способствует сохранению его многолетней подземной части. В некоторых субэкстремальных местообитаниях, условия которых препятствуют формированию значительных надземных ярусов, псевдотравянистые растения, благодаря нарастанию подземных побегов, способны доминировать, создавая сомкнутые, относительно закрытые фитоценозы. Примером таких сообществ является дриадовая тундра (Волков, 2007). Иногда встречаются экземпляры острозубчатой дриады, у которых деревянистые побеги лежат на поверхности субстрата, но в данном случае подобная шпалерная биоморфа, образовавшаяся в результате мерзлотного выпирания из грунта, является нетипичной для данного вида.

Пространственная структура фитоценоза наиболее адекватно отражается в его синморфологическом строении, характеризующимся разнообразием биоморф растений, их количеством, размерами и расположением в пространстве. Информация об синморфологическом строении растительного сообщества позволяет связать геометрические параметры фитоценозов с принципами их функционирования в определенных условиях и закономерностями их пространственного распределения, т. е. решить ряд фитоценологических задач, и, прежде всего, может быть использована для фитоиндикации процессов, происходящих в этих сообществах. Для изучения синморфологического строения дриадовой тундры мы использовали специализированную систему жизненных форм (морфотипов), разработанную для высокогорных растений (т. е. акцентирующую внимание именно на их специфических морфологических особенностях) (Волков, 2007): 1. Миниатюрные (карликовые) многолетники; 2. Травянистые многолетники с размерами, не превышающими 10–15 см, названные экотопическими герпетофитами: 2.1. Мезоморфные травянистые двудольные герпетофиты, включая малакофильные (мягколистные) и полусуккулентные растения; 2.2. Мезоморфные однодольные травянистые герпетофиты; 2.3. Суккулентные герпетофиты; 2.4. Ксероморфные травянистые герпетофиты: 2.4.1. Ксероморфные двудольные травянистые герпетофиты; 2.4.2. Недерновинные граминоиды-герпетофиты; 2.5. Дерновинные морфотипы: 2.5.1. Двудольные дерновинные герпетофиты; 2.5.2. Дерновинные граминоиды; 3. Древесные герпетофиты: 3.1. Псевдотравянистые растения; 3.2. Шпалерные растения; 3.3. Кустарнички; 3.4. Нивелированные кустарники; 4. Плотные формы «экотопических герпетофитов», которые включают: 4.1. Подушковидные растения; 4.2. Плотнодерновинные двудольные цветковые растения; 4.3. Плотнодерновинные граминоиды (tussock); 5. Морфотипы растений относительно благоприятных местообитаний высокогорной зоны, включающие: 5.1. Мезоморфные растения лугов: 5.1.1. Двудольное среднетравье; 5.1.2. Двудольное высокотравье; 5.2. Мезоморфные граминоиды; 5.3. Прямостоячие кустарники; 5.4. Деревья; 6. Морфотипы семиаридных и аридных высокогорий: Ксероморфные полукустарнички и полукустарники. При синморфологическом описании фитоценоза с использованием данной системы жизненных форм приводилось их глазомерное распределение в процентах от проективного покрытия цветковых растений, которое принималось за 100 % (рис. 1, 2).

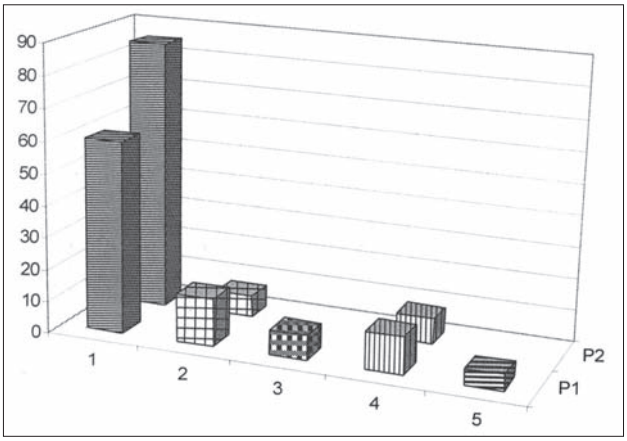


Рис. 1. Синморфологические спектры дриадовых тундр на Катунском хребте (P1) и хребте Талдуаир (P2).

По оси абсцисс — морфотипы: 1 — псевдотравянистые растения, 2 — дерновинные граминоиды, 3 — недерновинные граминоиды, 4 — мезоморфные двудольные травянистые герпетофиты, 5 — кустарнички. По оси ординат — проценты.

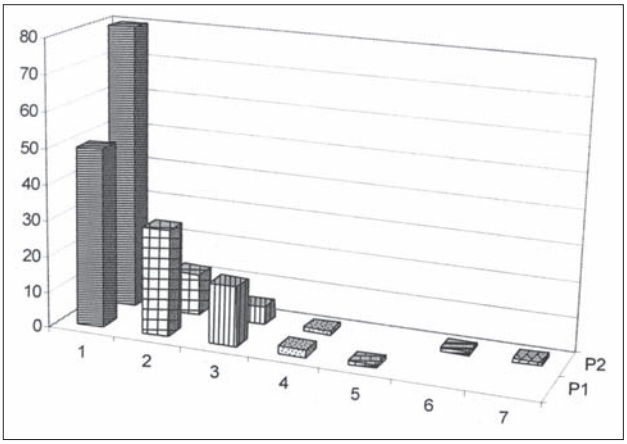


Рис. 2. Синморфологические спектры лишайниково-дриадовой тундры на г. Саганы (отроги хр. Иолго) (P1) и медальонной дриадовой тундры (окрестности горы Сарлык) (P2).

По оси абсцисс — морфотипы: 1 — псевдотравянистые растения, 2 — дерновинные граминоиды, 3 — мезоморфные травянистые двудольные герпетофиты, 4 — миниатюрные многолетники, 5 — суккулентные герпетофиты, 6 — кустарнички, 7 — двудольные дерновинные герпетофиты. По оси ординат — проценты.

Высокогорная лишайниково-дриадовая тундра изучалась нами на северном макросклоне Катунского хребта в долине р. Мульта (юго-западная часть Республики Алтай, 2180 м над ур. м.) (рис. 1), где такие тундры занимают положительные формы мезорельефа на боковых отрогах главного хребта. Для синморфологического описания был взят участок с преобладанием дриады (с общим проективным покрытием (ОПП) около 50 %). Мхи в описанном участке дриадовой тундры играют относительно небольшую роль, гораздо большее значение имеют лишайники (около 20 % от ОПП). Дриадовая тундра также изучалась на хребте Талдуаир (Юго-Восточный Алтай), на склоне северо-западной экспозиции (2650 м над ур. м.) (рис. 1). Общее проективное покрытие в сообществе достигало 80 %. Значение мхов и лишайников в сообществе относительно невелико. Лишайниково-кобрезиево-дриадовая тундра изучалась на горе Саганы (северо-восточный отрог хр. Иолго, северная часть Республики Алтай) (рис. 2). Общее проективное покрытие фитоценоза достигает 65 % (30 % приходится на выходы скал, камни, мерзлотные медальоны). Лишайники (отчасти и мхи) в сообществе дают около 45 % от ОПП. На Семинском хребте (окрестности г. Сарлык, северная часть Республики Алтай) проводилось исследование дриадовых медальонных тундр вблизи верхней границы леса (рис. 2). Тундровые группировки на выположенных участках имеют вид более или менее симметричных пятен растительности, окруженных кольцами крупнокаменистого субстрата. На выположенном участке в дриадовой тундре ОПП растительного покрова достигает 50 %. Около 40 % занимают выходы камней (средние, мелкие неокатанные валуны и дресвяник). Роль лишайников в сообществе относительно невысока — около 5–7 % от ОПП, мхи встречаются спорадически.

Анализ синморфологических спектров показывает преобладание в дриадовых тундрах тенденций геофитизации (для доминанта) и тенденций к миниатюризации для других биоморф растений, играющих в сообществе подчиненное значение. В целом для дриадовых тундр, изученных в различных районах Алтая, характерна относительная синморфологическая стабильность. Дриада, благодаря своим биоморфологическим особенностям, обычно плотно заполняет приземный и подземные уровни. В надземном ярусе конкурентное давление дриады, в виду крайне небольших вертикальных размеров надземных частей растения, ослаблено, что благоприятствует проникновению даже небольших растений с оротропными побегами и листьями. С другой стороны, система погруженных побегов и корневая система дриады плотно пронизывают почву в верхней части почвенного профиля, поэтому другие растения для существования в дриадовых тундрах вынуждены с помощью длинных корневищ или стержневых корней проникать в более глубокие горизонты почв, либо конкурировать с дриадой с помощью развитой корневой системы или тем или иным образом избегать корневой конкуренции (Волков, 2007).

Взаимоотношения растений в сообществе хорошо выявляются при формировании переходных или экотонных растительных сообществ. Контакт различных ландшафтообразующих типов высокогорной растительности обусловлен рядом причин, связанных со спецификой высокогорной зоны, но форма контакта определяется экологическим сродством этих типов растительности. Экологическое сродство определяет формирование переходных типов растительности, а отсутствие — дискретность единиц растительности (Осипов, 2002). При высокой степени экологического сродства мы обычно имеем дело с мозаичностью фитоценозов, а при низкой — с комплексностью. При формировании переходных типов растительности экологическое сродство видов, определяемое сходством их экологических особенностей, предполагает механизм дифференциации их экологических ниш. Механизмы дифференциации экологических ниш растений могут быть весьма разнообразны и связаны как с их морфологическим строением, экологическими стратегиями, так и с различными фенологическими характеристиками растений. Фенологическая дифференциация, ввиду относительно небольшого периода вегетации, для высокогорий мало характерна, хотя в нижней части высокогорий отмечается формирование эфемероидных сообществ, и даже в самых суровых условиях наблюдаются смещения ритмов цветения растений, но в условиях крайне короткого периода вегетации соматические части растений вынуждены конкурировать за «место под солнцем». При этом большее значение имеет эпиморфологическое строение растений, определяющее особенности освоения надземных и подземных горизонтов местообитаний и, в значительной мере, их экологические стратегии.

При экстремализации климата в составе дриадовых тундр повышается значение лишайников. Подобные сообщества можно рассматривать как экотонные при переходе от тундр к холодным высокогорным пустыням, критерием которых вероятно следует считать ОПП, обычно составляющее 1–2 % (Куваев и др., 2002). Значительное присутствие лишайников характерно для дриадовых тундр даже в самых гумидных районах Алтая, если они расположены на плоских вершинах, подверженных сильным ветрам, оказывающим иссушающее влияние летом и сдувающим снег зимой. Усиление значения мхов обычно наблюдается с увеличением увлажнения местообитаний. Проникновению в дриадовые тундры мхов и лишайников способствует ослабление конкуренции в надземном ярусе таких сообществ, благодаря крайне незначительными размерами надземных побегов вида-ценозообразователя. Мхи и лишайники, поглощая влагу и элементы питания всей поверхностью, не конкурируют с дриадой в корневом горизонте и получают защиту от иссушения между ее листьев, в свою очередь, способствуя удержанию влаги и образованию гумуса. Ослабление конкуренции путем дифференциации экологических ниш мхов, лишайников и дриады, а также получаемая выгода от совместного произрастания обеспечивают высокий потенциал их взаимопроникновения и, как результат, широкое распространение таких сообществ в ареале дриадовых тундр.

Анализ дриадово-низкотравно-лугового комплекса на окрайке нивального луга в урочище Ештыкол (Северо-Чуйский хребет) показал, что дриада обладает крайне низким потенциалом проникновения в сообщества низкотравных нивальных лугов. Вероятно, это связано с тем, что довольно плотный, хотя и не высокий надземный ярус нивальных лугов затеняет дриаду, а высокая конкурентность травянистых герпетофитов в надземном и подземном ярусах в условиях хорошего обеспечения влагой и питательными веществами не позволяет ей активно проникать в сомкнутые сообщества травянистых растений. В то же время, многие двудольные герпетофиты и миниатюрные растения низкотравных лугов обладают значительным потенциалом проникновения в дриадовые тундры, являясь типичным компонентом таких фитоценозов. Корневые системы таких растений обычно располагаются в верхней части дриадовой «дерновины», выше основной части ее корневой системы, благодаря чему эти небольшие травянистые растения избегают конкуренции с ней в корневой зоне, довольствуясь минеральными элементами, образовавшимися в результате перегнивания листьев дриады в верхней части ее дерновины.

Абсолютно другая ситуация возникает при формировании дриадово-среднетравных фитоценозов. Значительные размеры доминирующих на альпийских лугах среднетравных биоморф не позволяют таким растениям, проникающим в дриадовые тундры, использовать стратегию фитоценотических патиентов. Некоторые из них избегают жесткой конкуренции с дриадой только за счет использования других почвенных и воздушных горизонтов, например, отдельные экземпляры копеечника (*Hedysarum consanguineum* DC.) (Волков, 2007). Однако подобные экотонные сообщества встречаются относительно редко, что свидетельствует о низкой степени экологического сродства их ценозообразователей. В данном случае определенным потенциалом внедрения в дриадовые тундры обладают среднетравные биоморфы, но нахождение их на пределе экологической толерантности сдерживает их экспансию в дриадовую тундру.

Несколько большую степень экологического сродства можно констатировать между дриадовыми и кустарниковыми тундрами, довольно часто образующими комплексную растительность в высокогорьях Алтая. При этом дриада не проникает в участки, занятые нивелированными кустарниками, так как *Betula rotundifolia* Spach — основной ценозообразователь кустарниковых тундр на Алтае — явно более конкурентно устойчива по сравнению с дриадой, но последняя обладает большей толерантностью в отношении суровых местообитаний, благодаря чему формирует сообщества там, где не может расти березка. Благодаря экологическим особенностям ценозообразователей, мозаика этих сообществ представляет экологический ряд: на открытых участках и повышениях господствуют дриадовые тундры, а в понижениях, защищенных от ветра, где зимой накапливается снег, — кустарниковые тундры.

Характерными компонентами дриадовых тундр являются граминоиды (кобрезии, осоки, злаки), которые, как и другие растения с мочковатыми и кистекорневыми системами, вынуждены вступать в конкурентные отношения с дриадой в подземной сфере. По нашим наблюдениям, потенциал внедрения кобрезий в дриадовые тундры (и наоборот) зависит от особенностей климата. В наиболее аридном климате преобладают дриадово-кобрезиевые комплексы, а в более влажном климате наблюдается проникновение кобрезий в дриадовые тундры с формированием мозаичных сообществ. Как ни парадоксально, но при приближении к аридным пределам толерантности дриадовых тундр и климатическому оптимуму кобрезий эти сообщества становятся все более закрытыми. Можно предполагать, что причин тут несколько. Во-первых, при аридизации климата обостряется конкуренция за влагу, что затрудняет проникновение кобрезии в пятна дриады, и, в то же время, усиление конкурентных способностей кобрезии не позволяет дриаде расползаться. Другой причиной «негостеприимности» дриады является более компактное расположение побегов, что тоже не позволяет другим растениям внедриться в ее сообщества. В более влажных местообитаниях, ближе к климатическому оптимуму дриадовых тундр, дерновина дриады становится более рыхлой, а большая продуктивность и более благоприятные условия для гумификации органики, наряду со снижением конкуренции за влагу, способствуют широкому проникновению граминоидов в дриадовые тундры. Здесь граминоиды с помощью «интенсивной» мочковатой корневой системы могут конкурировать за ресурсы с дриадой, а почти вертикально направленные, более высокие их побеги, вероятно, могут способствовать локальному вытеснению дриады. Подобные отношения способствуют горизонтальной неоднородности дриадовых тундр на Катунском хребте, в которых выделяются пятна с абсолютным господством дриады и злаково-кобрезиево-осоковые участки (Артемов и др., 2001). Таким образом, при приближении к климатическому оптимуму произрастания, дриадовые тундры становятся более открытыми, что проявляется в их многокомпонентности и увеличении флористического разнообразия. В целом, степень экологического сродства дриады и кобрезий и экологически близких к ним осок и злаков на Алтае достаточно высока, что подтверждается большим значением граминоидов в формировании дриадовых тундр.

В отношении дриадовых тундр и высокогорных степей можно констатировать гораздо меньшую степень экологического сродства, что выражается в комплексности экотонных сообществ, практически всегда дифференцирующихся в рельефе. Среди злаков, проникающих в дриадовые тундры, преобладают виды высокогорных злаковников, которые, по нашему мнению, нельзя отождествлять со степной растительностью. Проникновение в тундры степных злаков встречается реже, и обычно они играют здесь небольшую роль.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-93109).

Список литературы

Артемов И. А., Королюк А. Ю., Седельникова Н. В., Горбунова И. А., Писаренко О. Ю. 2001. Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай). Новосибирск. 316 с. — *Волков И. В.* 2002. Введение в экологию высокогорных растений. Томск. 171 с. — *Волков И. В.* 2007. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Томск. 412 с. — *Куваев В. Б., Сонникова А. Е., Бязров Л. Г., Игнатова Е. А.* 2002. К познанию гольцовых пустынь Западного Саяна // Бот. журн. Т. 87. № 4. С. 56–70. — *Куминова А. В.* 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 450 с. — *Огуреева Г. Н.* 1980. Ботаническая география Алтая. М. 188 с. — *Осипов С. В.* 2002. Растительный покров таёжно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток. 378 с. — *Седельников В. П.* 1988. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 221 с.

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ РАЗНЫХ ТИПОВ БОЛОТ ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. М. Волкова[1], Е. Ю. Новенко[2], Б. Ф. Хасанов[3]

[1] Тульский государственный педагогический университет им. Л. Н. Толстого
300026, Тула, пр. Ленина, 125. E-mail: convallaria@mail.ru

[2] Институт географии РАН
119017, Москва, Старомонетный пер, 29. E-mail: lenanov@mail.ru

[3] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский проспект, 33. E-mail: bulatfk@gmail.com

Ключевые слова: *типы болотных экосистем, торфонакопление, Тульская область.*

Интенсивность болотообразовательного процесса зависит от комплекса физико-географических особенностей территории и обуславливает характер заболоченности региона. Этот показатель для Тульской области крайне низок — 0.07 % (Волкова, 2008), что обусловлено положением региона на границе зоны широколиственных лесов и лесостепи в северо-восточной части Среднерусской возвышенности. Такое пограничное положение способствовало формированию разных типов болот. Значительные площади занимают пойменные болота, при этом наиболее заболочены поймы рек Ока, Упа и Дон, а также их притоки. Террасные болота встречаются крайне редко и приурочены, в основном, к долине р. Оки. На водоразделе болота образуются в понижениях суффозионного и карстово-суффозионного происхождения. Такие болота встречаются достаточно часто (плотность варьирует от 0.3 до 50–100 шт./км^2; Чикишев, 1978), однако размеры их малы — от 0.05 до 1 га. Большинство таких болот распространено в зонах тектонической активности, поскольку это активизирует процессы карстообразования. Балочные болота, как и террасные, достаточно редки и приурочены к долине Оки.

По характеру водно-минерального питания преобладающими являются болота с евтрофной растительностью. К этой группе относятся большинство пойменных и балочные болота, а также значительная часть водораздельных болот. Мезотрофные болота обычно формируются в карстовых провалах на водоразделах, реже — в поймах крупных рек. Олиготрофные болота приурочены к понижениям надпойменных террас или к склонам водоразделов, подстилаемых песками; крайне редко встречаются на торфяных сплавинах карстово-суффозионных болот.

Несмотря на разнообразие типов болот, сведений об их возрасте и интенсивности торфонакопления крайне недостаточно. Из опубликованных материалов известны радиоуглеродные датировки придонных образцов торфа пойменных Лупишкинского (Кимовский р-н) — 11 тыс. лет (Спиридонова, 1991) и Большеберезовского (Богородицкий район) — 5700 лет (Khotinsky, 1993) болот. Имеются приблизительные расчетные данные возрастов некоторых карстовых болот, основанные на ботаническом составе торфяных залежей и степени разложения слагающих их торфов (Волкова, 2010). Сложившаяся ситуация ставит необходимость проведения целенаправленных исследований по изучению возрастов возникновения и этапов развития разных типов болот Тульской области.

В ходе полевых исследований 2008–2010 гг. были отобраны образцы торфа по профилям торфяных залежей болот. В качестве объектов исследования были использованы разные типы болот по геоморфологическому положению и типу водно-минерального питания:

I. Пойменные болота: Большеберезовское и Подкосьмово (Богородицкий р-н);

II. Террасные болота: у д. Варушицы (Суворовский р-н);

III. Водораздельные болота карстово-суффозионного происхождения: Лесное — между д. Челюстино и д. Ивановка (Белевский р-н), комплекс болот у пос. Озерный (Ленинский р-н);

IV. Балочные болота: у д. Холм (Белевский р-н).

При обследовании болот было проведено описание растительности (Полевая…, 1964) и бурение торфяной залежи. Измерение глубин торфяной залежи и отбор образцов торфа проводили из наиболее глубокой точки, являющейся генетическим центром болота. В отобранных образцах были определены ботанический состав и степень разложения торфа (Атлас.., 1959). По профилю залежи, в соответствии с изменениями характеристик торфа, отбирали, начиная с придонного, образцы для радиоуглеродного дати-

рования, которое проводили в Радиоуглеродной лаборатории Института географии РАН (Москва) и Центре изучения окружающей среды им. Гельмгольца (Германия). Полученные результаты позволили выявить отличия по возрасту и скорости торфообразования между разными типами болот.

I. Пойменные болота.

Большеберезовское болото образовано в старице правобережной части поймы р. Непрядва и занимает площадь около 3 га. Питание болота осуществляется аллювиальными и грунтовыми водами, выходящими на поверхность в основании коренного берега. Современный растительный покров представлен березово-тростниковым (*Betula pubescens — Phragmites australis*), ивово-травяным (*Salix cinerea — Filipendula ulmaria + Scirpus sylvaticus*) и ивово-осоковым (*Salix cinerea — Carex vesicaria*) фитоценозами в центре, а также различными травяными ценозами по окрайкам. Торфяная залежь имеет максимальную глубину 2.3 м у южного края болота, расположенного вблизи коренного берега. Залежь тростниковая и подстилается озерными глинами. Доминирование тростникового торфа свидетельствует о стабильном водно-минеральном режиме на всех этапах развития болота.

Радиоуглеродные датировки торфяной залежи свидетельствуют о том, что заболачивание старицы началось 6310 (±70) л. н. Результаты датирования других горизонтов показали, что интенсивность торфообразования происходила со скоростью 0.4 мм/год, варьируя от 0.16 до 1.2 мм/год. Максимальные показатели характерны для верхних 30 см изученной торфяной залежи, сформировавшихся в течение последних 150–200 лет, что обусловлено усилением эрозионно-аккумулятивных процессов в регионе в течение последних.

Болото Подкосьмово расположено в понижении тыловой части поймы по левому берегу р. Непрядва и занимает площадь 1.2 га. Растительный покров представлен различными гигрофильно-травяными сообществами (*Equisetum fluviatile + Carex rostrata, Carex acuta + C. appropinquata, Filipendula ulmaria + Carex acuta, Filipendula ulmaria + Equisetum fluviatile, Scirpus sylvaticus + Lysimachia vulgaris + Equisetum fluviatile*). Единично встречаются особи *Salix cinerea*. Глубина торфяной залежи 120 см, она сформирована осоковым низинным торфом.

Радиоуглеродное датирование показало, что образование болота началось 4405 (±84) л. н. Этому способствовало застаивание выклинивающихся из коренного берега грунтовых вод, а также участие аллювиальных вод, что подтверждается равномерной встречаемостью раковин моллюсков по всему профилю залежи. Имеющиеся датировки разных горизонтов торфяной залежи позволили рассчитать скорость прироста торфа, которая составляет 0.17–0.19 мм/год. Полученные значения, как и для предыдущего объекта, обусловлены активным разложением растительных остатков в условиях климата юго-востока Тульской области.

II. Террасные болота.

Болото у д. Варушицы образовано в понижении песчаной террасы р. Оки и занимает площадь около 10 га. Растительный покров болота представлен сосново-кустарничково-сфагновыми и сосново-пушицево-сфагновыми сообществами (*Pinus sylvestris f. uliginosa — Ledum palustre — Sphagnum angustifolium, Pinus sylvestris — Eriophorum vaginatum — Sphagnum magellanicum + S. angustifolium, Pinus sylvestris — Eriophorum vaginatum — Sphagnum angustifolium*). Торфяная залежь (0.6 м) переходного типа, поскольку образована травяным и древесным (сосновым и березовым) низинными и сфагновым верховым (0–20 см) торфами.

Заболачивание депрессии началось 1860 (±75) л. н. и происходило в благоприятных условиях водно-минерального питания, что обеспечило формирование низинных видов торфа. Изменение характера питающих вод определило появление сфагновых мхов и переход к олиготрофной стадии, которая диагностируется по появлению сфагнового верхового торфа только в верхней (20 см) части залежи. Следовательно, олиготрофный характер растительности является «молодым элементом растительного покрова», а не «реликтом ледниковой эпохи» (Лавренко, 1936) на песчаных террасах Оки.

III. Водораздельные болота.

На водоразделе активно заболачиваются депрессии карстово-суффозионного происхождения. В зависимости от размеров, наличия водоудерживающей поверхности и способности к дренажу понижения могут заболачиваться 2 способами: «bottom up or top down» (Gaudig et al., 2006; Волкова, 2008).

Болото Лесное образовалось в провале глубиной 2 м и примыкающем к нему пологом понижении глубиной 1.2 м и занимает площадь менее 1 га. В наиболее глубокой части болота сформировано олиготрофное пушицево-сфагновое (*Eriophorum vaginatum — Sphagnum angustifolium*) сообщество с березой (*Betula alba*). В примыкающем пологом понижении сформирована мезотрофная осоково-сфагновая (*Carex rostrata — Sphagnum angustifolium*) топь с участием *Calamagrostis canescens*, *Menyanthes trifoliata* и *Comarum palustre.* Торфяная залежь имеет максимальную глубину 2 м и образована низинными (древесный, древесно-травяной, травяной и травяно-сфагновый), переходными (травяно-сфагновый и сфагновый) и верховым (сфагновый) торфами. Строение залежи свидетельствует о незначительном увлажнении депрессии на ранних этапах заболачивания, что обеспечило произрастание древесных пород («bottom up»). Болотообразовательный процесс начался 6593 (±130) л. н. в наиболее глубокой части, а затем распространился по дну примыкающего понижения. Средняя скорость вертикального прироста торфа составляла 0.3 мм/год.

Заболачивание сильно обводненных депрессии глубиной до 10 м и более сопровождается образованием сплавины — «top down» (Волкова, Моисеева, 2006).

Болото Любимое у пос. Озерный (площадь 0.18 га) располагается в цепочке других болот на склоне водораздела. Болото образовалось в карстовом понижении глубиной 7 м, объединившем несколько возникших рядом провалов. Вдоль обводненной окрайки сформированы травяные (*Calla palustris + Solanum dulcamara, Calla palustris + Scirpus sylvaticus*) и травяно-гипновые (*Calla palustris — Calliergon cordifolium*) сообщества, в центральной части — *Betula pubescens — Menyanthes trifoliata — Sphagnum centale* и, в наиболее сухих местообитаниях, ценозы *Betula pubescens — Menyanthes trifoliate + Equisetum sylvaticum — Sphagnum centrale.*

Растительность формируется на сплавине толщиной 2.0 м. Сплавина образована травяным (иногда — с участием древесных пород) и травяно-сфагновым низинными видами торфа. Под сплавиной на глубине 6.5–6.7 м обнаружены отделившиеся и «зависшие» в воде ее части, образованные сфагновым низинным, а глубже — гипновым торфом. Гипновый торф также покрывает минеральное дно болота. Как показывают результаты радиоуглеродного датирования, такие зеленомошные сообщества по дну болота сформировались недавно — их возраст 1131 (±59)* год (* — калиброванный возраст). Последовавшее активное заполнение понижения водой обеспечило возникновение озерка, на водной поверхности которого скапливался листовой опад, образовавший «первосплавину» — субстрат для поселения гипновых, а затем — сфагновых мхов и трав. Эти виды образовали травяно-сфагновую сплавину. Ее возраст на глубине 2.0 м составляет 833 (±60)* года. Следовательно, заполнение депрессии водой и образование сплавины произошло за 298 лет. Поверхностный слой торфа (0–5 см) имеет возраст 71 (±38)* год. Это означает, что 2-метровая сплавина образовалась за 762 года, прирастая со скоростью 2.6 мм/год.

Болото Телиптерисовое характеризуется образованием сплавины в результате отрыва и всплывания придонного слоя торфа. Болото занимает площадь 0.2 га и образовано в понижении глубиной 8–10 м, объединившем несколько карстовых провалов. Растительный покров формируют травяные (Calla palustris + Solanum dulcamara, реже *Athyrium filix-femina + Impatiens noli-tangere*), березово-травяные (*Betula pubescens — Thelypteris palustris + Solanum dulcamara, Betula pubescens — Thelypteris palustris + Scirpus sylvaticus и Betula pubescens — Thelypteris palustris*) сообщества с редким включением осоковых (*Carex riparia*) микроценозов. В центре сплавины сформировано березово-вахтово-сфагновое (*Betula pubescens — Menyanthes trifoliata — Sphagnum riparium*) сообщество.

Торфяные отложения представлены сплавиной толщиной 1.5 м, которая образована травяно-сфагновым, травяным, осоково-сфагновым и осоковым низинными видами торфа. Под сплавиной не выявлено ее отделившихся частей. Однако по минеральному дну обнаружен слой травяного и травяно-гипнового торфов. Такое строение торфяной залежи позволяет предположить следующую схему развития болота. Изначально на минеральном дне рассматриваемого карстового понижения при умеренном увлажнении поселились травянистые растения и зеленые мхи. Это произошло 810 (±53)* л. н. Постепенно в состав растительных сообществ внедрились осоки (*Carex acuta, C. vesicaria, C. riparia*). Однако последовавшее резкое обводнение обеспечило отрыв растительности, произраставшей на торфе, ее всплывание и формирование сплавины. Анализ строения современной сплавины свидетельствует о том, что такой «первосплавиной» стал плавень, образованный переплетенными корневищами осок. В дальнейшем, на этот осоковый мат внедрились сфагновые мхи (*Sphagnum centrale, S. fimbriatum*) и гигрофильные травы, образовавшие осоково-сфагновый торф. На глубине 1 м такой торф имеет возраст 113 (±81)* лет. Последующее увеличение покрытия трав обеспечило образование травяного, а разрастание сфагновых мхов — травяно-сфагнового торфов. Именно эти виды торфа формируют сплавину, прирастающую со скоростью 8.8 мм/год. Столь высокие темпы роста сплавины обусловлены склоновым положением болота и интенсивным увлажнением в результате стекания поверхностных вод, и подтверждаются активным приростом сфагновых мхов (*Sphagnum riparium* — от 5 до 16 см/год) (Зацаринная, неопубл.).

Болото Главное занимает площадь более 1 га и, как и предыдущие, сформировано в серии карстовых провалов, объединенных общей торфяной залежью. Евтрофные сообщества (*Scirpus sylvaticus — Calla palustris, Salix cinerea — Scirpus sylvaticus, Betula pubescens — Carex acutiformis, Betula pubescens — Thelypteris palustris, Betula pubescens — Menyanthes trifoliata — Sphagnum riparium*, др.) приурочены к окрайкам болота. Центральная часть болота занимает около 0.7 га и представлена мезотрофными сообществами, формирующими «ковер» с редкими кочками. Растительность «ковров» образована сообществами *Rhynchospora alba — Carex rostrata — Sphagnum magellanicum + S.fallax*, реже *Rhynchospora alba — Carex rostrata — Sphagnum fallax + S. angustifolium*. На кочках прозрастают *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium* (на склонах), до 10–15 % покрытия имеет *Oxycoccus palustris*. На границе с евтрофной частью сформированы березово-осоково-сфагновые сообщества (*Betula pubescens — Carex lasiocarpa + C. rostrata — Sphagnum fallax*).

Растительность центральной части болота сформирована на сплавине толщиной 2.5–3.0 м. Сплавина образована пушицево-сфагновым и сфагновым переходными видами торфа. Отделившиеся части сплавины обнаруживаются до глубины 8–9 м, где представлены травяно-сфагновым и пушицевым торфами. Такое строение залежи позволяет предположить, что в своем развитии сплавина «миновала» евтрофные

стадии, рассмотренные выше, и перешла в мезотрофную фазу благодаря использованию атмосферного питания. Отсутствие более «ранних» этапов развития сплавины связано с увеличением ее толщины и отделением нижних частей, которые «зависают» в толще воды. Как показали результаты многочисленного бурения сплавин, их толщина не превышает 3 м. Это означает, что при достижении таких размеров нижняя часть сплавины начинает отрываться.

Важным фактом является то, что переход в мезотрофную фазу развития сопровождается сохранением темпов прироста сплавины, что подтверждается результатами радиоуглеродного датирования: калиброванный возраст сплавины на глубине 1.8–2.0 м составляет 865 (±62)* лет, а поверхностный горизонт (0–5 см) образовался 59 (±37)* л. н. Полученные результаты означают, что скорость прироста торфа составляла 2.4 мм/год. При таких темпах возможен переход в олиготрофную стадию, что подтверждается активным приростом сфагновых мхов в центральной части сплавин: *Sphagnum magellanicum* — 6–7 см/год, *S. angustifolium* — 2–4 см/год (Гудкова, неопубл.).

Анализируя генезис различных карстово-суффозионных болот, следует указать, что болота, образовавшиеся по пути «bottom up», являются более древними (6–7 тыс. лет) по сравнению с «молодыми» сплавинными болотами («top down»), возраст которых не превышает 1000 лет. Несмотря на «молодость», такие болота характеризуются активным вертикальным приростом сплавины, что обусловлено высокой обводненностью и обеспечивает более быстрый переход к олиготрофной стадии развития по сравнению с болотами, торфяная залежь которых прирастает иным путем.

IV. Балочные болота.

Болота этого типа встречаются редко и приурочены к долине Оки. Занимая разные площади и различаясь по глубине торфяной залежи (1–3 м), они развиваются однотипно, о чем свидетельствует доминирование в залежи только черноольхового торфа.

Болото Холм (площадь 12 га) характеризуется повышенным увлажнением (УБВ = +30–40 см) и формированием черноольховой формации (*Alnus glutinosa — Filipendula ulmaria, Alnus glutinosa — Urtica dioica, Alnus glutinosa — Matteuccia struthiopteris*, др). Торфяная залежь, образованная черноольховым торфом, имеют максимальную глубину 2.8 м в верховьях балки.

Радиоуглеродное датирование показало, что возраст в наиболее глубокой части залежи составляет 1336 (±78) л. н. Столь активный прирост торфа (2.1 мм/год) обусловлен активными эрозионными процессами близ склонов балки, связанными с распашкой прилегающих полей.

Сравнение датировок придонных образцов торфа разных типов болот свидетельствует о том, что наиболее древними для рассматриваемой территории являются пойменные болота, поскольку их возникновение относится к Пребореальному или Атлантическому периодам голоцена. Современный болотообразовательный процесс активно протекает в карстово-суффозионных депрессиях на водоразделе или в балках. Скорость прироста торфа для таких болот максимальна (до 2–8 мм/год), в то время как пойменные болота характеризуются минимальными значениями этого показателя (0.1–0.3 мм/год).

Выражаем благодарность Штефану Вайзе — руководителю департамента изотопной гидрологии Центра изучения окружающей среды им. Гельмгольца (Германия).

Список литературы

Атлас растительных остатков / Под ред. С. Н. Тюремнова. 1959. М.; Л. 228 с. — *Волкова Е. М.* 2008. Особенности болотообразовательного процесса на северо-востоке Среднерусской возвышенности // Материалы XII съезда РБО и всерос. конф. «Фундаментальные проблемы ботаники в начале XXI века» 22–27 сентября 2008г. Петрозаводск. С. 49–51. — *Волкова Е. М.* 2010. Заболачивание карстовых и карстово-суффозионнных депрессий на территории Тульской области // Направления исследований в современном болотоведении России / Под ред. Т. К. Юрковской). СПб.; Тула. С. 146–163. — *Волкова Е. М., Моисеева Е. В.* 2006. О развитии сплавинных карстовых болот у пос. Озерный (Ленинский район, Тульская область) // Природа Тульской области (сб. науч. трудов). Вып. 1. Тула. С. 106–114. — *Лавренко Е. М.* 1936. О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейнах рек Буга, Днепра и Дона // Советская ботаника. № 3. С. 24–42. — *Полевая* геоботаника / Под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина). 1964. Л. 530 с. — *Спиридонова Е. А.* 1991. Эволюция растительного покрова бассейна Дона в верхнем плейстоцене – голоцене. М. 221 с. — *Чикишев А. Г.* 1978. Карст Русской равнины. М. 191 с. — *Gaudig, G., Couwenberg J., Joosten H.* 2006. Peat accumulation in kettle holes: bottom up or top down? // Mires and Peat. Vol. 1, article 6 <http://www.mires-and-peat.net/> — *Khotinsky N. A.* 1993. Anthropogenic changes in the landscapes of the Russian Plain during the Holocene // Grana. Suppl. 2. P 70–74.

СОСТОЯНИЕ СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЗАЛЕЖЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ: ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ И НАКОПЛЕНИЯ ГУМУСА

И. В. Волобуева[1], О. В. Нагорная[2]

[1] Курский государственный университет
305000, Курск, ул. Радищева, 33. E-mail: irina.volobyeva@rambler.ru

[2] Курская государственная сельскохозяйственная академия им. проф. И. И. Иванова
305021, Курск, ул. К. Маркса, 70

Ключевые слова: *залежь, биологическая продуктивность, содержание гумуса.*

Центральное Черноземье, и Курская область в том числе, относится к регионам с высоко освоенной территорией, до 80 % земель области заняты в сельскохозяйственном производстве. Однако практически повсеместно в настоящее время наблюдается процесс увеличения площади залежных земель в составе всех обрабатываемых сельскохозяйственных площадей. По данным Всероссийской сельскохозяйственной переписи 2006 г. в Курской области насчитывалось 255.23 тыс. га залежей. В результате прекращения распашки, территории бывших антропогенных экосистем переходят в постсельскохозяйственный этап своего развития: постепенно восстанавливаются естественная растительность и органическое вещество почвы.

Изучение последствий антропогенного пресса на растительный и почвенный покров является актуальной проблемой современности, так как это позволит скоординировать управление данными процессами для оптимизации экологической ситуации.

Наблюдения осуществляли на многолетней залежи, расположенной на территории полевого многофакторного стационарного опыта по физическому моделированию систем земледелия ВНИИ земледелия и защиты почв от эрозии (ВНИИ ЗиЗПЭ) (Медвенский р-н, Курская обл.). Залежь протянулась неширокой полосой на приводораздельном склоне северо-северо-западной экспозиции крутизной 1–3 градуса. Почва представлена черноземом типичным тяжелосуглинистым, мощность гумусового горизонта от 0.66 до 0.90 м.

Оценка биологической продуктивности проводилась по величине надземной фитомассы сообщества в момент его максимального фенологического развития (Принципы…, 1989). Надземную фитомассу определяли методом укосов (Утехин, 1977). Изучение флористического состава проводили методом постоянных пробных площадей (Принципы…, 1989). Степень количественного участия видов в формировании фитоценозов определяли по шкале обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Определение гумуса производили по методике Тюрина в модификации Никитина со спектрофотометрическим окончанием: по Гринделю и Орлову (Никитин, 1999).

Изучаемая многолетняя залежь располагается почти в центре полевого многофакторного стационарного опыта по физическому моделированию систем земледелия ВНИИ ЗиЗПЭ, т. е. ее окружают посевы сельскохозяйственных культур (с трех сторон) и лесополоса. Ближайшие участки лугово-степной растительности находятся на расстоянии 3–4 км (буферная зона Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина).

Проведенные нами в течение 1995–1997 гг. и 2005–2007 гг. исследования еще раз подтвердили, что скорость демутации зависит от многих факторов, в том числе и от наличия источников инспермации и расстояния до них (Золотухин, Филатова, 2001).

Процесс восстановления естественной растительности на залежах в лесостепной зоне, как правило, проходит по 4-фазной схеме восстановления травостоя: 1 — забурьянивание, 2 — корневищных злаков, 3 — дерновинных злаков, 4 — вторичной целины.

Таблица 1

Надземная фитомасса 15–17-летней залежи, т/га (абсолютно сухое вещество)

Показатели	Годы			Среднее
	1995	1996	1997	
Фитомасса:	3.92	5.16	8.14	5.78
Зеленая часть	3.00	4.08	7.12	4.72
Злаки	0.64	2.32	3.60	2.18
Бобовые	1.04	1.12	2.20	1.45
Разнотравье	1.32	0.64	1.32	1.09
Мертвая часть	0.92	1.08	1.20	1.06
Ветошь	0.28	0.48	0.72	0.49
Подстилка	0.64	0.60	0.48	0.57
Годовой прирост фитомассы	3.28	4.56	7.84	5.22

Первые наблюдения (1995–1997 гг.) за биологической продуктивностью были проведены на 15–17-летней залежи, полученные результаты, представлены в табл. 1. Средняя надземная фитомасса составляла 5.78 т/га, а годовой прирост — 5.22 т/га. В составе зеленой части фитомассы были отмечены все основные

хозяйственно-ботанические группы растений. Наибольшее увеличение фитомассы за годы наблюдений отмечено в группе «злаки». Однако стоит отметить, что результаты 1997 г. сложно сравнивать с другими показателями, так как погодные условия вегетационного периода были скорее исключением из правил: ГТК составил 1.56, тогда как средний многолетний показатель ГТК равен 0.92–0.97 (Волобуева, 2002).

На 15-м году существования еще продолжалась фаза «забурьянивания», которая характеризовалась значительным обилием многолетних сорных растений *(Achillea millefolium* (1–2 по шкале Браун-Бланке)*, Artemisia absinthium* (+)*, A. vulgaris* (+)*, Sonchus arvensis* (r)*, Rumex acetosella* (+)*, R. pseudonatronatus* (r) и др.) с существенной примесью *Elytrigia repens* (+ — 1). Фитомассу хозяйственно-ботанической группы «разнотравье» формировали именно многолетние сорные растения, а группы «злаки» — только *Elytrigia repens*, так других злаков отмечено не было. Из представителей семейства *Fabaceae* довольно обилен (1) — *Onobrychis arenaria*; обилие-покрытие *Medicago falcata, M. sativa, Trifolium repens* составляло «+». Физиономичность 16–17-летней залежи уже существенно отличалась. Бобовые заняли положение ценозообразующих видов (обилие-покрытие — 1), территориально они оттеснили к краям залежи и все сорные виды. При этом повысили свое весовое участие в составе надземной фитомассы.

Исследования в 2005–2007 гг. проведены на тех же учетных площадках (табл. 2).

Таблица 2

Надземная фитомасса 25–27-летней залежи, т/га (абсолютно сухое вещество)

Показатели	Годы			Среднее
	2005	2006	2007	
Фитомасса:	6.39	4.53	3.99	4.96
Зеленая часть	4.86	3.14	3.08	3.69
Злаки	2.75	1.45	2.08	2.09
Бобовые	–	–	–	–
Разнотравье	2.11	1.69	1.00	1.60
Мертвая часть	1.53	1.39	0.91	1.27
Ветошь	0.65	0.72	0.65	0.67
Подстилка	0.88	0.67	0.26	0.60
Годовой прирост фитомассы	5.51	3.86	3.73	4.36

Сопоставление данных табл. 1 и 2 показало, что средняя надземная фитомасса 15–16-летней залежи (4.54 т/га) практически равнялась величине средней надземной фитомассы 25–27-летней залежи (4.97 т/га). Однако качественный состав фитомассы различался: в фитомассе 15–16-летней залежи на долю злаков приходилось 38 % от общей величины, а в 25–27-летней залежи доля злаков — 42 %. Соответственно участие разнотравья в 15–16-летней залежи — 18 %, а в 25–27-летней — 32 %.

С усилением роли злаков в составе фитомассы уменьшилась доля хозяйственно-ботанической группы «бобовые». На двух учетных площадях по 100 м^2 были зарегистрированы *Vicia sepium* (r), *Medicago falcata* (r), *Lotus corniculatus* (+), *Onobrychis arenaria* (+), *Genista tinctoria* (r), но в учетные площадки при определении фитомассы (0.25 м^2) они не попали. Г. И. Дохман, рассматривая вопрос о взаимоотношениях бобовых и злаков в естественных фитоценозах северной степи, отмечала, что «…бобовые в какой-то степени совершенно несовместимы со злаками. Злаки прямо или косвенно ограничивают численность бобовых...» (Дохман, 1971). Как и в степи, их произрастание характеризуется высокой степенью мозаичности (Волобуева, 2000). Одновременно существенно изменились видовая насыщенность и флористический состав растительного сообщества. В 1995–1997 гг. на 100 м^2 было отмечено 28 видов высших сосудистых растений, в 2005–2007 гг. — 52 вида. К представителям семейства *Gramineae,* кроме *Elytrigia repens* (2), добавились корневищные злаки: *Bromopsis inermis* (1–2), *Dactylis glomerata* (1), *Arrhenatherum elatius* (2), *Poa angustifolia* (2) и из дерновинных — *Festuca pratensis* (1), *Phleum pratense* (1). Появились такие виды, как *Veronica chamaedrys* (+), *Potentilla argentea* (+), *Fragaria viridis* (+), *Knautia arvensis* (+), *Echium russicum* (+), *Nonea pulla* (r), *Anthriscus sylvestris* (r), *Agrimonia eupatoria* (r) и др. При этом сохранялось достаточно много рудеральных видов, которые могут задерживаться в травостое достаточно долго, но и под их пологом идет постепенная смена видов.

Таким образом, изучаемая залежь прошла фазу расцвета бобовых, в настоящее время проходит фазу корневищных злаков с внедрением в травостой дерновинных злаков. Восстановление растительности способствует поступлению в почву достаточного количества органического вещества в виде растительных остатков и формированию ее главнейшего специфического компонента — гумуса, являющегося основой плодородия черноземных почв (Кершен и др., 2002).

Содержание гумуса в почве определяется влиянием многих факторов, среди которых, при наличии в почве достаточного количества биомассы — источника образования гумусовых веществ, на первое место выдвигаются три равнозначных фактора: продолжительность периода оптимальных условий гумусообразования в почве, механический и минералогический состав почвообразующих пород, наличие в почве достаточного количества высоковалентных обменно-поглощенных катионов. Под оптимальными условиями гумусообразования подразумеваются такие соотношения между влажностью почвы и ее температурой,

которые способствуют наиболее интенсивной деятельности почвенных микроорганизмов, участвующих в процессах превращения органических остатков. В условиях периодически промывного режима черноземов разложение надземных отмерших остатков растений протекает в основном в течение 2 лет. В первый год разлагается около 60 % накопившихся за предыдущий год остатков, а во второй — около 30 % (Афанасьева, 1966).

Проведенные исследования показали, что почвы под травянистым покровом многолетней залежи характеризовались средним содержанием гумуса 5.65 %. Максимальное накопление гумуса — в слое 0–10 см, вниз по профилю происходит уменьшение содержания гумуса в 1.6 раза.

Таблица 3

Содержание гумуса в черноземе типичном под 25–27-летней залежью, %

Глубина, см	Годы		
	2006	2007	2008
0–10	5.96	6.01	5.95
10–20	5.43	5.29	5.27
20–30	4.89	4.48	4.42
30–40	4.58	4.05	4.06
40–50	3.69	3.59	3.57
Среднее содержание гумуса (0–50 см)	5.70	5.65	5.61

Накопление гумуса происходило параллельно накоплению надземной фитомассы, что отражено на рисунке.

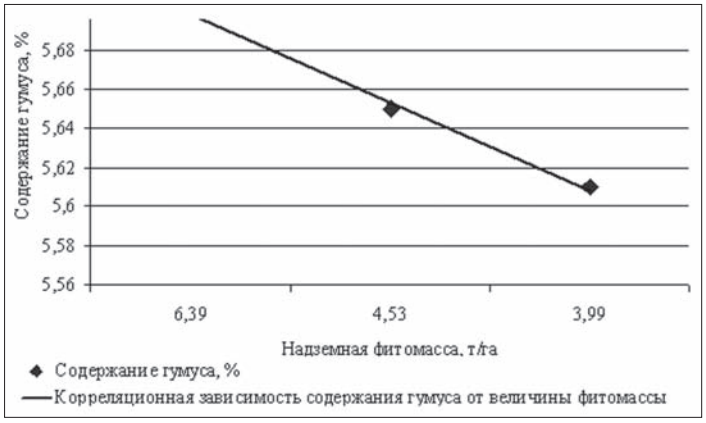


Рис. Корреляционная зависимость содержания гумуса и надземной фитомассы 25–27-летней залежи на территории Курской области.

Корреляционная зависимость между величинами, по классификации Г. Ф. Лакина (1990), определялась как сильная (r = 0.99). Коэффициент детерминации (R^2), показывающий степень сопряженности этих величин, указал на то, что 99 % колебаний содержания гумуса вызваны изменениями величины надземной фитомассы. Связь аппроксимируется уравнением: y = –0.45x + 5.7433.

Итак, о конечном этапе развития естественной лугово-степной растительности и восстановления свойств почвы на изучаемой залежи говорить преждевременно, так как показатели еще далеки от возможных. Так, например, на залежи «Дальнее поле» (Казацкий участок Центрально-Черноземного заповедника) количество видов сосудистых растений в среднем составляло 73 (61–82) вида на 100 м^2 (Филатова, 2003), а содержание гумуса в верхней части горизонта (Стрелецкий участок Центрально-Черноземного заповедника) — 9.22 % (Бойко, 2001).

Таким образом, исследования показали, что при восстановлении исходного типа растительности возможны многочисленные отклонения от общепринятых схем, особенно когда вблизи отсутствуют фитоценозы с типичным набором видов. Почвенные системы залежных земель стремятся к восстановлению своих свойств, но этот процесс длителен. В целом же эксплуатация ценных для человека почвенно-фитоценотических систем не должна превышать их способности к самовозобновлению.

Список литературы

Афанасьева Е. А. 1966. Черноземы Средне-Русской возвышенности. М. 223 с. — *Волобуева И. В.* 2000. Изучение формирования и сравнительный анализ биологической продуктивности естественных и сельскохозяйственных фитоценозов // Флора и растительность северной лесостепи. Тула. С. 22–23. — *Волобуева И. В.* 2002. Изменение надземной фитомассы растительных сообществ в зависимости от гидротермических условий // Флора и растительность Центрального Черноземья. Курск. С. 54–56. — *Дохман Г. И.* 1971. Взаимоотношения бобовых и злаков в естественных фитоценозах северной степи // Труды Центрально-Черноземного гос. заповедника. М. Вып. 11. С. 8–28. — *Золотухин Н. И., Филатова Т. Д.* 2001. Эксперимент по восстановлению степной растительности на Зоринском участке Центрально-Черноземного заповедника // Труды Центрально-Черноземного гос. заповедника. Тула. Вып. 17. С. 187–199. — *Кершен М., Шульц Э., Титова Н. А* 2002. Динамика гумуса в лессовом черноземе // Почвоведение. № 5. С. 601–606. — *Лакин Г. Ф.* 1990. Биометрия. М. 349 с. — *Никитин Б. А.* 1999. Метод определения гумуса почвы //Агрохимия. № 5. С. 91–93. — *Принципы* и методы геосистемного мониторинга. 1989 / А. М. Грин, Н. Н. Клюев, В. Д. Утехин и др. М. 168 с. — *Утехин В. Д.* 1977. Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем М. 144 с. — *Филатова Т. Д.* 2003. Растительность залежи «Дальнее поле» при разных режимах заповедания (Казацкий участок Центрально-Черноземного заповедника) // Флора и растительность Центрального Черноземья — 2003. Курск. С. 64–66. — *Braun-Blanquet J.* 1964. Pflanzensociologie. 3. Aufl. Wien. 856 S.

ОТРАЖЕНИЕ В СТРУКТУРЕ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ: МИРОВОЙ ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛИХЕНОМЕТРИЧЕСКОГО МЕТОДА

А. А. Галанин

Северо-восточный научно-исследовательский институт ДВО РАН
685000, Магадан, ул. Портовая, 16. E-mail: agalanin@gmail.com

Ключевые слова: *лихенометрия, Rhizocarpon, эпилитные лишайники, сукцессии, динамика коллювиальных процессов.*

Лихенометрический метод широко применяется для оценки возраста и морфолитодинамики неогляциальных образований, склоновой и криогенной каменной морфоскульптуры, датирования археологических памятников. Различные приемы и результаты его использования освещены в литературе и частично рассмотрены нами ранее (Галанин, 2002).

Кроме традиционного датирования относительно стабильных каменных морфоскульптурных элементов — морен, археологических памятников и других объектов, метод использовался для количественной оценки скоростей некоторых процессов и даже для датирования палеосейсмодислокаций, реконструкции плейстосейсмовых зон крупных землетрясений в горах Средней Азии (Никонов, Шебалина, 1986), в пределах разлома Сан-Андреас и в Новой Зеландии (Bull, Brandon, 1998). На Северо-Востоке России метод использовался для оценки периодичности склоновых процессов коллювиального ряда (Галанин, Смирнов, 2004).

Имеется опыт применения статистических оценок размерно-возрастной структуры локальных популяций лишайников для количественной оценки динамики склоновых и нивально-гляциальных процессов, реконструкции климатических изменений, вызвавших массовое отмирание каменных глетчеров и стабилизацию их фронтальных откосов, для оценки периодичности возникновения оползневых процессов (Innes, 1983; Галанин, Смирнов, 2004; Bajgier-Kowalska, 2008).

Наиболее часто в лихенометрии используют эпилитные лишайники из рода *Rhizocarpon*, в котором выделяют 4 секции — *Alpicola* (рис. 1), *Rhizocarpon, Superficiale* и *Viridiatrumm* (Innes, 1985 и др.). Реже применяются лишайники из родов *Leucanora, Xanthoria, Haematomma, Aspicilia* и др. Время жизни (возраст) отдельных особей *Rhizocarpon* sp. при благоприятных условиях может достигать внушительных значений. Есть сведения о чрезвычайно большом возрасте отдельных особей — 3000 лет (Benedict, 1967), 8000 лет (Karlen, 1973) и даже 9500 лет (Miller, Andrews, 1972). На Камчатке О. С. Савоскулом (2000) для построения лихенометрических кривых *Rhizocarpon* sp. в качестве реперных поверхностей использовались лавовые потоки и маркирующие пепловые горизонты известного возраста. По мнению автора, полученные кривые позволяют датировать отложения возрастом до 6–7 тыс. лет (Савоскул, 2000). Имеющиеся данные о скоростях роста лишайников-индикаторов свидетельствуют о больших их различиях — от 0.02 до 0.6 мм/год — в разных физико-географических районах (Галанин, 2002). Поэтому при лихенометрическом датировании важным вопросом является построение калибровочных кривых — графиков роста лишайников-индикаторов.

В основе большинства современных приемов лихенометрического датирования лежит предложенная Р. Е. Бешелем (Beschel, 1957, 1961) модель роста накипных лишайников, в которой подразумевалось выделение 3 основных фаз. Анализ семейства эмпирически выведенных кривых роста *Rhizocarpon* sp. по разным регионам (Галанин, 2002) указывает на наличии нескольких фаз роста в физиологическом цикле накипных лишайников, на которые указывал Р. Е. Бешель (Beschel, 1957): 1) *долинейная*, в течение которой радиальный прирост с возрастом возрастает в логарифмической прогрессии; 2) *линейная*, в течение которой ежегодные приросты постоянны; 3) *постлинейная* — приросты постепенно уменьшаются. В работах В. Б. Булла и М. Т. Брендона (Bull, Brandon, 1998) данная модель формализовалась в более-менее стройной форме: $D = D_0 (1 – EXP^(–K / (f–f_0)) + C(f–f_0)$, где f — время экспонирования субстрата в годах; D — диаметр самого крупного лишайника-индикатора в миллиметрах; f_0 — параметр, указывающий на время начала колонизации поверхности (лет); K — параметр, представляющий нелинейный компонент кривой (фаза быстрого роста); D_0 — параметр ограниченности роста в конце 3-й фазы роста; C — постоянная роста (скорость роста) в течение линейной фазы. Если датирование проводится в интервале линейной фазы, то уравнение существенно упрощается до вида $D = (D_0 – Cf_0) + Cf$.

Рис. 1. Эпилитный лишайник *Rhizocarpon* секции *Alpicola* на голоценовой морене (Чукотский п-ов).

Уменьшение скоростей роста связывается с частичным разрушением центральной части талломов лишайников. По

мнению Дж. Иннеса (Innes, 1985), особи лишайников из рода *Rhizocarpon* начинают отмирать, когда диаметры талломов становятся более 180 мм, хотя многими исследователями наблюдались хорошо развитые слоевища *Rhizocarpon alpicola* диаметрами 400 мм и более без каких-либо признаков отмирания талломов или их фрагментов.

Наши исследования показали, что рост особей лишайников (вернее, увеличение используемых индексов возраста) не только замедляется, но на определенной стадии останавливается вообще (Галанин, 2002). Иначе некоторые талломы могли бы достигать невероятно крупных размеров. Также целесообразно полагать, что замедление годовых приростов лишайников происходит постепенно, пропорционально одному или нескольким параметрам замедления, а их развитие, в целом, подобно онтогенезу других растений.

А. А. Никоновым и Т. Ю. Шебалиной (1986) для эпилита *Leucanora muralis* в качестве функции роста используется закон убывающей экспоненты Т. Р. Мальтуса. На основе ряда допущений авторы вывели теоретическую модель динамики размерно-возрастной структуры локальных популяций лишайников, для нахождения параметров которой необходимо решение системы из 4 дифференциальных уравнений. Проверка этой модели на разных выборках лишайника рода *Rhizocarpon* секций *Rhizocarpon* и *Alpicola* показала, что во многих случаях она не имеет решения. Источником неопределенности может служить принятое авторами допущение о том, что дисперсии ежегодных приростов разных лет в одной и той же локальной популяции распределены по нормальному закону. Данный тезис противоречит известным закономерностям конкуренции в локальных сообществах, сопровождающейся выделением доминантов и аномальных талломов (Галанин, 2002).

Нами предложен способ построения приближенной кривой роста с использованием двух реперных поверхностей (Галанин, 2002). Для оценки минимального времени экспонирования какой-либо каменной морфоскульптуры, колонизированной особями лишайника-индикатора, необходимо решить систему из 3 уравнений: $d = a_0 f\ (1 - EXP\hat{}(-t/f))$; $d_t = a_0 t$; $d_б = a_0 f$, где d — значение индекса возраста на датируемой поверхности; dt — значение индекса возраста на молодой реперной поверхности, время экспонирования которой известно посредством альтернативных методов; $d_б$ — значение индекса возраста на поверхности большого времени экспонирования, где лишайники вида-индикатора достигают предельных наиболее крупных размеров. Построенные по данным уравнениям кривые для некоторых районов Северо-Востока удовлетворяют условию об ограниченности роста и жизни лишайников-индикаторов.

Дальнейшее изучение размерно-возрастной структуры локальных популяций *Rhizocarpon* sp. на разновозрастных моренах в Корякском нагорье, датированных космоизотопными методами, показало, что действительная функция роста имеет экстремум и наиболее достоверно должна описываться полиноминальным трендом. Установлено, что в результате постепенного выветривания и разрушения морфоскульптурных поверхностей, после достижения некоторой максимальной величины, наблюдаемые (и статистически ожидаемые) диаметры талломов лишайника-индикатора уменьшаются (Галанин, 2002). Этот факт учтен на примере построения кривой роста *Rhizocarpon* sp. для альпийских районов Корякского хребта, которая описывается полиноминальным трендом $y = –3E\text{-}06x^2 + 0.0565x – 1$ и более рационально характеризует динамику используемого лихенометрического индекса, отражает эффекты старения экспонируемой поверхности и сукцессионные смены. На основе радиоуглеродных и исторических датировок автором были выведена кривая роста для секции *Rhizocarpon* в ландшафтах таежного пояса северного Приохотья, имеющая вид $y = –4E–12x^4 + 3E\text{-}08x^3 – 0.0001x^2 + 0.2796x + 0.0187$. Выведенные уравнения роста имеют два решения, и для выбора значения возраста необходимо использовать некоторые дополнительные условия (качественные характеристики лишайниковой сукцессии, виды эдификаторы и доминанты). Для индикаторов из рода *Rhizocarpon* sp. они изложены в (Галанин, 2002).

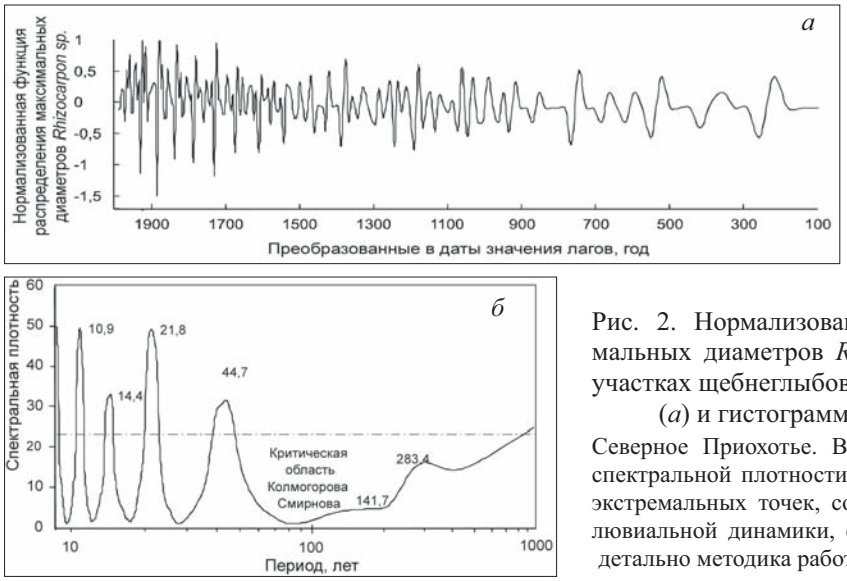


Рис. 2. Нормализованная функция распределения максимальных диаметров *Rhizocarpon* секции *Rhizocarpon* на 17 участках щебнеглыбовых склонов на территории 100×150 км (*а*) и гистограмма ее спектральной плотности (*б*).

Северное Приохотье. Выборка из 6200 измерений. На графике спектральной плотности (*б*) цифрами отмечены значения верхних экстремальных точек, соответствующие основным периодам коллювиальной динамики, составляющим 11, 15, 22 и 45 лет. Более детально методика работ рассмотрена в (Галанин, Смирнов, 2004).

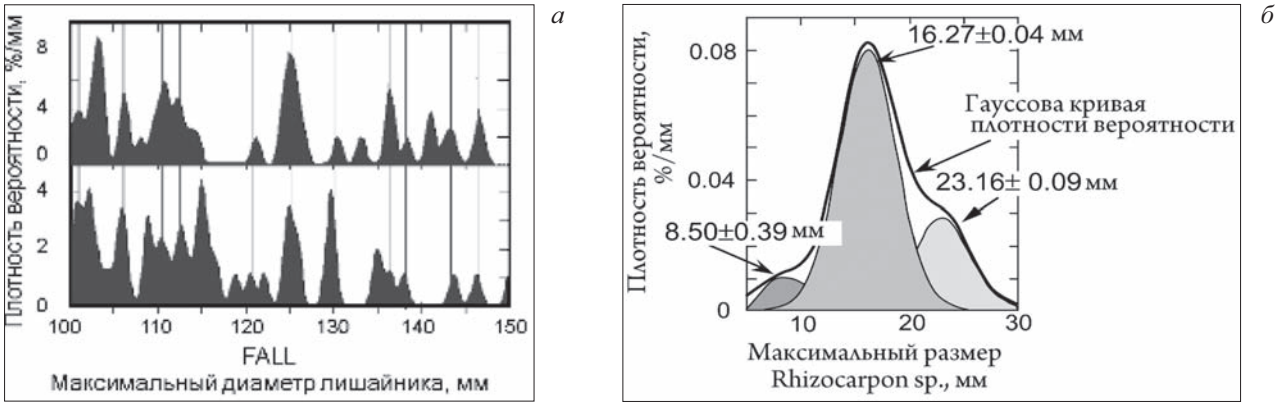


Рис. 3. Результаты оценки плотности вероятности распределений диаметров *Rhizocarpon* sp. на двух удаленных моренах в Новозеландских Альпах (*а* — 10 тыс. измерений).

а — совпадение модальных пиков (в интервале 100–150 мм) на обломках обвального происхождения на поверхности двух каровых морен, удаленных друг от друга на несколько десятков км; *б* — прием вычленения локальных лихенометрических пиков сейсмических событий и описание параметров их распределения с помощью функции плотности вероятности (Bull, Brandon, 1998).

В литературе идет оживленная дискуссия о физическом смысле лихенометрических оценок экспонируемых поверхностей каменных морфоскульптур. Общепризнанно, что на старых поверхностях большого времени экспонирования лихенометрические датировки соответствуют лишь возрасту последнего поколения лишайников и указывают на минимальный возраст морфоскульптуры. Наблюдения за локальными популяциями лишайников в пределах динамически активных каменных морфоскульптур (осыпи, курумы, криогенные пятна-медальоны, активно денудируемые останцы и др.) показывают, что все они имеют различные лихенометрические характеристики (Галанин, 2002). Причем на динамически активных каменных поверхностях размерно-возрастная структура локальной популяции отражает интенсивность и цикличность процессов движения субстрата (рис. 2). Некоторые лихенометрические характеристики и частотные распределения использованы для оценки интенсивности и даже структуры ведущих геоморфологических процессов.

Так на основе лихенометрического подхода оценена периодичность возникновения оползней на территории горных сооружений Польши (Bajgier-Kowalska, 2008). Выявлены эпизоды их активизации в 1829–1833, 1844–1848, 1861–1869 и 1881–1884 гг. которым противопоставляются климатические фазы повышенного увлажнения, связанные с Малым ледниковым веком. Авторы приходят к выводу о временной неравномерности в распределении возрастов локальных проявлений склоновых процессов, а также к тому, что распределение и размеры локальных ценопопуляций лишайников рода *Rhizocarpon* sp. отражают данную неоднородность и могут использоваться для ее количественной оценки. Действительно, наличие значимых пиков (см. рис. 3) в распределениях диаметров талломов было подтверждено нами на основе анализа больших выборок на десерпционно-осыпных склонах в горах Северного Приохотья (Галанин, Смирнов, 2004).

Значительный интерес вызывает метод так называемой лихенометрической триангуляции, разработанный В. Б. Буллом и М. Т. Брендоном (Bull, Brandon, 1998) для выявления эпицентров и оценки возраста палеоземлетрясений. Поставленная авторами задача состояла в выявлении в частотных распределениях диаметров талломов лишайника-индикатора (*Rhizocarpon* sp.) «сигналов» о древних землетрясениях в Южных Альпах (Новая Зеландия). Для ее решения на территории острова Новая Зеландия была разбита триангуляционная сеть из 57 точек наблюдений, на каждой из которых измерялось до 1000 особей *Rhizocarpon* sp. по методу — самая крупная особь на 1 обломке (преимущественно обвального или осыпного происхождения).

Рабочая гипотеза состояла в следующем предположении. В горных районах, помимо образования обычных случайно возникающих обвалов и осыпаний, сильные землетрясения приводят к одновременному возникновению множества мелких (и единичных крупных) сотрясений и обвалов, а также локальных осыпаний в эпицентральной зоне. Нередко землетрясения являются триггером для активизации морфозональных склоновых процессов (крипа, оползней, солифлюкции), поэтому распределение гравитационных склоновых процессов во времени подчиняется повторяемости сильных землетрясений.

Результаты проведенных измерений были преобразованы в частотные распределения, а затем откалиброваны во временные вариаграммы плотностей вероятности «лихенометрических событий», на которых интерпретированы сигналы об известных и неизвестных (древних) землетрясениях. Разработанный методический аппарат позволяет на основе приема лихенометрической триангуляции не только получать полезный сигнал о наличии аномалий в размерно-возрастной структуре локальных ценопопуляций лишайника-индикатора, но и определять его интенсивность, пространственные координаты и возраст.

Таким образом, размерно-возрастная структура локальных сообществ накипных лишайников и ее динамика находятся в тесной зависимости от интенсивности динамики самой поверхности (морфоскульпту-

ры). Статистические характеристики размерно-возрастной структуры популяции лишайника-индикатора или нескольких лишайников могут быть в разном виде использованы для оценки возраста и временной структуры абиогенных процессов морфодинамики.

Колонизируемая лишайниками экспонируемая поверхность может быть монолитной (скалы, обрывы, ригели и др.) или состоять из обломков (осыпи, конусы, террасы, моренные гребни и др.). Процессы обновления экспонируемой поверхности можно сгруппировать в 3 типа. Первый (денудационный) — обновление в результате денудации морфоскульптуры и вскрытия все более глубоких ее слоев (элювиальные останцы, скалы, эрратические валуны и др.). Второй (аккумулятивный) — обновление экспонируемой поверхности в результате систематического перекрытия ее новыми слоями осадков (современные лавинные, флювиогляциальные и пролювиальные конусы, галечные пляжи и др.). Третий тип (транзитный) реализуется за счет переворачивания отдельных участков поверхности морфоскульптуры (слагающих ее обломков) в ходе склоновых и криогенно-склоновых процессов движения обломочного материала в литодинамическом потоке.

В условиях криолитозоны, и Северо-Востока в частности, на большей части каменных морфоскульптур в разном соотношении проявляются все три типа обновления экспонируемой поверхности. Например, при полигенном сползании обломков в курумном потоке происходит не только их переворачивание (транзитный тип обновления), но и дробление, а также выветривание (денудационный тип). Обновление поверхности морфоскульптуры приводит к изменениям в возрастной структуре, полному или частичному уничтожению или омоложению обитающей на ней популяции лишайников.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 11-05-00318-а.

Список литературы

Галанин А. А. 2001. Лихенометрические кривые роста *Rhizocarpon* sp. в горах Северо-Востока России и Северной Америки // Проблемы геологии и металлогении Северо-Востока России на рубеже тысячелетий / Четвертичная геология, геоморфология, россыпи. Магадан. С. 11–14. — *Галанин А. А.* 2002. Лихенометрия: современное состояние и направления развития метода. Магадан. 74 с. — *Галанин А. А., Смирнов В. Н.* 2004. Динамика гравитационных склоновых процессов в горах Северного Приохотья в позднем голоцене, лихенометрическая методика их моделирования и прогноза // Геоморфология. № 3. С. 67–75. — *Никонов А. А., Шебалина Т. Ю.* 1986. Лихенометрический метод датирования сейсмодислокаций (методические аспекты и опыт использования в горах юга Средней Азии). М. 185 с. — *Савоскул О. С.* 2000. Применение лихенометрии и тефрахронологии для датирования голоценовых ледниковых отложений на Камчатке // Вулканология и сейсмология. № 5. С. 54–64. — *Bajgier-Kowalska M.* 2008. Lichenometric dating of landslide episodes in the Western part of the Polish Flysch Carpathians // Catena. Vol. 72. Issue 2. № 15. P. 224–234. — *Benedict J. B.* 1967. Recent glacial history of an alpine area in the Colorado Front Range, USA. 1: Establishing a lichen growth curve // Glaciology. № 6. P. 817–832. — *Beschel R. E.* 1957. A project to use lichens as indicators of climate and time // Arctic. № 1. P. 60. — *Beschel R. E.* 1961. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry) // Geology of the Arctic 2. Toronto. P. 1044–1062. — *Bull W. B., Brandon M. T.* 1998. Lichen dating of eathquake-generated regional rock-fall events, Southern Alps, New Zealand // GSA Bull. Vol. 110. №. 1. P. 60–84. — *Innes J. L.* 1983. Lichenometric dating of debris flow activity in the Scottish Highlands // Earth Surface Processes and Landforms. № 8. P. 579–588. — *Innes J. L.* 1985. Lichenometry // Progress in Physical Geography. Vol. 9. № 2. P. 187–254. — *Karlen W.* 1973. Glacier fluctuations in the Svartisen area, nothern Norway // Geografiska Annaler. № 61A. P. 11–28. — *Miller C. D., Andrews J. T.* 1972. Quaternary history of nothern Cumberland peninsula, East Baffin Island, North West Territories, Canada. Part VI / Preliminary lichen growth curve // Bull. Geol. Soc. of America. № 83. P. 1133–1138.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

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

Ботанический сад-институт ДВО РАН (Владивосток). E-mail: algalanin1@yandex.ru

Ключевые слова: *растительный покров, биоразнообразие, структура, динамика.*

Глобальные изменения климата на первый план выдвигают проблему прогноза катастрофических процессов, которые все чаще происходят в атмосфере, гидросфере и биосфере, в том числе в растительном покрове, нанося колоссальные убытки экономике. Не исключение в этом отношении Дальний Восток и Забайкалье. Длительная многолетняя засуха в Читинской области, лесные пожары по всему Дальнему Востоку — все это прямо или косвенно связано с глобальным изменением климата (Галанин и др., 2005). В связи с этим изучение структурной организации растительного покрова и ее динамики приобрело первостепенное значение. Без создания современной теории растительного покрова продвижение в данном направлении просто невозможно. К сожалению, мониторинговые исследования растительного покрова в России все еще не находят должной поддержки, нет государственной программы мониторинга, финансирование которой было бы приоритетным, хотя природные катастрофы последнего десятилетия показали важность изучения динамики природных явлений на глобальном, региональном и ландшафтном уровнях.

Например, растительный покров Дальнего Востока и Даурии, по нашему мнению, представляет собой динамическую ботанико-географическую систему в ранге области (рис.), претерпевающую изменения, связанные с вековыми колебаниями климата. Здесь имели место миграции видов из разных флористических областей: Юго-Восточной Азии, Центральной Азии, Южной Сибири, Северо-Востока Азии. Вектор миграций закономерно менялся по мере прохождения векового климатического цикла. Особенности горного рельефа Даурии обеспечивали и обеспечивают длительное сосуществование видов разных географических и генетических групп в конкретных флорах этой территории, а также интрогрессивную гибридизацию видов в пределах секций и родов, что является причиной явления, которое можно назвать таксономическим континуумом. Попадая в несвойственные условия в пределах климатического цикла, виды растений вынуждены изменять свою жизненную форму сначала в пределах толерантности вида, затем — в связи с изменением вектора естественного отбора, что несомненно ускоряет процессы видообразования (Галанин, 2009).

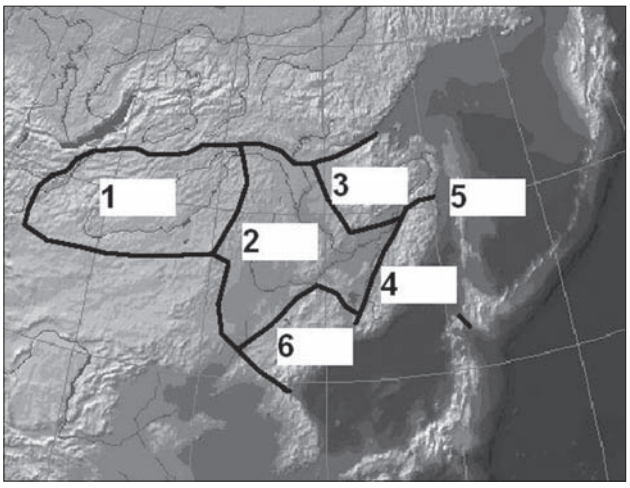


Рис. Границы Восточно-Азиатской ботанико-географической области и ее деление на подобласти (Галанин, Беликович, 2006; Galanin, Galanina, 2010).
Подобласти: 1 — Даурская, 2 — Маньчжурская, 3 — Нижнеамурско-Северосахалинская, 4 — Сихотэ-Алинская, 5 — Сахалино-Хоккайдская, 6 — Корейско-Хасанская.

Целью данной статьи является попытка определения основных приоритетов геоботаники на современном этапе ее развития, выявление главных факторов структурной организации и динамики растительного покрова.

Благодаря способности к миграции виды получают шанс пережить резкую смену условий, уходя из прежних районов и прежних мест обитания в новые, ставшие в изменившихся условиях для них пригодными. Но и прежние виды способны длительное время сохраняться в растительном покрове на уникальных местообитаниях, резко снижая при этом свою активность в конкретной флоре. Таким образом, в результате миграций видов, переживания изменившихся условий в уникальных местообитаниях и за счет автохтонного видообразования таксономическое богатство конкретных флор увеличивается. Однако при очень резком изменении климата происходит вымирание видов, и это вымирание не компенсируется ни мигрантами из соседних флор, ни процессами видообразования. В этом случае таксономическое богатство конкретных флор снижается.

Разнообразие видов в одном фитоценозе также зависит от устойчивости или неустойчивости условий в данной локальной экосистеме. Например, повышенное потребление зеленой массы хвои и листвы делает леса более сквозистыми. Тем самым увеличивается освещенность нижних ярусов, изменяется фитоклимат. В таких условиях большую роль в продукционном процессе начинают играть растения нижних ярусов, которые не имеют мощных многолетних стволов и, таким образом, способны резко ускорять биологический круговорот. Выедая преимущественно доминирующие виды растений, травоядные животные тем самым препятствуют их безграничному лидерству в сообществе и способствуют развитию тех видов, которые в обычных условиях (без выедания) не смогли бы выдержать конкуренцию со стороны лидера и выпали бы из состава сообщества (Рафес, 1980).

Консументы способны увеличивать видовое разнообразие фитоценозов, чем способствуют повышению стабильности экосистем, так как в таких экосистемах ставшему недостаточно эффективным виду всегда есть замена. В Южном Забайкалье при вспышках численности непарный шелкопряд способен полностью уничтожить хвою у лиственницы. При этом происходит осветление полога леса, замедляется работа корневых систем лиственниц, создаются благоприятные условия для роста и развития травянистых растений, кустарников и возобновления березы плосколистной или осины. Если бы нашествий непарного шелкопряда в Забайкалье не случалось, то участие березы в сложении древостоя лиственничных и березово-лиственничных лесов резко снизилось, а вместо травяного покрова в таких лесах сформировался бы устойчивый мохово-лишайниковый покров.

Конкретная флора — это общий генофонд растительного покрова ландшафтного района. При формировании каждого конкретного фитоценоза в пределах конкретной флоры отбор подходящих компонентов (видов) осуществляется из большого числа «претендентов», диазачатки которых попали в данное местообитание. Таким образом, вероятность формирования экологически оптимального растительного сообщества увеличивается. Благодаря многообразию и большому совершенству способов распространения спор, семян и плодов растений на большие расстояния, мы можем рассматривать элементарную флору ландшафтного района как некий потенциал и можем соотносить этот потенциал с каждым конкретным место-

обитанием, каждой конкретной экосистемой (Галанин, 1981). Интенсивность и разнообразие семенного дождя в каждой точке ландшафтного района значительно выше экологической и ценотической емкости конкретного фитоценоза. Эта интенсивность и качество семенного дождя и определяют флористический потенциал конкретной флоры в конкретном фитоценозе.

В каждом конкретном растительном сообществе есть виды, представленные большим количеством особей, которые находятся здесь в состоянии, близком к эколого-ценотическому оптимуму; также есть виды, представленные меньшим количеством угнетенных особей, для которых условия здесь не оптимальны; и есть виды, представленные очень малым числом особей, эти виды находятся в фитоценозе на пределе своей экологической толерантности. Мало обильные виды практически не принимают участия в биогеохимической работе, совершаемой данным фитоценозом, но они создают его сверхразнообразие на случай, если резко изменятся условия, и виды-доминанты окажутся за пределами своей экологической толерантности.

В лиственничных лесах в нижнем лесном поясе в Хэнтей-Чикойском нагорье часто можно встретить в возобновлении особи кедра сибирского. Они в этом поясе не могут выйти в полог древостоя и гибнут в состоянии подроста. Однако кедровки постоянно заносят орехи кедра в эти леса и возобновление кедра в них происходит очень часто. При очередной гумидизации климата особи кедра в таких лиственничниках получают шанс выйти в полог, и они используют его. При этом за 100–150 лет гумидной части климатического цикла нижняя граница кедровых и лиственнично-кедровых лесов снижается здесь на 200–300 м над ур. м. Н. П. Соколов, посетивший голец Сохондо в XVIII веке, отмечал, что нижняя граница кедровых лесов тогда проходила примерно на 150 м ниже, чем в современную эпоху (Паллас, 1773–1788). Таким образом, сверхразнообразие позволяет фитоценозу при резком изменении климатических условий очень быстро перестроиться (а по сути, смениться другим фитоценозом).

Для поддержания биогеохимического равновесия экосистем важно не таксономическое разнообразие само по себе, а разнообразие функциональное или биоморфологическое. Мерилом функционального разнообразия растительного покрова может служить число экобиоморф, число типов синузий, ценоячеек, фитоценозов и микрокомбинаций. Разумеется, между таксономическим и функциональным разнообразием элементов растительного покрова имеет место пропорциональная зависимость типа: «чем больше…, тем больше». В конечном счете, таксономический процесс — это главный процесс формирования функционального разнообразия элементов растительного покрова, хотя и далеко не единственный. Несмотря на то что таксономическая структура, в конечном счете, подчинена функциональному или биогеохимическому аспекту организации биоты, она несомненно обладает высокой автономностью (Любищев, 1982). На многоаспектность структурной организации растительного покрова указывал, например, Б. Н. Норин (1980, 1987).

Тем не менее, классификация растительности должна осуществляться не на таксономической основе, а на основе классификации жизненных форм. Например, ель сибирская и ель аянская имеют столь сходную жизненную форму, что относить ельники из ели сибирской и ели аянской к разным категориям растительности не имеет экологического и биогеохимического смысла. Биологический круговорот вещества в тех и других лесах очень сходный. То же можно сказать и о лиственничниках из лиственницы даурской и лиственницы сибирской. Экобиоморфы растений следует выделять как экологические категории в широком смысле, учитывая соотношение между массой многолетних побегов — стволов и сучьев — и ежегодно обновляемой фитомассой листьев, учитывая общий габитус растений, сроки активной вегетации, способы экспансии на свободную территорию, форму перенесения неблагоприятных условий и т. п. (Мазуренко, Хохряков,1977).

Экобиоморфы растений — это своего рода различные адаптивные стратегии в растительном покрове. Число таких стратегий ограничено. Ценогенез и экогенез лишь опосредованно связаны с филогенезом. Так, становление кислицы обыкновенной (*Oxalis acetosella*) наверняка происходило под тенистым пологом широколиственных лесов. Однако особи этого вида, благодаря характерной для них жизненной форме, могут расти и в хвойно-широколиственных, и в темнохвойных, и в тенистых мелколиственных лесах. Виды в процессе эволюции изменяются сопряженно друг с другом, но при этом приспосабливаются не персонально друг к другу, а к той интегральной среде (экологической нише), которую и занимают в экосистемах. Сходные экологические ниши могут возникать в таксономически несходных экосистемах. Мы считаем, что функциональная (вместо таксономической) стратификация фитоценозов — важнейшая задача геоботаники и экологии.

Процессом видообразования охватываются многочисленные ценопопуляции вида в пределах его обширного географического ареала. Панмиксия удерживает их в рамках одной генетической системы, поэтому вид с обширным ареалом эволюирует как единая генетическая система. Чем устойчивее генетический аппарат у вида, тем большим по протяженности может быть его географический ареал, так как панмиксия в этом случае может «цементировать» весьма удаленные друг от друга ценопопуляции. Разные ценопопуляции вида обитают в разных экологических условиях, при этом особи в этих ценопопуляциях нередко имеют разную экобиоморфу. Данный феномен несовпадения генетических и эколого-ценотических векторов изменения вида как системы в разных частях его географического ареала является одним из меха-

низмов, препятствующих сужению по мере эволюции экологической амплитуды видов. Это, несомненно, один из механизмов поддержания определенного биотического разнообразия и стабильности биосферы в целом.

Совмещение особей разных видов и разных экобиоморф в одном фитоценозе приводит к их экологическому и ценотическому взаимодействию. Каналом взаимодействия в этом случае служит внешняя среда. При этом формируются системы особой функциональной интеграции — ценоэлементы. В настоящее время собран достаточный фактический материал, позволяющий говорить о ценоэлементах как организованных системах (Галанин, 1989; Галанина, 2005, 2008). Взаимодействие совместно произрастающих особей разных видов приводит к их упорядоченному распределению в пространстве относительно друг друга, в результате чего в фитоценозе возникают группы положительно сопряженных друг с другом видов, особи которых в непосредственной близости друг к другу встречаются чаще, чем это следует из теории вероятностей, предполагающей их случайное распределение. Исследованиями Н. А. Василенко (Vasilenko, 2008) было доказано, что даже в том случае, когда население фитоценоза состоит из особей одного вида, происходит их дифференциация по мощности на вполне дискретные группы и закономерное распределение особей разной фитоценотической мощности относительно друг друга. В этом случае фитоценотическая система «творит свое» биологическое разнообразие, дифференцируя особи одного и того же вида на экотипы, классы толщины, классы высоты и т. д. Такое явление мы называем самоорганизацией фитоценотической системы, благодаря которой она не только поддерживает биоразнообразие, но и создает его.

«Рисунок» растительного покрова, называемый его ландшафтно-экологической структурой, в значительной степени повторяет «рисунок» экологического фона ландшафта. Однако экофон ландшафта (Кожевников, 1989; Беликович, 2001; Галанин, 2005) и растительный покров не находятся в отношениях типа «форма–отливка». Растительность, формируясь, вносит весьма существенную «корректировку» в экофон, трансформируя его в новое состояние, производное от исходного. Чем полнее выработана ценотическая структура, тем больше степень трансформации экофона ландшафта. Экофоны ландшафтов в чистом виде, не трансформированные растительностью, следует рассматривать как некую абстракцию, введение которой полезно только для четкой формулировки основных положений теории растительного покрова и только.

Гомеостаз — стабильность экосистем — понимается нами как тенденция к поддержанию круговорота вещества в таком состоянии, что вещество возвращается обратно к производителям (May, 1976; Breymeyer, 1979) и не покидает конкретную экосистему, не выходит за ее пределы. В процессе сукцессии происходит выработка механизмов гомеостаза, так что коренная растительность биогеохимически более стабильна, чем пионерная. Возможна смена типа гомеостаза системы, например, такая смена происходит при антропогенном воздействии или существенном изменении климата, когда леса заменяются лугами, а на месте степей возникают посевы монокультур, когда лес наступает на тундру, а степь наступает на лес. Тип гомеостаза экосистем может измениться в результате пожаров, выпаса скота и т. д.

В грубом приближении формирование и поддержание ландшафтно-экологического «рисунка» растительного покрова можно рассматривать как сортировку видов и экобиоморф по экотопам, а по мере формирования ценотической структуры растительного покрова — как сортировку видов по биотопам и ценоэлементам. В процессе такой сортировки подбираются виды и экобиоморфы, способные к совместному существованию в определенных местообитаниях. Образующиеся при этом сочетания видов и экобиоморф (ценоэлементы) должны быть не только комплементарны экотопу, но и комплементарны друг другу. Подбор видов и экобиоморф в фитогеохоры происходит поэтапно в ходе сукцессии и является эколого-ценотическим процессом, а не чисто экологическим, как первая стадия сукцессии на промышленных отвалах или залежи. «Рисунок», растительного покрова в ландшафте определяют: 1 — неоднородность исходного экологического фона, 2 — характер конкретной флоры (флористический потенциал), 3 — ценотический подбор растений в оптимальные ценотические системы.

Список литературы

Беликович А. В. 2001. Ландшафтная флористическая неоднородность растительного покрова. Владивосток. 248 с. — *Галанин А. В.* 1989. Ценотическая организация растительного покрова. Владивосток. 164 с. — *Галанин А. В.* 2005. Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова. Владивосток. 272 с. Режим доступа: http://geobotany.narod.ru/galanin/m1.htm — *Галанин А. В.* Экологический потенциал флоры Полярного Урала и его использование в народном хозяйстве // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. 9-го симпозиума. 1981. Ч. 1. С. 18. — *Галанин А. В.* 2009. Некоторые мысли о биосфере и растительном покрове // Бюл. Ботан. сада-ин-та ДВО РАН. Вып. 4. Режим доступа: http://botsad.ru/journal/number4/4–18.pdf — *Галанин А. В., Беликович А. В.* 2006. Даурия как подобласть Манчжурской ботанико-географической области // Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 53. С. 7–38. — *Галанин А. В., Беликович А. В., Галанина И. А.* 2005. Отражение векового климатического ритма в растительности охраняемых территорий российского Дальнего Востока. (На англ. яз.) // Доклады междунар. APN-START Симпозиума по изучению глобальных изменений в Северо-Восточной Азии. Владивосток. С. 25–36. — *Галанина И. А.* 2005. Анализ распределения видов лишайников по постоянным пробным площадям в Сихотэ-Алинском заповеднике // Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 56. С. 134–142. — *Галанина И. А.* 2008. Синузии эпифитных лишайников в дубовых лесах юга Приморского края. Владивосток. 238 с. — *Кожевников Ю. П.* 1989. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток. 308 с. — *Любищев А. А.* 1982. Проблемы формы, систематики

и эволюции организмов. М. 280 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* 1977. Структура и морфогенез кустарников. М. 160 с. — *Норин Б. Н.* 1980. Фитоценотическая организация некоторых типов растительного покрова Крайнего Севера // Бот. журн. Т. 65. N 11. С. 1531–1542. — *Норин Б. Н.* 1987. Некоторые вопросы теории фитоценологии, ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. Т. 72. N 9. С. 1116–1174. — *Паллас П.-С.* 1773–1788 Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб. — *Рафес П. М.* 1980. О влиянии листогрызущих насекомых на биологический круговорот в лесах // Средообразующая деятельность животных. М. С. 43–44. — *Breymeyer A. I.* 1979. Ecosiste homeostatic-search for a definition // Mem. Zool. Vol. 32. N 1. P. 3–11. — *Vasilenko N. A.* 2008. Self-organization of wood coenoses. Vladivostok. 171p. — *Galanin A. V., Galanina I. A.* 2010. Peculiarities of flora, vegetation and lichen biota of the Changbaishan Volcano (China, East Asia) // Journ. of Intern. Scientific Publications: Ecology ard & Safety. Vol. 4, Pt 3. С. 457–470. — *May R. M.* 1976. Patterns in multispecies communities // Theoretical ecology: principls and applitations. Blackwell; Oxford. P. 147–162.

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА, ВЫЗВАННЫЕ УСЫХАНИЕМ ЧАСТИ ДРЕВОСТОЯ В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНОМ

Н. В. Геникова

Институт леса Карельского научного центра РАН
185000, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: mylazydays@mail.ru

Ключевые слова: *сосновые леса, Карелия, структура, напочвенный покров.*

В лесном сообществе древесные растения играют ведущую роль в формировании структуры напочвенного покрова, изменяя условия местообитания для видов сосудистых растений, мхов и лишайников (Лащинский, 1975; Демьянов, 1982; Ипатов, Кирикова, 1981; и др.). Условия освещения, увлажненности изменяются в зоне влияния дерева (Карпачевский, 1977; Волокитина, 1979; и др.), что влияет на обилие и встречаемость видов растительного покрова в разных его зонах (Арискина, 1962; Маслов, 1986; Frego, Karleton, 1995; и др.).

Нами была исследована структура напочвенного покрова двух участков сосняка брусничного 120-летнего возраста (рис.), отличающихся состоянием древостоя, в заповеднике «Кивач» (подзона средней тайги). На одном из участков (пробная площадь № 2) примерно 15–20 лет назад усохла значительная (около половины деревьев) часть древостоя.

Мы поставили задачу исследовать, как реагирует напочвенный покров на усыхание части деревьев в сообществе.

Для описания напочвенного покрова от стволов отдельных деревьев закладывались сплошные трансекты из площадок размером 20×50 см. На каждой площадке фиксировалось проективное покрытие видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. На пробных площадях проводилось картирование деревьев, от которых закладывались трансекты, определялись размеры их крон, также картировались ближайшие к трансектам деревья. Данные о проективном покрытии отдельных видов, а также по ярусам растительного покрова разбивались на 4 группы, соответствующие 4 зонам фитогенного поля (1 — при-

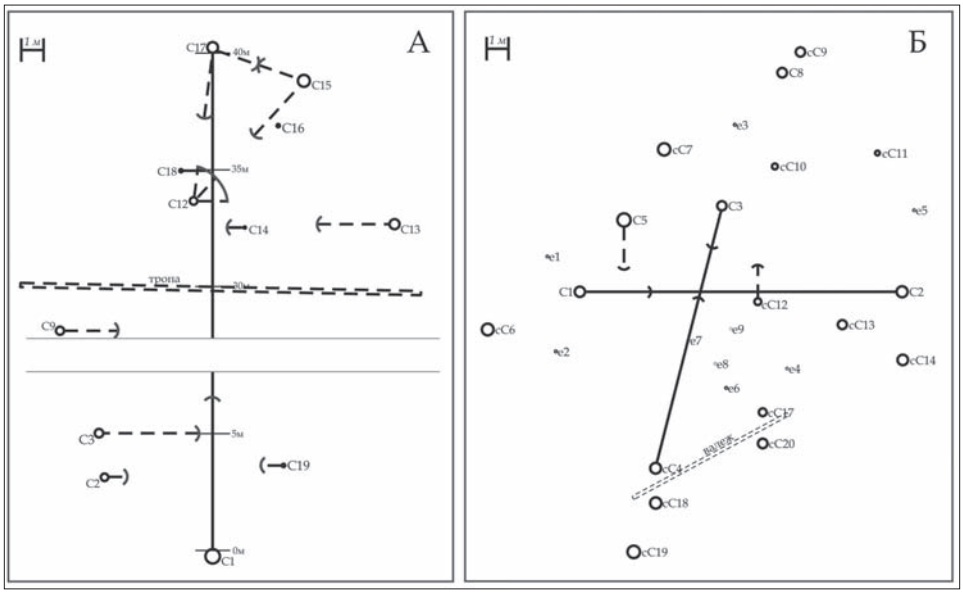


Рис. Схема исследованных участков сосняка брусничного.

А — пробная площадь № 1, Б — пробная площадь № 2. С — сосна, Е — ель, сС — сухая сосна, кружки — стволы деревьев, скобка на конце пунктирной или сплошной линии — проекция края кроны, сплошная линия — трансекта.

ствольное повышение, 2 — подкроновое пространство, 3 — зона границы кроны, 4 — межкроновое пространство) (Крышень, 1998). На основе полученных данных был проведен графический и дисперсионный анализ варьирования проективного покрытия мхов, лишайников, травянистых растений и кустарничков по зонам фитогенного поля по методике, предложенной В. С. Ипатовым с соавт. (Ипатов, Кирикова, 1977; Ипатов и др., 2010).

Пробная площадь № 1. Растительный покров данного сообщества представлен 3 видами травяно-кустарничкового яруса (*Calluna vulgaris, Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus*) и 7 видами мохово-лишайникового яруса (*Dicranum polysetum, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis, Cetraria islandica, Cladonia arbuscula, C. rangiferina*).

Проективное покрытие *Pleurozium schreberi* на микроплощадках изменяется от 5 до 85 %, вид доминирует на большинстве микроплощадок, иногда уступая *Hylocomium splendens* (до 80 %). *Dicranum polysetum* обладает невысоким проективным покрытием (10–20 %). Виды рода *Cladonia*, обладающие в среднем низким проективным покрытием, повышают своё обилие на незатененных участках (до 40 %).

В травяно-кустарничковом ярусе наибольшее проективное покрытие имеет *Vaccinium vitis-idaea* (в среднем 20–25 %), в то время как *V. myrtillus* присутствует лишь на половине микроплощадок со средним покрытием 5–10 %.

Все виды присутствуют в зоне межкронового пространства. Затем по количеству видов следует подкроновая зона (в ней отсутствуют только 2 вида лишайников: *Cetraria islandica, Cladonia arbuscula*), зона границы кроны (отсутствуют 2 вида рода *Cladonia* и *Calluna vulgaris*) и приствольное возвышение (отсутствуют 2 вида *Cladonia*, *Hylocomium splendens* и *Calluna vulgaris*).

Для данного сообщества статистически подтвердилась реакция следующих видов на влияние древесного яруса: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Cladonia rangiferina* (табл. 1). Причем наиболее высокие значения показателя силы влияния древесного яруса на виды напочвенного покрова отмечены для *Dicranum polysetum* (22 %), *Hylocomium splendens* (21 %) и *Pleurozium schreberi* (16 %), два последних вида вносят значительный вклад (49 % и 44 % соответственно) в варьирование структуры сообщества, являясь доминантами напочвенного покрова.

Таблица 1

Варьирование проективного покрытия видов напочвенного покрова по зонам фитогенного поля (пробная площадь № 1)

Вид	Встречаемость, %	Среднее проективное покрытие, %				η^2	Sф/∑Sф
		зона 1	зона 2	зона 3	зона 4		
Pleurozium schreberi	99	43	65	59	46	<u>0.16</u>	0.44
Dicranum polysetum	99	4	14	12	12	<u>0.22</u>	0.01
Vaccinium vitis-idaea	96	15	19	10	18	<u>0.06</u>	0.03
Hylocomium splendens	79	0	3	14	24	<u>0.21</u>	0.49
Vaccinium myrtillus	59	5	9	9	5	0.03	0.01
Cladonia rangiferina	26	7	0	0.3	2.5	<u>0.06</u>	0.01
Ptilium crista-castrensis	16	0	0.1	0.5	0.5	0.01	0.00
Cladonia arbuscula	10	0	0.4	0	0.5	–	–
Calluna vulgaris	5.1	0	0.15	0	0.2	–	–
Cetraria islandica	4.6	0	0	0	0.4	–	–

Примечание. Подчеркнуты достоверные значения η^2, Sф/∑Sф — доля факториального варьирование вида в сумме факториальных варьирований всех видов.

Пробная площадь № 2. Напочвенный покров фитоценоза состоит из 2 видов сосудистых растений (*Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus)* и 5 видов мхов и лишайников (*Dicranum polysetum, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis, Cladonia arbuscula*).

В мохово-лишайниковом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi*, его проективное покрытие на большинстве микроплощадок составляет 60–80 %. *Dicranum polysetum* обладает в среднем невысоким проективным покрытием и большим разбросом значений (от 0.5 до 70 %).

В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium vitis-idaea* с максимальным проективным покрытием 40 %.

Все виды присутствуют в 1-й зоне фитогенного поля (подкроновое пространство), во 2-й и 4-й зонах отсутствует 1 вид (*Cladonia arbuscula*), в 3-й зоне не встречены 2 вида из 7, заселяющих данный фитоценоз (*Cladonia arbuscula*, *Vaccinium vitis-idaea)*. Наибольшее варьирование среднего проективного покрытия по зонам наблюдается у *Hylocomium splendens* (10 %), наименьшее — у *Vaccinium myrtillus* (0.7 %) и *Dicranum polysetum* (3 %).

Как видно из табл. 2, только один вид (*Vaccinium myrtillus* (сила влияния 10 %) показал достоверные отличия проективного покрытия по зонам фитогенного поля. Несмотря на то, что достоверность отличия зон фитогенного поля выявлены только по чернике, она не вносит никакого вклада в сумму дисперсий всех видов, видами с наибольшими значениями этого показателя являются *Ptilium crista-castrensis* и *Vaccinium vitis-idaea*, они же, в свою очередь, не показали достоверных отличий по зонам фитогенного поля.

Таблица 2

Варьирование проективного покрытия видов напочвенного покрова по зонам фитогенного поля (пробная площадь № 2)

Вид	Встречаемость, %	Среднее проективное покрытие, %				η^2	Sф/∑Sф
		зона 1	зона 2	зона 3	зона 4		
Pleurozium schreberi	99	69	73	72	67	0.01	0.20
Vaccinium vitis-idaea	93	10	6	8	9	0.05	0.24
Dicranum polysetum	72	5	5.5	6	8	0.02	0.06
Ptilium crista-castrensis	31	0.4	8	3	8	0.05	0.43
Hylocomium splendens	31	0.7	1.2	11	3	0.04	0.06
Vaccinium myrtillus	25	0.2	0.7	0	0.1	0.10	0
Cladonia arbuscula	0.8	0.2	0	0	0	–	–

Примечание. Обозначения такие же, как в табл. 1.

В сообществе с наличием сухих деревьев количество видов напочвенного покрова ниже. Отсутствуют виды (*Cetraria islandica, Cladonia rangiferina, Calluna vulgaris*), которые в первом сообществе обладают невысокими значениями обилия и встречаемости. Учитывая, что оба пробных участка находятся в непосредственной близости друг от друга, можно предположить, что уменьшение количества видов — это следствие нарушений в древесном ярусе. Варьирование значений проективного покрытия видов по зонам фитогенного поля менее выражено в фитоценозе с большим количеством сухостоя (табл. 2). Происходит усреднение проективного покрытия видов, это связано с тем, что стираются границы между зонами фитогенного поля по причине выравнивания условий освещенности под деревьями, практически лишенными крон. На участке с сухими соснами статистически была подтверждена реакция только одного вида напочвенного покрова (*Vaccinium myrtillus*) на влияние древесного яруса. Как нами было ранее показано (Геникова, Крышень, 2011), виды мохово-лишайникового яруса (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и *Hylocomium splendens*) наиболее чувствительны к изменению факторов среды при переходе от одной зоны фитогенного поля сосны к другой. Но в данном сообществе их реакция статистически не подтвердилась, что также говорит о выравнивании условий местообитания из-за снижения роли древесного яруса. В лесном участке без сухостоя отмечено уже 5 видов с достоверными отличиями проективного покрытия по зонам фитогенного поля.

Список литературы

Арискина Н. П. 1962. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Бот. журн. Т. 47. № 5. С. 658–672. — *Волокитина* А. В. 1979. Особенности распределения дождевых осадков под пологом хвойного леса // Лесоведение. № 2. С. 40–48. — *Геникова Н. В., Крышень А. М.* 2011. Реакция видов напочвенного покрова на влияние сосны в различных сообществах // Развитие геоботаники: история и современность. СПб. С. 33–34. — *Демьянов В. А.* 1982. Влияние *Larix gmelini (Pinaceae)* на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. Т. 67. № 4. С. 500–507. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* 1977. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. Т. 62. № 10. С. 1441–1445. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* 1981. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. № 3. С. 39–45. — *Ипатов В. С., Лебедева М. Ю., Тиходеева М. Ю., Журавлева Е. Н.* 2010. Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества // Бот. журн. Т. 95. № 1. С. 117–128. — *Карпачевский Л. О.* 1977. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М. 312 с. — *Крышень А. М.* 1998. К методике изучения фитогенных полей деревьев // Бот. журн. Т. 83. № 10. С. 133–142. — *Лащинский Н. Н.* 1975. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. Т. 60. № 12. С. 66–73. — *Маслов А. А.* 1986. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1646–1652. — *Frego K. A., Karleton T. J.* 1995. Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophite communite // Canadian Journal of Botany. Vol. 73. P. 544–551.

ВЛИЯНИЕ РАЗНЫХ РЕЖИМОВ СЕНОКОШЕНИЯ НА ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВЛАЖНЫХ ЛУГОВ (НА ПРИМЕРЕ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ)

А. В. Горнов, О. И. Евстигнеев

Заповедник «Брянский лес»
242180, Брянская обл., Суземский р-н, ст. Нерусса. E-mail: aleksey-gornov@yandex.ru

Ключевые слова: *влажные луга, сукцессия, залежь, сенокошение.*

Влияние разных режимов сенокошения рассмотрим на примере влажных лугов Неруссо-Деснянского полесья. Этот физико-географический район находится в бассейне среднего течения Десны в юго-восточной части Брянской области. В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность…, 1980). Исследования проводили на лугах, которые расположены по бортам малой реки Теребушка протяженностью 15 км. Ли-

тологическая основа этой части местности — моренные суглинки. По особенностям природопользования изученные луга делятся на 6 вариантов: 1) ежегодно косимые луга, которые сформировались на заброшенной пашне; 2) ежегодно косимые луга, которые не распахивались; 3) луга, которые косятся раз в два-три года; 4) луга, заросшие высокотравьем; 5) луга, зарастающие кустарниками и подростом деревьев; 6) луга, заросшие деревьями. В каждом варианте закладывали геоботанические площадки по 100 м^2 в 11-кратной повторности. Их описывали по методике Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). При анализе структуры сообществ использовали классификацию эколого-ценотических групп растений, разработанную для Европейской России (Восточноевропейские…, 2004).

1) ***Ежегодно косимые луга, которые сформировались на заброшенной пашне.*** Эти луга перестали пахать 15 лет назад. Здесь содоминируют виды сразу двух эколого-ценотических групп — влажно-луговые и сухолуговые (рис.). Среди влажно-луговых трав с большим постоянством встречаются *Cynosurus cristatus, Galium mollugo, Phleum pratense, Ranunculus acris, Trifolium pratense* и др., а среди сухолуговых — *Achillea millefolium, Anthoxanthum odoratum, Dianthus deltoides, Festuca rubra, Leontodon autumnalis, Prunella vulgaris, Veronica chamaedrys* и др. Значительное участие сухолуговых видов определяется тем, что распашка, разрушая структуру почвы, существенно уменьшает ее влагоемкость. Вместе с тем ценозы на залежи характеризуются наибольшим флористическим разнообразием (табл.). Это определяется несколькими причинами. Во-первых, сообщества непосредственно примыкают к целинным лугам, которые давно не пахались и поставляют большое количество семян разных видов. Во-вторых, в ценозе одновременно присутствуют виды, характерные для залежей (*Conyza canadensis*, *Erigeron acris, Oenothera biennis, Phalocroloma annuum, Setaria viridis, Spergula arvensis, Vicia angustifolia* и др.) и лугов. В-третьих, свежая залежь с разрыхленной почвой способствовала приживанию семян всех без исключения видов. На залежи встречены редкие виды: *Dactylorhiza longifolia* и *D. incarnata*. В-четвертых, в этих сообществах присутствуют зоогенные нарушения разной давности: порои кабанов, муравейники, выбросы кротов и мышевидных грызунов. На зоогенных нарушениях отмечены молодые и взрослые особи слабоконкурентных трав: *Barbarea vulgaris, Cardamine pratensis, Draba nemorosa, Erophila verna, Galeopsis bifida, Juncus tenuis, Myosotis palustris, Viola arvensis* и др.

2) ***Ежегодно косимые луга, которые не распахивались.*** Сообщества отличаются сформированной дерниной, наличием ветоши и подстилки. А. М. Семенова-Тян-Шанская (1977) показала, что перечисленные особенности увеличивают влажность приземных слоев воздуха и верхних слоев почвенного покрова. В связи с этим здесь преобладают влажно-луговые растения. Участие сухолуговых видов меньше (рис.). В сообществах доминируют травы относительно небольших размеров: *Carex nigra*, *Geum rivale* и др. Группу конкурентного высокотравья формирует 4 вида: *Carex acuta, C. appropinquata, Filipendula ulmaria* и *Scirpus sylvaticus*. Из-за сенокошения особи этих трав не достигают максимальных размеров. В сообществах отмечена высокая активность роющих животных. Например, кабаны могут перерывать значительную часть косимых лугов. На пороях приживаются молодые особи большинства луговых видов, в том числе редких: *Blysmus compressus*, *Carex flava, Coccyganthe flos-cuculi, Dactylorhiza incarnata, D. longifolia, Epilobium palustre, Parnassia palustris, Polemonium caeruleum, Polygonum bistorta, Ranunculus repens, Thalictrum lucidum, Trollius europaeus* и др. Благодаря этому число видов только в полтора раза меньше, чем на залежи (табл.). Древесные растения представлены ювенильными и имматурными особями анемохорных видов: *Betula pubescens*, *Salix cinerea*, *S. pentandra* и др.

3) ***Луга, которые косятся раз в два-три года.*** Эколого-ценотический анализ геоботанических описаний (рис.) показал, что эти сообщества сходны с ежегодно косимыми лугами: в обоих случаях режим антропогенного воздействия почти одинаков. Однако эти сообщества отличаются обликом. На лугах, косимых раз в два-три года, высокотравье (*Carex acuta*, *Filipendula ulmaria* и др.) успевает набрать большую биомассу, благодаря которой начинает доминировать и вытеснять слабоконкурентные растения: *Carex flava*, *Trifolium repens* и др. В результате число видов почти в два раза меньше, чем на залежи (табл.).

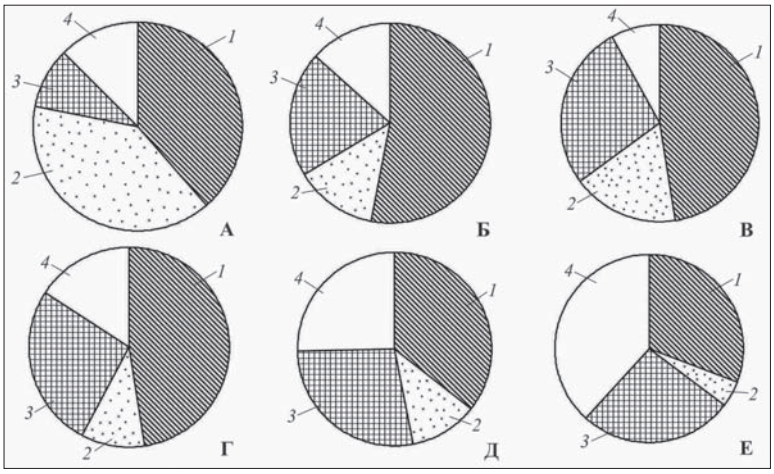


Рис. Соотношение эколого-ценотических групп растений на разных стадиях зарастания лугов.

Варианты лугов: А — ежегодно косимые луга, которые сформировались на заброшенной пашне; Б — ежегодно косимые луга, которые не распахивались; В — луга, которые косятся раз в два-три года; Г — луга, заросшие высокотравьем; Д — луга, зарастающие кустарниками и подростом деревьев; Е — луга, заросшие деревьями. Эколого-ценотические группы растений: 1 — влажно-луговая, 2 — сухолуговая, 3 — травяно-болотная, 4 — лесная (черноольховая, неморальная, бореальная, боровая и др.).

Здесь по-прежнему преобладают влажно-луговые травы, среди которых часто встречаются редкие виды (*Dactylorhiza incarnata, D. longifolia, Epipactis palustris* и *Ophioglossum vulgatum*). Доля сухолуговых и травяно-болотных видов сходна с предыдущими сообществами. Древесные растения (*Betula pubescens, Salix aurita, S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*) представлены ювенильными и имматурными особями.

Таблица

Флористическое разнообразие влажных лугов разных стадий зарастания

Показатели флористического разнообразия	Варианты сообществ					
	1	2	3	4	5	6
Видовая насыщенность						
Минимальное число видов на площадке	50	41	34	15	35	30
Максимальное число видов на площадке	59	45	40	20	42	36
Среднее число видов на площадке	57	43	37	18	37	33
Среднее квадратичное отклонение	2.6	1.5	1.8	1.6	2.3	1.8
Видовое богатство						
Число видов на 11 площадках	119	83	63	39	78	69

Примечание. 1–6 — варианты лугов (см. в тексте).

4) ***Луга, заросшие высокотравьем.*** Если сенокошение прекращается на длительный срок, (10 лет и более), а также отсутствует роющая деятельность кабанов, то высокотравье может захватить весь луг и сформировать ценотически замкнутые группировки. Это связано с биологическими особенностями видов высокотравья. Например, у взрослых особей *Filipendula ulmaria* подземная часть состоит из многочисленных ветвящихся корневищ, от которых отходят надземные побеги. В основании каждого побега расположены многочисленные почки возобновления, из которых развиваются новые надземные побеги и подземные корневища. В результате корневища формируют очень плотную дернину, а надземные побеги — сомкнутый травяной полог, под которым освещенность составляет всего 2–3 % от полной. Сомкнутые группировки высокотравья вытесняют большинство видов травяного покрова и не дают внедряться новым. Особи сохранившихся видов травянистых растений отличаются низкой жизненностью и малой численностью. Под сумрачным пологом перестает приживаться подрост деревьев и кустарников. Сомкнутое высокотравье непривлекательно для кабанов. Следствие этого — чрезвычайно низкое видовое разнообразие. Число видов сосудистых растений в 3 раза меньше, чем на залежи (табл.).

Маршрутные наблюдения показали, что площадь лугов, заросших высокотравьем, в настоящее время составляет от 0,1 га (1000 м$^{2)}$ до нескольких гектар. Из состава этих сообществ исчезают популяции многих видов луговых растений, ценозы становятся олиго- и монодоминантными. Восстановление популяций многих видов трав при возобновлении сенокошения весьма проблематично, поскольку диаспоры луговых трав отличаются небольшой дальностью распространения (Левина, 1957).

5) ***Луга, зарастающие кустарниками и подростом деревьев.*** При отсутствии сенокошения в течение 4–10 лет на лугах, помимо высокотравья, могут разрастаться кустарники (*Salix cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. starkeana*) и подрост деревьев (*Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Salix pentandra*). Это случается, если кабаны делают порои, на которых приживается молодое поколение древесных растений. При этом кустарники и подрост деревьев располагаются отдельными скоплениями, размещение которых определяется прошлыми пороями. Эти скопления покрывают от 20 до 80 % луга. Их высота от 2 до 7 м. В травяном ярусе преобладают *Carex acuta* и *Filipendula ulmaria*. Однако из-за древесных растений они не формируют ценотически замкнутые группировки. В сообществах меньше сухолуговых растений и немного выше участие лесных видов, чем на прокашиваемых лугах (рис.). Многие луговые растения сохраняются в этих сообществах благодаря адаптации к ограниченной освещенности. Например, особи *Epipactis palustris, Dactylorhiza incarnata* и *D. longifolia* формируют удлиненные побеги, благодаря которым листья выносятся в более освещенные слои сообщества. Одновременно развивается широкая листовая пластинка, которая улавливает больше рассеянного света. Число видов сосудистых растений в полтора раза меньше, чем на залежи (табл.).

6) ***Луга, заросшие деревьями.*** При отсутствии сенокошения 10–20 лет и более луга зарастают деревьями: *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Salix pentandra* и др. Ярус подроста деревьев и кустарников состоит из *Alnus glutinosa, Betula pubescens*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea* и др. В ярусе трав преобладает высокотравье (*Carex cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Scirpus sylvaticus* и др.). Доминированию высокотравья способствуют небольшие размеры лесных участков, в которых выражена боковая подсветка. Кроме того, виды высокотравья отличаются адаптивными приспособлениями к ограниченной освещенности: удлиненные надземные побеги с большим числом листьев, широкая листовая пластинка. В эколого-ценотической структуре сообщества велико участие лесных растений: черноольховых, неморальных и бореальных. Доля сухолуговых и влажнолуговых видов меньше, чем в предыдущих сообществах (рисунок). Число видов сосудистых растений почти в 2 раза меньше, чем на залежи (табл.).

Заключение. При отсутствии сенокошения на влажных лугах Неруссо-Деснянского полесья формируются 2 сукцессионных ряда: 1) в сторону развития высокотравных лугов; 2) в направлении образования сначала ку-

старниковой, а затем — лесной растительности. Эти сукцессии сопровождаются уменьшением флористического разнообразия сообществ. Наибольшим видовым разнообразием отличаются ежегодно косимые луга на заброшенной пашне, которые непосредственно примыкают к целинным лугам. Целинные луга поставляют на залежь большое количество семян разных видов. Высокотравным лугам свойственно самое низкое видовое разнообразие. Луга, зарастающие древесными растениями, характеризуются меньшим участием луговых растений и относительно невысоким флористическим разнообразием.

Список литературы

Левина Р. Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М. 360 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 223 с. — *Растительность* европейской части СССР. 1980. Л. 431 с. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* 1977. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л. 191 с. — *Восточноевропейские* леса: история в голоцене и современность. 2004. М. Кн. 1. 479 с.

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ ПОСЛЕ СПЛОШНОГО ВЕТРОВАЛА

С. И. Грабовик[1], В. А. Ананьев[2]

[1] Институт биологии Карельского научного центра РАН

[2] Институт леса Карельского научного центра РАН

185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: grabovik@bio.krc.karelia.ru

Ключевые слова: *коренные ельники, ветровал, напочвенный покров.*

По данным всемирного исследования лесных ресурсов установлено, что 26 % всех девственных лесов мира находятся на территории России. Значительная часть этих лесов расположена в границах национальных парков, заповедников и других особо охраняемых природных территорий. В европейской части России территория национального парка «Водлозерский» является уникальной по площади хорошо сохранившихся коренных лесов на равнинных ландшафтах.

На долю коренных ельников приходится 88 % от общей лесопокрытой площади еловых лесов парка. Они сформировались в результате длительного существования их на занимаемой территории и представляют собой наиболее устойчивые стадии естественной динамики лесных сообществ. Здесь произрастают насаждения с возрастом основного поколения 140–240 лет. Еловые леса парка представлены различными типами возрастной динамики: от одновозрастных (разница в возрасте деревьев не превышает 40 лет) до абсолютно разновозрастных. Возраст ели варьирует в очень широких пределах, начиная со всходов (1–2 года) и заканчивая возрастом естественного отмирания (250–350 лет). При этом отдельные экземпляры ели доживают до 430 лет. Наиболее представлены относительно-разновозрастные ельники (44 %). Примерно на 1/5 площади еловых лесов произрастают абсолютно-разновозрастные насаждения. В небольшом количестве встречаются отдельные участки условно-одновозрастных ельников (13.1 %), которые сформировались в результате воздействия стихийных сил природы (пожары, ураганные ветра).

В массивах коренных мало нарушенных лесов существует ряд механизмов их естественного обновления. В таежной зоне к ним относятся обширные массовые ветровалы. Такое явление не обошло и территорию национального парка «Водлозерский». Ветровал, образовавшийся на довольно значительной площади в юго-западной части парка в 2000 г., является уникальным научным объектом. Организуя мониторинг на его территории можно проследить протекание ранних стадий растительных сукцессий, начинающихся после разрушения климаксового лесного сообщества. Особенности формирования напочвенного покрова и ход естественного восстановления коренных лесов на территориях, подвергшихся массовому ветровалу, рассматривается в сравнительно немногих работах, как у нас в стране, так и за рубежом (Скворцова и др., 1983; Уланова, 2004; Сибгатуллин, 2005).

В условиях средней тайги на Северо-Западе России комплексные исследования (включая древостой, напочвенный покров, грибы, стволовые вредители) в коренных еловых лесах после сплошного ветровала проводятся впервые в национальном парке «Водлозерский».

Цель исследований — изучение хода естественного возобновления и особенностей формирования напочвенного покрова в массивах коренных еловых лесов, подвергшихся сплошному ветровалу.

Исследования динамики напочвенного покрова на участках сплошного ветровала в национальном парке «Водлозерский» ведутся с 2001 г. Парк расположен на юго-восточной окраине Фенноскандии между 62°08′–63°36′ с.ш. и 36°15′–37°35′ в. д. (зона средней тайги).

В течение 2001–2004 гг. была заложена серия постоянных пробных площадей, где ведутся наблюдения за развитием и формированием напочвенного покрова на участках сплошного ветровала в среднетаежных коренных ельниках (Ананьев, Грабовик, 2008).

По материалам лесоустройства и наземной таксации установлено, что общая площадь сплошного компактного ветровала на территории парка составила 640 га с объемом ветровальной древесины 130 тыс. м^3.

На долю ельников приходится 85 %, сосняков — 13 % и березняков — 2 % от общей площади ветровала. Ельники до ветровала были представлены черничным типом леса IV класса бонитета. Возраст основного поколения ели равнялся 190–210 лет.

На пробных площадях, заложенных на участках сплошного ветровала, осуществлялся перечет ветровальной древесины по породам и ступеням толщины. Отдельно учитывались живые, оставшиеся после ветровала на корню тонкомерные деревья. Учет естественного возобновления производился по породам, группам высот и состоянию (жизнеспособный, нежизнеспособный и сухостой) на 2-метровых лентах, расположенных вдоль одной из сторон пробной площади.

На пробных площадях по общепринятой методике (Программа и методика..., 1966) выполнялись геоботанические описания напочвенного покрова. После сплошного ветровала образуются микроэкотопы. Микроэкотоп включает почвенный ком с корневой системой и стволом вываленных деревьев, западины вывалов и поверхность с ненарушенным напочвенным покровом между ними. В пределах каждого ветровального комплекса (ВК) закладывались постоянные метровые площадки: на открытых участках с ненарушенным растительным покровом — «окнах» между поваленными деревьями и на обнаженной почве на месте выворота деревьев. На площадках отмечалось для цветковых растений обилие по Друде и проективное покрытие в процентах, а для сфагновых мхов — только проективное покрытие. Листостебельные мхи были определены с.н.с., к.б.н. М. А. Бойчук (Институт биологии КарНЦ РАН).

Номенклатура видов сосудистых растений выверена по С. К. Черепанову (1995), номенклатура листостебельных мхов — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992).

Результаты исследования структуры и особенностей формирования растительного покрова коренных лесов после массового ветровала представлены на примере двух пробных площадей, заложенных в ельнике чернично-сфагновом и в ельнике бруснично-зеленомошном.

Одним из важнейших факторов, обеспечивающих устойчивое развитие лесных экосистем, является сохранение биологического разнообразия. Видовое разнообразие напочвенного покрова в пределах одного типа леса может изменяться в той или иной мере в зависимости от особенностей роста древостоев, которые обусловлены в основном двумя процессами: приростом и отпадом. Крупные окна, возникшие на месте вывала деревьев, с большим количеством валежа разных стадий разложения чередуются с сомкнутыми группами елей. Увеличение разнообразия микроместообитаний может привести к возрастанию биоразнообразия и суммарного числа видов в травяно-кустарничковом и моховом ярусах. Влияние вышеперечисленных факторов на биоразнообразие напочвенного покрова изучалось на ветровальных комплексах (ВК).

Флористический состав ельника чернично-сфагнового довольно бедный. При геоботаническом описании ВК во флористическом составе отмечено 27 видов: деревья — 3, кустарники — 1, кустарнички — 2, травы — 7, сфагновые мхи — 3, зеленые мхи — 11.

Растительный покров представлен кустарничково-травяно-сфагновыми сообществами. Травяной ярус по видовому составу очень бедный. Через 2 года после ветровала на открытых участках с ненарушенным растительным покровом (окнах) в кустарничковом ярусе доминировали черника с брусникой, в травяном — *Carex globularis, Lerchenfeldia flexuosa*, в моховом ярусе — *Sphagnum angustifolium, S. russowii*.

На участках с обнаженной почвой были отмечены небольшие куртины *Vaccinium vitis-idaea* с *Equisetum sylvaticum* и отдельные особи пионерного вида *Chamaenerion angustifolium*, характерного для ВК. Моховой ярус представлен небольшими куртинками *Polytrichum commune*. Характерной особенностью напочвенного покрова является его пятнистое сложение, причиной может являться неравномерное расселение растений на новых, незанятых участках.

На 5-й год после ветровала были сделаны описания напочвенного покрова на постоянных метровых площадках. Анализ геоботанических описаний показал, что на открытых участках с ненарушенным растительным покровом (окнах) идет существенное увеличение проективного покрытия *Vaccinium vitis-idaea,* присутствие черники резко снизилось (до 5 %), вероятно, это связано с освещенностью, травяной ярус очень разреженный, мхи растут пятнами: на повышениях *Pleurozium schreberi,* а *Sphagnum russowii* встречается небольшими дерновинками в понижениях.

На участках с обнаженной почвой (песок) были отмечены небольшие куртинки *Vaccinium vitis-idaea*, и единичные особи *Equisetum sylvaticum*. Многочисленные местообитания с нарушенной почвой, связанные с природными катастрофами, такими как ветровал, оказываются вполне приемлемыми для обитания ряда видов зеленых мхов. К ним относятся пионерные виды, предпочитающие нарушенные почвы: *Dicranella heteromalla, D. cerviculata*, *Pogonatum urnigerum, Polytrichum juniperinum*. Все эти виды характеризуют начальные стадии микросукцессий мхов на обнаженной почве.

На 10-й год после ветровала в травяно-кустарничковом ярусе доминируют брусника и *Lerchenfeldia flexuosa,* присутствие черники незначительное, в моховом ярусе по-прежнему постоянен *Pleurozium schreberi*, покрытие сфагновых мхов снижается.

На участках с обнаженной почвой *Vaccinium vitis-idaea* по-прежнему присутствует и произрастает отдельными кустиками, а травяной ярус слабо развит, присутствуют *Carex globularis* с *Equisetum sylvaticum*, но в виде единичных экземпляров. В моховом ярусе постоянны мхи рода *Polytrichum* и *Sphagnum,* но произрастают они небольшими дернинками.

ВК ельника бруснично-зеленомошного расположен на склоне, хорошо освещен. При геоботаническом описании ВК во флористическом составе отмечено 43 вида: деревьев — 4, кустарников — 4, кустарничков — 2, трав — 16, сфагновые мхи — 5, зеленые мхи — 12.

Первые описания растительного покрова ВК были сделаны через 2 года после ветровала. Основная часть ВК была занята кустарничково-разнотравно-зеленомошными сообществами. Здесь доминировали брусника с черникой, лесное мелкотравье и *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*.

На участках с обнаженной почвой (песок) были отмечены небольшие куртины *Calamagrostis epigeios*, и единичные особи *Equisetum sylvaticum, Luzula pilosa, Lerchenfeldia flexuosa* а также зеленые мхи *Tetraphis pellucida, Dicranella heteromalla, Pogonatum urnigerum, Dicranum scoparium, Polytrichum juniperinum.* Все эти виды характеризуют начальные стадии микросукцессий мхов на обнаженной почве.

На 5-й год после ветровала были сделаны описания напочвенного покрова на открытых участках с ненарушенным растительным покровом (окнах). Здесь по-прежнему преобладают кустарничково-разнотравно-зеленомошные сообщества. В кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium vitis-idaea*, но проективное покрытие ее значительно снизилось, и растет она небольшими кустиками, травяной покров негустой, преобладают здесь злаковые, остальное мелкотравье необильно, но образуют они куртины или пятна. Моховой покров пятнами; встречаются *Pleurozium schreberi, Polytrichum commune.*

В результате анализа геоботанических описаний было установлено, что зарастание обнаженных участков идет очень быстро и в основном за счет активного заползания вегетативно подвижных органов растений из окружающих растительных сообществ. Такое наступление на незанятую растительностью территорию осуществляется *Rubus idaeus, R. saxatilis, Maianthemum bifolium, Linnaea borealis, Calamagrostis epigeios*. Моховой покров несплошной и представлен *Pleurozium schreberi, Polytrichum commune, P. juniperinum*. В нижней части склона отмечены начальные стадии зарастания обнаженной почвы *Calamagrostis epigeois, Equisetum sylvaticum, Gymnocarpium dryopteris, Chamaenerion angustifolium.* В моховом покрове также отмечены начальные стадии микросукцессий на обнаженной почве, для которых характерны *Dicranella heteromalla, Pogonatum urnigerum, Polytrichum commune, P. juniperinum*.

Через 10 лет на ВК на открытых участках с ненарушенным растительным покровом (окнах) попрежнему преобладают кустарничково-разнотравно-зеленомошные сообщества, в растительном покрове преобладают брусника, злаковые и зеленые мхи *Pleurozium schreberi, Polytrichum commune.*

В западинах вывалов формируются особые экологические условия, отличающиеся от участков с ненарушенным растительным покровом. На обнаженных участках сформировалось 4 типа микрогруппировок: хвощовая с *Equisetum sylvaticum,* злаковая с *Calamagrostis epigeois* и *Lerchenfeldia flexuosa*, сфагновая с *Sphagnum angustifolium* и политриховая. В моховом ярусе отмечены начальные стадии микросукцессий, для которых характерны *Dicranella heteromalla, D. subulata, Pogonatum urnigerum, Polytrichum commune*. Тип микрогруппировки зависит от местоположения западины: от проточности и освещенности. Экологические условия и отсутствие на данный момент конкуренции с деревьями за минеральное питание позволяют расти видам, характерным для влажных лесов.

Сохранение и восстановление коренных лесов на территориях сплошного ветровала обеспечивается путем непрерывного естественного возобновления. По данным лесоустройства под пологом еловых древостоев до ветровала имелось от 1.0 до 3.0 тыс. экземпляров жизнеспособного елового подроста.

Обсеменение ветровальных территорий идет от стен леса прилегающих территорий к ветровалу и за счет сохранившихся на корню тонкомерных деревьев с диаметром 6.1–14.0 см (90–230 шт. на 1 га). Также присутствие тонкомерных деревьев сдерживает разрастание травянистой растительности и способствует сохранению лесной среды на ветровальных участках.

Известно, что ель начинает плодоносить в насаждении с 30–50-летнего возраста. На исследуемых участках средний возраст тонкомера составляет 70–100 лет. Периодичность появления елового подроста связана с усиленным выпадением перестойных поколений, достигших возраста естественной спелости. При этом в насаждениях, как указывает автор, складываются особенно благоприятные условия для возобновления ели. В последующие десятилетия возобновление идет обычным замедленным темпом.

Благоприятные условия почвенного и светового питания создаются на территориях после сплошного ветровала, что способствует увеличению численности подроста. В первые годы после ветровала наблюдается увеличение численности хвойного подроста, а также лиственных пород.

По данным учета в 2002 г. в ельнике чернично-сфагновом насчитывалось 4260 экземпляров жизнеспособного елового подроста на 1 га. Распределение подроста по группам высот неравномерное. Здесь преобладал мелкий подрост (высотой до 0.5 м), доля которого составляла 73 % от общей численности елового подроста. Возраст подроста варьировал от 11 до 82 лет. В последующие 2 года (2002–2004 гг.) общая численность подроста увеличилась в 2.9 раза, а ели — в 1.6 раза. Через 10 лет после ветровала численность ели возросла на 405 экземпляров, а осины сократилась в 4 раза. Снижение численности подроста осины во 2-м пятилетии после ветровала объясняется повреждением их лосем.

В ельниках брусничных в год ветровала насчитывалось 1950 экземпляров на 1 га жизнеспособного елового подроста. Здесь же присутствовала примесь лиственных пород — осина и береза. Через 4 года по-

сле сплошного ветровала в данном типе леса общая численность подроста увеличилась в 3 раза, и произошло это в основном за счет лиственных пород. Количество елового подроста возросло в 1.5 раза.

Во 2-м пятилетии наблюдается снижение численности подроста в основном лиственных пород. Гибель подроста осины и березы произошла из-за поврежденности их лосем.

В целом следует отметить, что на участках сплошного ветровала наблюдается непрерывный процесс естественного возобновления. Наличие 2–7 тыс. шт./га жизнеспособного елового подроста и встречаемости его 40 % позволяет прогнозировать восстановление древостоев с преобладанием ели.

Размещение жизнеспособного елового подроста по площади относительно равномерное. Такое распределение подроста по площади в свою очередь обеспечит постоянную относительную равномерность размещения деревьев древостоя.

Наиболее надежным резервом формирования древостоев является крупномерный подрост, количество которого варьирует от 1260 до 2050 шт./га, что вполне достаточно для восстановления лесов с преобладанием ели на участках сплошного ветровала.

Выводы

В первые годы после ветровала на ВК отбор растений, способных к произрастанию на обнаженной почве, идет под влиянием таких факторов, как влажность почвы, освещенность, трофность местообитания. Флористический состав на ВК практически не меняется, биоразнообразие напочвенного покрова возрастает за счет пионерных видов зеленых мхов, предпочитающих нарушенные почвы.

Во всех микросукцессиях мхов на обнаженной почве сохраняются общие закономерности. Начальные стадии характеризуются появлением таких видов зеленых мхов, как *Ceratodon purpureus*, мхов рода *Dicranella* и рода *Polytrichum.*

В течение первых 4 лет после ветровала наблюдается увеличение численности хвойного подроста и особенно лиственных пород. Через 10 лет насчитывается от 2 до 7 тыс. экз. на 1 га елового подроста, в том числе крупномерного — 1.2–2.0 тыс. экз./га, что позволяет прогнозировать восстановление лесов с преобладанием ели на участках сплошного ветровала.

Список литературы

Ананьев В. А., Грабовик С. И. 2008. Структура и формирование растительного покрова в ненарушенных ельниках и после сплошного ветровала // Труды Кар. НЦ РАН. Вып. 12. Серия: биогеография. Петрозаводск. С. 9–13. — *Игнатов М. С., Афонина О. М.* 1992. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. Т. 1. С. 1–85. — *Программа* и методика биогеоценологических исследований. 1966. М. 366 с. — *Сибгатуллин Р. З.* 2005. Динамика пихто-ельника высокотравно-папоротникового после природных нарушений в Висимском заповеднике // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях по материалам стационарных и тематических наблюдений. Материалы юбилейной науч. конф., посвящ. 60-летию Дарвиновского государственного природного биосферного заповедника. Череповец. С. 105–107. — *Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф.* 1983. Экологическая роль ветровалов. М. 192 с. — *Уланова Н. Г.* 2004. Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубки в том же типе леса // Бюл. МОИП. Отд. общей биологии. Т. 109. Вып. 6. С. 64–72. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

А. В. Гренадерова

Институт экономики, управления и природопользования, Сибирский федеральный университет
660041, Красноярский край, Красноярск, пр. Свободный, 79. E-mail: grenaderova@rambler.ru

Ключевые слова: *генезис и развитие болот позднего голоцена.*

Особенностью лесостепи Приенисейской Сибири является островной характер ее распространения. По геоботаническому районированию Л. М. Черепнина (1956) лесостепь подразделяется на две подзоны — северную, включающую два острова: Красноярский и Канский, которые орографически разделены Енисейским кряжем, и южную, которая занимает пространства в правобережной части Минусинской котловины и представлена Минусинским лесостепным островом.

Красноярская лесостепь простирается относительно узкой полосой, преимущественно вдоль левого берега Енисея (протяженность с юга на север 110–150 км, с запада на восток не более 80 км). На юге лесостепь ограничена отрогами Восточного Саяна, на востоке — Енисейским кряжем, северная граница проходит около с. Большой Кантат и орографически не выражена, на западе Красноярская лесостепь ограничена Кемчугским поднятием. Растительный покров Красноярской лесостепи имеет достаточной сложную структуру и характеризуется участием не только зональных растительных сообществ, но и растительности, типичной для других зон и подзон (Черепнин, 1956; Антипова, 2003).

По болотному районированию (Платонов, 1964) территория Красноярской лесостепи относится к восточной части Ачинско-Красноярского торфяно-болотного округа. Средняя степень заболоченности составляет 1–3 %, что обусловлено неустойчивым увлажнением района, которое не способствует широкому развитию болотообразовательного процесса. Болотные массивы приурочены в основном к поймам и первым надпойменным террасам, где развиваются за счет выхода грунтовых вод и увлажнения паводкового характера. Размеры болот сравнительно невелики — доля болот с площадью до 1000 га составляет 85 %, форма преимущественно вытянутая, соответствующая конфигурациям пойм или террасных понижений. Средняя глубина торфяных залежей — 1.4 м. Характерно преобладание (около 80 %) облесенных болот, основными лесообразующими породами являются береза и сосна, ель и лиственница, реже — кедр. Наиболее распространены следующие болотные сообщества: березняк тростниково-осоковый, березняк разнотравно-осоковый, ельник разнотравно-осоково-гипновый с березой, а также осоковое, осоково-гипновое, тростниково-осоковое и тростниковое.

Методика исследования. Для познания особенностей образования и развития болот на территории Красноярской лесостепи, нами изучено 4 болотных массива: два в долине р. Кача, по одному в междуречье р. Талая и р. Нижняя Подъемная и в пойме р. Тартат. На болотах закладывали шурфы, что позволило описать отложения и провести послойный отбор образцов с интервалом в 5 см для изучения ботанического состава, степени разложения и зольности торфа. Одновременно были взяты пробы для радиоуглеродного датирования, описана геоморфологическая приуроченность болот и современная растительность.

Подготовка образцов к ботаническому анализу проводилась по принятой в болотоведении методике (Торфяные…, 1977). Для определения видовой принадлежности растительных остатков, слагающих торф, использовались атласы (Домбровская и др., 1959; Кац и др., 1977). На основе результатов ботанического анализа с использованием экологической шкалы увлажнения (Раменский и др., 1956) произведена оценка условий увлажнения, в которых существовал фитоценоз, отложивший изучаемый слой торфа.

Известно, что разные виды растений имеют неодинаковую устойчивость к агентам разложения. Не сохраняются в торфе или сохраняются единично остатки растений семейств *Apiaceae, Asteraceae, Ranunculaceae, Scrophulariaceae, Orchidaceae*. Однако при степени разложения до 25 % можно довольно полно восстановить исходный фитоценоз, так как ведущая роль основных доминантов в торфе сохраняется (Боч, 1968; Тюремнов, Лисс, 1968). Определение степени разложения торфа было проведено с помощью объемно-весового метода (Пьявченко, 1963). Зольность торфа устанавливалась в соответствии с ГОСТ 6801–86 (ГОСТ…, 1987).

На основе результатов радиоуглеродного датирования, выполненного к. г.-м. н. Л. А. Орловой в Институте геологии СО РАН, определено время начала заболачивания, установлена временная динамика болот и рассчитана скорость торфонакопления. Периодизация отложений выполнена согласно климато-стратиграфической схемы Н. А. Хотинского (1977) уточненной Г. Ю. Ямских для Минусинской котловины. Границы периодов (уровней) и фаз голоцена проведены в соответствии со следующими интервалами: 0–950 лет назад — SA_3 (*позднесубатлантическая фаза*), 950–1650 л. н. — SA_2 (*среднесубатлантическая)*, 1650–2400 л. н. — SA_1 (*раннесубатлантическая*), 2400–3000 л. н. — SB_3 (*позднесубореальная*), 3000–4000 л. н. — SB_2 (*среднесубореальная*), 4000–4900 л. н. — SB_1 (*раннесубореальная*), 4900–6000 л. н. — AT_3 (*позднеатлантическая*) (Ямских, 1995).

Результаты исследования. Наиболее мощная толща болотных отложений (2.30 м) вскрыта на левобережной первой надпойменной террасе р. Кача, в 2.5 км к западу от д. Крутая, 40 км к северо-западу от Красноярска. Болото облесенное, древесный ярус образован *Betula pubescens* Ehrh., *Pinus sylvestris* L., единично отмечены *Larix sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. Травяной ярус включает калужницу болотную, звездчатку болотную, *Drosera rotundifolia* L. и *D. anglia* Huds., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Scheuchzeria palustris* L., *Carex dioica* L. и *C. lasiocarpa* Ehrh.; моховой покров представлен зелеными мхами рода *Drepanocladus* и *Aulacomnium* (проективное покрытие 85–90 %). Из кустарников отмечены *Ledum palustre* L., обилен кустарничек клюквы мелкоплодной (*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.).

Торфяная залежь имеет следующее строение (сверху вниз):

Мощность, м

1. Торф гипновый (в волокне торфа отмечены макроостатки зеленых мхов рода *Drepanocladus* — в среднем 75 % и *Aulacomnium* — ед.; сфагнового мха — ед., вейника незамечаемого (*Calamagrostis neglecta*) — 5–10 %, шейхцерии болотной (*Scheuchzeria palustris*) — 5 %, пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum* L.) — ед., осоки волосистоплодной (*Carex lasiocarpa*) и двудомной (*C. dioica*) — ед., коры клюквы мелкоплодной — до 5 % и ели — ед.), темно-бурого цвета, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 19.2 %.....0.10

2. Торф травяной (вейник незамечаемый — 15 %, вейник седеющий — 5 % (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth.), шейхцерия — 15 %, вахта (*Menyanthes trifoliata* L.) — 10 %, осока волосистоплодная — 10 % и двудомная — 30 %, *Drepanocladus* — 15 %, *Aulacomnium* — ед.; сфагновый мох — ед.), темно-бурый, структура волокнистая, степень разложения 20.7.....0.05

3. Торф сфагновый (сфагновые мхи: *Sphagnum teres* (Schimp.) Aongstr. — 50 %, *S.balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens — 10 %, *S.magellanicum* Brid. — 5–10 %, *S.centrale* C. Jens. — 10 %, *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. — ед., зеленый мох — 5 %; осока волосистоплодная — до 10 %, двудомная — 5 %, дернистая (*Carex cespitosa* L.), топяная (*C. limosa* L.), скрытоплодная (*C. cryptocarpa* C. A. Mey.) и омская (*C. omskiana*

Meinsh.) — ед.; шейхцерия — 5 %, вахта, вейник, хвощ болотный (*Equisetum palustre* L.) — ед., кора и древесина ели — ед., кора березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и березы карликовой (*B. nana* L.) — до 5 %), цвет светло-бурый с рыжим оттенком, структура плойчатая, степень разложения 26 %. На глубине 0.25–0.30 м абсолютный возраст торфа составляет — 375± 45 (СОАН–4641) 0.25

4. Торф древесно-травяной (кора и древесина ели и сосны обыкновенной — ед., березы пушистой — 10 %; вейник седеющий — 50 %, осока скрытоплодная — 25 %, топяная и двудомная — по 5 %; шейхцерия — 5 %, сфагновый мох — ед., телиптерис болотный (*Thelypteris palustris* Schott.) — ед.), темно-бурый, структура волокнистая, степень разложения 28.6 % 0.05

5. Торф древесно-осоковый (кора и древесина березы пушистой — 15 %, сосны и ели — ед.; вейник — 30 %, шейхцерия — 5 %, осока скрытоплодная — 20 %, омская — 15 %, дернистая — 10 %, двудомная — 5 %, волосистоплодная и ложносытевидная (*Carex pseudocyperus* L.) — ед.; телиптерис болотный — ед., сфагновый мох — ед.), темно-бурый, структура войлочная, степень разложения 32.7 % 0.05

6. Торф травяной (вейник седеющий — 20 %, шейхцерия — 15 %, осока скрытоплодная — 10 %, двудомная и волосистоплодная в среднем по 15 %, дернистая 5–10 %, омская — 5 %; *Sphagnum centrale* C. Jens. — 5 %, зеленый мох — 5–10 %, телиптерис болотный — ед., кора и древесина ели — ед., березы пушистой и карликовой — до 5 %), темно-бурый, структура слоистая войлочно-волокнистая, степень разложения 32 % 0.10

7. Торф гипновый (зеленые мхи рода *Drepanocladus* и *Aulacomnium* — 60 %; осока двудомная — 10 %, волосистоплодная — 10–15 %, скрытоплодная — 5 %; вейник — до 5 %, шейхцерия — до 10 %, вахта и пушица — ед., кора и древесина березы пушистой и карликовой — до 5 %), светло-бурый чешуйчато-слоистый, степень разложения 21.1 % 0.15

8. Торф травяно-гипновый (*Drepanocladus* — 30 % и *Aulacomnium* — 5 %; осока волосистоплодная — 15 % и двудомная — 5 %; пушица влагалищная — 15 %, вейник седеющий и незамечаемый — по 10 %, шейхцерия — 10 %), светло-бурый, чешуйчато-слоистый, степень разложения 19% 0.05

9. Торф гипновый (*Drepanocladus* — 50 %, *Aulacomnium* — 5 % и *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Loeske. — 10 %; осока волосистоплодная — 10 %, дернистая — 5 %, двудомная и просяная (*Carex panicea* L.) — ед., вейник незамечаемый — до 5 %, шейхцерия — до 10 %, пушица 5–10 %, вахта — ед., хвощ и телиптерис — ед., кора и древесина березы пушистой — до 5 %), светло-бурый, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 22.5 %. Абсолютный возраст торфа на глубине 0.90–0.95 м — 3200±55 лет (СОАН–5958) 0.20

10. Торф древесно-гипновый (кора и древесина березы пушистой, тощей и карликовой — 25 %, сосны обыкновенной — ед.; *Drepanocladus* — 30 %, *Calliergon* — 5 %; осоки дернистая и просяная — по 5 %, шейхцерия — 10 %, пушица и вахта — по 5 %, камыш озерный (*Scirpus lacuctris* L.) — ед.), цвет светло-бурый с серым оттенком, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 29 % 0.05

11. Торф древесно-травяной (кора и древесина березы пушистой и тощей — 15 %, березы карликовой — до 25 %; осока дернистая — 15–20 %, двудомная — 5 %, просяная — ед.; шейхцерия — 15 %, пушица — 10 %, вейник седеющий — до 10 %, вахта — до 5 %, *Drepanocladus* — 10 %, хвощ болотный — ед.), бурый с серым оттенком, структура мелкокомковатая, степень разложения 31.8 ..... 0.10

12. Торф травяной (осока двудомная — 20 %, дернистая — 10–15 %, топяная, просяная и волосистоплодная — до 5 %, скрытоплодная — ед.; вейник седеющий 15–20 %, вейник незамечаемый — до 5 %, шейхцерия — 10–15 %, *Drepanocladus* — 10–15 % и *Calliergon* — 5–10 %), темно-бурого цвета, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 26 % 0.10

13. Торф осоковый (осока двудомная — 35–40 %, дернистая — 20 %, волосистоплодная, скрытоплодная и омская — до 5 %, топяная — ед.; вейник — 20 %, шейхцерия — 5 %, зеленый мох — 5 %, *Sphagnum teres* — ед., кора и древесина березы и ели — до 5 %), темно-бурый, структура войлочная, степень разложения 26.5 % 0.10

14. Торф травяной (осока двудомная — 20 %, дернистая — 10 %, двутычинковая (*Carex diandra* Schrank.) — 5 %, скрытоплодная — до 5 %, просяная, волосистоплодная и шнурокорневая (*C. chordorrhiza* Ehrh.) — до 5 %; вейник — 15 %, шейхцерия — 10 %, очеретник белый (*Rhynchospora alba* (L.) Vahl.) — 10 %, вахта и пушица — ед., хвощ болотный — 10 %, телиптерис — ед., *Drepanocladus* — 5 %, кора и древесина березы и ели — ед.), темно-бурого цвета со светло-бурыми прослоями, структура войлочная, степень разложения 34 % 0.20

15. Торф осоково-гипновый (*Drepanocladus* — 30 %, осока двудомная — 1 %; очеретник и шейхцерия — 10 %, пушица — 5 %, хвощ — 25 %), темно-бурый, чешуйчато-войлочная структура, степень разложения 23 % 0.05

16. Торф гипновый (зеленые мхи — 45 %, осока шнурокорневая — 10 %, волосистоплодная — 5 %, двудомная — 15 %; шейхцерия и хвощ — по 10 %, очеретник — 5 %) светло-бурый, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 22 ..... 0.05

17. Торф древесно-гипновый (кора и древесина березы пушистой — 10 % и сосны обыкновенной — ед.; *Drepanocladus* — 50–55 % и *Calliergon* — 10 %; осока двудомная — 5 %, очеретник — 5 %, шейхцерия — 5–10 %, вахта — до 5 %, пушица — ед., хвощ — 5–10 %), светло-бурого цвета с серым оттенком, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 32 %. Возраст торфа в интервале глубин 1.70–1.75 м составил 3700±60 лет (СОАН–4642) 0.10

18. Торф гипновый (*Drepanocladus* — 60 %, *Calliergon* — ед.; осока двудомная — 10 %, волосистоплодная — 5 %, пушица влагалищная — 10 %, очеретник и шейхцерия — по 5 %, хвощ и телиптерис — ед.; кора березы пушистой — ед.), светло-бурый, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 24 % 0.15

19. Торф осоково-гипновый (*Drepanocladus* — 30–35 %, осока двудомная — 15 %, волосистоплодная — 5 %, пушица влагалищная — 10–15 %, вейник — 10 %, очеретник белый — 5–10 %, шейхцерия — до 5 %, хвощ — 5–10 %), бурого цвета, структура войлочная, степень разложения 30 % 0.10

20. Торф гипновый (*Drepanocladus* в среднем 60 %, осока двудомная — 10 %, волосистоплодная и шнурокорневая — до 5 %, пушица — 10 %, вейник, шейхцерия и вахта — ед., очеретник и хвощ — по 5 %, кора березы — ед.), темно-бурый, структура чешуйчато-слоистая, степень разложения 33.5 % Абсолютный возраст торфа на границе с оторфованным суглинком (2.30–2.35 м) — 5560±65 лет (СОАН–4643) 0.30

21. Суглинок оторфованный темно-серого цвета содержит растительные остатки, среди которых численно доминируют ткани хвоща болотного и вахты, в меньшем количестве отмечены ткани очеретника, рогоза, телиптериса, зеленого мха, кора и древесина березы 0.40

22. Суглинок с включением растительного детрита, представленного остатками хвоща, вахты, очеретника, телиптериса, зеленого мха, осок и корой березы). Возраст отложений в интервале 2.90–2.95 м равен 6435±40 лет (СОАН-4644) 0.25

23. Суглинок гумусированный серый с сизым оттенком..... 0.05

Установлено, что залежь низинного типа многослойная топяная, зольность торфа варьирует от 4.5 до 18.8 % и в среднем составляет 12.0 %. Средняя степень разложения — 22.4 %.

Подстилающие торф суглинки включают остатки тканей растений, свидетельствующих о существовании здесь в позднеатлантическое время мелководного водоема (старицы), по окраинам которого был развит березняк хвощовый, с вахтой трехлистной, очеретником, телиптерисом болотным, осокой дернистой. В дальнейшем происходило заиливание и зарастание водоема, и около 5500 л. н. начался процесс торфообразования. Слой торфа, накопившийся с конца AT_3 — до первой половины SB_2 — интервал глубин 2.30–1.60 м сформирован остатками осоково-гипновой группы ассоциаций, которая произрастала при условиях обильного увлажнения, соответствующего 95–98 ступени по шкале увлажнения Л. Г. Раменского. Около 3700 л.н. произошло уменьшение обводненности, что фиксируется по появлению в составе торфяного волокна остатков древовидной березы (10 %). С конца первой половины SB_2 и примерно до 3000 л. н. на болоте развивалась разнотравно-осоковая группа ассоциаций, травяной покров которой образовывали шейхцерия болотная, пушица влагалищная, вахта, вейник седеющий, осока дернистая, волосистоплодная, топяная, просяная, а доминирующее положение занимала осока двудомная, моховой покров был развит слабо. В середине второй половины SB_2 в составе фитоценоза снижается количество осок, постепенно возобновляется господствующее положение зеленых мхов, в древесном ярусе появляется сосна.

С конца SB_2 и на протяжении SB_3 и SA_1 на болоте существовала осоково-гипновая группа ассоциаций при болотном увлажнении. О повышенном увлажнении на территории северной лесостепи в данный временной интервал свидетельствует начавшееся торфонакопление в междуречье р. Талая и р. Нижняя Подъемная, где базальный горизонт (древесно-травяной вид торфа) датирован возрастом 2680±50 л. н. По результатам спорово-пыльцевого анализа (Ямских, 1995) установлено, что и на территории Минусинской лесостепи со второй половины SA_1 наблюдалось увеличение годовой суммы осадков до 613 мм (максимальное количество за весь период торфонакопления), при t июля 18.4 °С, и t янв. –19.3 °С, продолжительности безморозного периода 104 дня и сумме активных температур — 1852°.

В SA_2 при постепенно уменьшающемся увлажнении, в составе фитоценоза большее участие стали принимать менее влаголюбивые виды, снизилась роль гипновых мхов. В начале SA_3 на болоте был развит разнотравно-сфагновый фитоценоз при сыролуговом увлажнении, а со второй половины SA_3 при увеличении увлажнения распространение получило осоково-гипновое сообщество. На протяжении последних 50–40 лет на болоте стал развиваться древесный ярус из лиственницы, ели, позже появились сосна и береза пушистая.

Заключение. По результатам проведенного исследования установлено, что болотообразование в Красноярской лесостепи началось во второй половине атлантического периода, преимущественно в поймах (где образовались собственно-пойменные, притеррасные и старичные болота), реже на первых надпойменных террасах рек (старичные надпойменные болота). На территории Минусинской лесостепи, расположенной на 400 км южнее, болотообразование началось позже — в конце AT_3 – начале SA_1 (Ямских, Гренадерова, 2007). В таежной зоне Приенисейской Сибири образование болот датировано бореальным — предбореальным периодом (Хотинский, 1977; Карпенко, 1996; Ямских и др., 2004), что соответствует выявленной для равнинных территорий тенденции уменьшения возраста болот в меридиональном направлении с севера (лесная зона) на юг (Кац, 1971). На начальных этапах развития болот Красноярской лесостепи в растительном покрове были развиты топяные фитоценозы из хвощей, рогоза, телиптериса, тростника южного, осоки пузырчатой, дернистой и зеленых мхов (Гренадерова, 2005 а). В дальнейшем они сменились гипновой группой ассоциаций (на первой надпойменной террасе р. Кача, в пойме р. Тартат), разнотравно-осоковой растительностью и березняком хвощово-осоковым (в пойме р. Кача и междуречье р. Нижняя Подъемная и р. Талая). На территории северо-восточного района Красноярской лесостепи, в пределах Большемуртинского административного района, по данным Торфоразведочной партии Новосибирской геолого-поисковой экспедиции (1980) все залежи сложены торфами низинного типа преимущественно лесо-топяного подтипа, а строение торфяных залежей указывает на то, что образование болот происходило по пути заболачивания пойм, покрытых фитоценозами с хорошо развитым древесным ярусом. Большинство болот Красноярской лесостепи находятся на евтрофной стадии развития.

Развитие болотных фитоценозов в Красноярской лесостепи происходило при болотном увлажнении (от 94 до 100 ступени), реже болотно-луговом (89–93). В конце SA_1 – начале SA_2 отмечено повсеместное уменьшение увлажнения (до 90 ступени) как на территории Красноярской, так и Минусинской лесостепи (Гренадерова, 2005 б). Толщи, сформировавшиеся за этот временной интервал, характеризуются чередованием небольших по мощности слоев торфа, различного ботанического состава, образованных растительными сообществами различной трофности. Установлено, что всего в сложении торфяных залежей участвуют 19 видов торфа: древесный низинный, березовый, древесно-осоковый, древесно-травяной, древесно-хвощовый, древесно-гипновый, древесно-сфагновый, осоковый, тростниково-осоковый, осоко-

во-хвощовый, травяной, вахтовый, хвощовый, осоково-гипновый, гипновый и сфагновый низинный, осоково-пушицевый, пушицевый и сфагновый переходный (Гренадерова, 2005 а). В торфяных залежах Красноярской лесостепи наиболее распространен торф древесно-травяной (43.7 %) и травяной (38.9 %) группы. Наибольшее количество отмеченных слоев торфа относится к древесно-осоковому (34.0 %) и осоковому (30.3 %) видам торфа. Средняя скорость торфонакопления за весь период формирования болот составила 0.31 мм/год.

Список литературы

Антипова Е. М. 2003. Флора северных лесостепей Средней Сибири: Конспект. Красноярск. 464 с. — *Боч М. С.* 1968. К методике изучения временных смен растительности на болотах // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир. С. 138–139. — *ГОСТ* 6801–86. Торф. Метод определения зольности в залежи. Введ. 01.01.87. М. 4 с. — *Гренадерова А. В.* 2005 а. Динамика болот Красноярской и Минусинской лесостепей: Автореф. дис. … канд. географ. наук. Барнаул. 22 с. — *Гренадерова А. В.* 2005 б. Особенности торфонакопления на территории Южно-Минусинской котловины // Болота и биосфера: Сб. материалов Четвертой научной школы (12–15 сентября 2005 г.). Томск. С. 157–163. — *Домбровская А. В., Коренева М. М., Тюремнов С. Н.* 1959. Атлас растительных остатков, встречающихся в торфе. М.; Л. 137 с. — *Карпенко Л. В.* 1996. Динамика растительного покрова, торфонакопления и углерода в Тугуланской котловине (средняя тайга енисейского левобережья) // География и природные ресурсы. № 3 С. 74–81. — *Кац Н. Я.* 1971. Болота земного шара. М. 295 с. — *Кац Н. Я., Кац С. В., Скобеева Е. И.* 1977. Атлас растительных остатков в торфах. М. 371 с. — *Платонов Г. М.* 1964. Болота лесостепи Средней Сибири. М. –115 с. — *Пьявченко Н. И.* 1963. Степень разложения торфа и методы ее определения. Красноярск. 55 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков Н. А., Антипин Н. А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 480 с. — *Торфяные* месторождения и их разведка (руководства по лабораторно-практическим занятиям) / Под общ. ред. И. Ф. Ларгина. 1977. М. 264 с. — *Тюремнов С. Н., Лисс О. Л.* 1968. К динамике болотной растительности в голоцене // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир. С. 137–138. — *Хотинский Н. А.* 1977. Голоцен Северной Евразии. М. 200 с. — *Черепнин Л. М.* Растительный покров южной части Красноярского края и задачи его изучения // Уч. зап. КГПИ. 1956. Т. 5. С. 3–43. — *Ямских Г. Ю., Гренадерова А. В.* 2007. Развитие болотных ландшафтов на территории Южно-Минусинской котловины // Материалы XIII науч. совещ. географов Сибири и Дальнего Востока (Иркутск, 27–29 ноября 2007г.). Т. 2. Иркутск. С. 147–148. — *Ямских Г. Ю., Карпенко Л. В., Гренадерова А. В.* 2004. Реконструкция сукцессий растительности и палеогидрологического режима болот (на примере торфяника в долине реки Кас) // География и природные ресурсы. № 4. С. 128–134.

ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЕВРОПЕЙСКИХ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ РОССИИ НА ЛАНДШАФТНОЙ ОСНОВЕ

А. Н. Громцев

Институт леса Карельского научного центра РАН
185910, Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: gromtsev@krc.karelia.ru

Ключевые слова: *тайга, ландшафт, сукцессии, антропогенная динамика.*

Уже около ста лет назад классик отечественного лесоведения Г. Ф. Морозов (1949) утверждал: «Не только, конечно, лес без территории немыслим в чисто внешнем смысле этого слова, но и действительно, не зная свойств территории, совершенно немыслимо хоть сколько-нибудь понять причины того или иного состава леса, многоликих его морфологических особенностей и образа жизни. **Необходим синтез.**» (с. 67, выделено нами). И далее: «Лес и его территория должны слиться для нас в единое целое, в географический индивидуум, или ландшафт» (с. 406). Во второй половине XX в. исследования лесов успешно развивались на базе биогеоценотической концепции акад. В. Н. Сукачева. Однако по мере накопления материалов все очевидней становилась актуальность исследований на более высоких уровнях организации лесного покрова. Это связано с тем, что его структура и динамика во многом определяются только на уровне естественным образом организованных территориально-функциональных единств более высоких таксономических рангов, чем биогеоценоз (БГЦ). Стала очевидной необходимость исследований и прикладных разработок в области ландшафтной экологии лесов — экологии лесных массивов в пределах географических ландшафтов и на субландшафтном уровне.

К началу 80-х гг. XX в. проблемы выявления ландшафтных закономерностей структуры и динамики лесов с целью оптимизации многоцелевого (многоресурсного) лесопользования оставались сравнительно малоисследованными (обзор по: Громцев, 1993, 2000, 2008а, б). В Карелии работы в этом направлении начались во второй половине 1970-х гг. в рамках задания Постоянной комиссии по изучению естественных и производительных сил при Президиуме АН СССР — «Разработать модели и прогнозы оптимальной структуры естественного и антропогенного ландшафта с учетом размещения производительных сил, рационального использования природных ресурсов и охраны окружающей среды». Исследования возглавил к.с.-х.н. А. Д. Волков (Институт леса КарНЦ РАН). В состав творческой группы вошли специалисты по лесоведению и лесоводству, геоморфологии, почвоведению, болотоведению, ботанике, зоологии и охране природы.

Следует заметить, что исследуемый регион с сопредельными территориями является самым репрезентативным в ландшафтном отношении в таежной зоне европейской части России. На этой территории стыкуются две совершенно различные по лесоведческим параметрам физико-географические страны — Фенноскандия и Русская равнина. Он может успешно использоваться в качестве модельного объекта для решения указанной задачи. В основу была положена предварительно разработанная оригинальная классификация и карта ландшафтов, совершенствуемые по мере инвентаризации территории. Ландшафты выделялись по зонально-типологическому принципу по 4 основным признакам: формам и генезису рельефа, степени заболоченности территории, доминирующей лесорастительной формации (коренным лесам). В методическом плане опыт исследований применим для любого таежного региона (кроме горных).

К середине 90-х гг. XX в. было подробно показано и охарактеризовано строение лесного покрова в 16 типах средне- и 17 типах северотаежного ландшафта (Волков и др., 1990, 1993). Далее с использованием этих материалов выявлены общие закономерности структуры лесов в естественном состоянии — на уровне фации (коренного БГЦ), урочища, местности, ландшафта и таежного региона (табл.). Проанализированы особенности типологического спектра, количественного соотношения и территориальной компоновки БГЦ. Отдельно рассмотрены границы, линейные размеры и территориальная сопряженность между лесными экосистемами различного таксономического уровня. В итоге сформулированы общие положения ландшафтной концепции структурной организации лесного покрова.

Таблица

Иерархическая система естественной территориальной дифференциации лесного покрова на ландшафтной основе

№ п/п	Территориальная единица	Пример	Линейные размеры, га	Принцип выделения
1	Ландшафтная зона – комплекс таежных ландшафтов в пределах климатической зоны физико-географической страны	Таежная зона Фенноскандии	> 10 000 000	Индивидуальный принцип — каждый объект в единственном числе, несхож с другими
2	Ландшафтная подзона – комплекс таежных ландшафтов в климатической подзоне физико-географической страны	Северотаежная подзона Фенноскандии	> 1 000 000–10 000 000	
3	Ландшафтный регион — комплекс ландшафтов, сходных по всему спектру экологических параметров в пределах различных надландшафтных единиц в ландшафтной подзоне	Прибеломорская низменность	> 100 000–1 000 000	
4	Ландшафт — комплекс местностей на территории преимущественно одного генезиса	Озерно-ледниковые и морские сильно заболоченные равнины с преобладанием еловых местообитаний	> 10 000–100 000	Типологический принцип — объекты сходные между собой объединены в типы
5	Местность — комплекс 3–4 лесных урочищ, монотонно чередующихся на территории с абсолютным доминированием мезоформ рельефа только одного генезиса	Морские сильно заболоченные равнины с елово-сосновыми местообитаниями	> 1 000–10 000	
6	Урочище — комплекс БГЦ, обычно непосредственно контактирующих между собой на генетической мезоформе рельефа	Кристаллические гряды с сосняками черничной группы типов леса на полно- и неполнопрофильных подзолистых супесчаных почвах	> 10–100	
7	Фация (БГЦ) — элементарный природный комплекс на элементе генетической мезоформы рельефа	Верхние части озов с сосняками брусничными на песчаных подзолах	>1–10	

Такая иерархическая система структурных единиц лесного покрова составляет одно целое и адекватно отражает его природную дифференциацию. Весьма важным доказательством этого утверждения является то, что в Канаде аналогичный подход применительно к классификации лесов разрабатывается совершенно независимо от российских подходов (Racey et al., 1996; и др.). Сравнительный анализ показал, что система территориальных единиц лесного покрова, предложенная нами (Громцев, 1996), поразительно совпала с канадской, если не принимать во внимание их английские аналоги (фация — ecoelement, урочище — ecosite, местность — ecosection и т. д.). Совпадает даже соотношение их линейных размеров. В целом площадь таежных экосистем при переходе от одного уровня к другому увеличиваются приблизительно на порядок. Исключением является переход урочище–местность, что связано с включением в состав таежных местностей болотных урочищ и водоемов. Их доля от общей площади таежных земель в среднем достигает почти 40 %, широко варьируя в различных типах ландшафта. Кроме того, озера и открытые болота часто отличаются крупными размерами. Они, соответственно, более резко увеличивают общую площадь таежной местности.

В процессе исследований на ландшафтной основе охарактеризована спонтанная динамика таежных лесов в режиме естественных нарушений (пожаров, ветровалов и др.) Подробно описаны ландшафтные

варианты пожарных режимов в первобытных лесах второй половины голоцена (по данным стратиграфического анализа торфяных залежей). Спонтанная динамика коренных таежных лесов была циклична. Принципиальная схема ее очень проста: околоклимаксовое состояние — катастрофа (пожар или ветровал) — серия восстановительных стадий — околоклимаксовое состояние. До антропогенного воздействия подавляющая часть первобытных лесов представляли собой различные стадии пирогенных сукцессий — от одновозрастных пионерных растительных группировок на гарях естественного происхождения до абсолютно разновозрастных лесных сообществ в климаксовом состоянии, сформировавшихся в условиях беспожарного периода в несколько столетий. Между этими крайними вариантами существовал целый спектр фитоценозов, находящихся на тех или иных стадиях пирогенных сукцессий. В каждом ландшафте формировались определенный спектр, соотношение и территориальная компоновка лесных сообществ на различных стадиях пирогенных сукцессий. Таким образом, структура коренных таежных лесов в состоянии спонтанного развития была адекватна разным — ландшафтным вариантам пожарного режима.

С использованием обширного фонда различных архивных и современных данных рассмотрена история хозяйственного освоения таежных территорий и проведен ретроспективный анализ антропогенной динамики лесов с ландшафтной интерпретацией материалов. Установлено следующее:

1) За исключением районов интенсивного аграрного освоения на юге Олонецкой и Архангельской и, особенно, в Вологодской и Санкт-Петербургской губерниях, площадь лесов до начала XX в. сократилась лишь за счет «отчуждения» лесных земель для сельского хозяйства, промышленного и гражданского строительства, транспортной инфраструктуры и т. п. Сокращения покрытой лесом площади в XX в. в результате широкомасштабных сплошных рубок также не происходило в связи с успешным естественным восстановлением древесной растительности.

2) Произошла широкомасштабная смена хвойных лесов лиственными и хвойно-лиственными. Средне- и южнотаежные сосновые леса оказались самым уязвимыми. Масштабы и тенденции изменения состава лесов четко обусловлены ландшафтной структурой таежных территорий. В одних типах ландшафта происходит его глубокая трансформация (за последние 150 лет площадь сосняков необратимо сократилась на 60 %), в других не происходит существенных изменений, третьи занимают различное промежуточное положение. Тотальная смена ельников лиственными древостоями обычно обратима, т. е. доминирование ели восстанавливается естественным путем в среднем за пределами 100-летнего периода после рубки.

3) Массивы производных сосняков, успешно возобновившиеся на вырубках, особенно паловых, по продуктивности существенно не отличаются от массивов коренных одновозрастных сосняков. Продуктивность массивов разновозрастных коренных ельников существенно ниже, чем производных после их рубки (по общему объему лиственной и хвойной фитомассы).

По данным специальных натурных исследований подробно описаны основные стадии антропогенных сукцессий лесов в различных типах ландшафта. Вскрыты ландшафтные закономерности и построены схемы сукцессионных рядов лесной растительности. Обобщая результаты исследований следует подчеркнуть, что сукцессионный ряд — это, по сути, произведение всего ландшафта, а не только экотопа в пределах БГЦ. Сукцессионные ряды в условиях каждом БГЦ детерминированы как его внутренними качествами, так и внешними для него топо-экологическими условиями, сложившимися в ландшафте. Здесь определенной мозаике местообитаний соответствует и не менее определенная мозаика взаимосвязанных и взаимообусловленных серийных сообществ. При этом следует подчеркнуть, что данная закономерность отчетливо проявляется только при одном обязательном и очевидном условии — при сходном антропогенном воздействии. В случае разного масштаба хозяйственного освоения лесов, использования различных способов и технологий рубок и др. даже в разных контурах даже одного типа ландшафта сукцессионные ряды будут в большей или меньшей степени различаться. В итоге обосновано представление о ландшафтном комплексе сукцессионных рядов. Он отражает динамическую организацию или порядок, согласованность, взаимодействия структурных частей лесного покрова как целого в процессе спонтанного развития и антропогенных изменений.

В последнее десятилетие акцент был сделан на исследованиях: 1) разнообразия лесных сообществ, в первую очередь коренных; 2) подготовки обоснования системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ), 3) оценки экологических последствий антропогенной трансформации лесов (Громцев, 2003; Громцев и др., 2009, 2010; и др.). Пользуясь иерархической системой ландшафтных единиц, можно проводить анализ разнообразия лесов на любом уровне их природной организации в зависимости от степени генерализации задач — от элементарных участков до лесных массивов. Так, в пределах Карелии выделены и подробно охарактеризованы 5 ландшафтных эталонов (образцов) первобытной тайги, резко различающихся по всему спектру параметров их естественной структурно-динамической организации. В целом, опираясь на принцип ландшафтной репрезентативности ООПТ, можно утверждать, что должны быть сохранены, по крайней мере, основные ландшафтные эталоны (образцы) первобытной тайги. Другими словами, необходимо создать территориальную систему фрагментов тайги на уровне различных — контрастных типов географического ландшафта. Например, для условий запада таежной зоны России можно выделить их несколько основных вариантов под условным названием:

- «красная» тайга, или сосновые массивы в условиях водно-ледниковых ландшафтов с ярко выраженным пирогенным генезисом;

- «черная» тайга — массивы еловых лесов в условиях низкогорных или моренных ландшафтов;
- «светлая» тайга — смешанные елово-сосновые массивы в условиях сельговых ландшафтов и т. д.

Особый интерес в фундаментальном и прикладном плане представляет многоаспектный сравнительный анализ массивов коренных и производных лесов (20, 50, 100 и более лет после рубки) в пределах различных типов ландшафта. Такая работа недавно закончена в самом типичном фенноскандинавском северотежном ландшафте (Громцев и др., 2011) и продолжается в настоящее время в других типах ландшафта. Полученные при таком подходе материалы позволяют давать практически обоснованные рекомендации для ландшафтно-экологического планирования многоцелевого лесопользования. Его целью является сбалансированное освоение всех видов ресурсов и минимизация негативных экологических последствий, в первую очередь, с учетом сохранения средообразующих и средозащитных функций лесного покрова, разнообразия биоты и рекреационных качеств ландшафта.

В целом ландшафтный подход к выявлению структурно-динамической организации лесного покрова на таежных территориях представляется, по-существу, безальтернативным. Возможно использование бассейновой основы. Однако в процессе исследований было установлено и показано, что водосбор любого ранга в «лесном отношении неупорядочен». В основном это связано с тем, что структура, а тем более динамика и ресурсный потенциал лесов непосредственно не определяются условиями стока, по крайней мере, не только ими. Они детерминированы всем ландшафтным комплексом факторов и условий — микроклиматом, рельефом, составом и мощностью четвертичных отложений, почвенным покровом, пожарным режимом и др., в том числе гидрографическими условиями.

Как итог почти 30-летнего периода исследований в 2008 г. издана монография (Громцев, 2008б) «Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России» (в полном виде представлена на сайте Института леса КарНЦ РАН http://forestry.krc.karelia.ru раздел «Публикации» за 2008 г.). Название монографии не случайно. В ней действительно представлены основополагающие представления в этом направлении. С одной стороны, в работе изложены самые современные теоретические представления в этой области естествознания. С другой стороны, в ней показаны результаты практически всех исследований лесного покрова указанного региона, так или иначе касающихся ландшафтных особенностей его структуры и динамики.

В целом ландшафтная экология лесов как направление лесоведения имеет очень короткую историю. Количество экспериментальных материалов в различных частях европейской части таежной зоны России незначительно, а по абсолютному большинству разделов они вообще отсутствуют (кроме Карелии с сопредельными территориями). В этой связи некоторые общие авторские заключения и выводы носят отчасти предварительный и иногда даже гипотетический характер. Тем не менее, в целом представленные данные открывают простор для ландшафтно-экологических исследований таежных лесов на основе уже полностью экспериментально подтвержденных положений.

С 2003 г. исследования (рук. НИР А. Н. Громцев) выполняются при поддержке программ: Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и ОБН РАН «Биологические ресурсы России».

Список литературы

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. 1990. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура. динамика). Петрозаводск. 284 с. — *Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др*. 1993. Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика). Петрозаводск. 194 с. — *Громцев А. Н.* 1993. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных сосновых лесов Карелии. Петрозаводск. 160 с. — *Громцев А. Н.* 1996. Ландшафтные закономерности структурно-динамической организации таежных лесов (на примере северо-запада таежной зоны): Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. 40 с. — *Громцев А. Н.* 2000. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск. 144 с. — *Громцев А. Н.* 2003. Ландшафтные эталоны коренных лесов // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск. С. 55–60 — *Громцев А. Н.* 2008а. Ландшафтный подход при исследованиях структурного разнообразия таежных лесов // Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы. М. С. 130–158. — *Громцев А. Н.* 2008б. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск. 245 с. — *Громцев А. Н., Антипин В. К., Бахмет О. Н. и др*. 2009. Научное обоснование развития сети ООПТ в Республике Карелия. Петрозаводск. 116 с. — *Громцев А. Н., Кравченко А. В., Курхинен Ю. П., Сазонов С. В.* 2010. Динамика разнообразия лесных сообществ, флоры и фауны европейской тайги в естественных условиях и после антропогенных воздействий // Труды КарНЦ РАН. Вып. 10. Сер. Биогеография. Петрозаводск. С. 16–33. — *Морозов Г. Ф.* 1949. Учение о лесе. М.; Л. 456 с. — *Racey G. D., Harris A. G., Jeglum J. K., Foster R. F., Wickware G. M.* 1996. Terrestrial and wetland ecosites of Nortwestern Ontario. NWST Field guide FG-02. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario. 102 p.

РЕЗУЛЬТАТЫ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА ВОССТАНОВЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ОТВАЛАХ ОТРАБОТАННЫХ РОССЫПЕЙ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

С. В. Дегтева

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167928, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28. E-mail: degteva@ib.komisc.ru

Ключевые слова: *сукцессионные смены, техногенные экотопы, приполярный Урал, восстановление растительного покрова.*

Изучение сукцессионных смен растительности в ландшафтах, преобразованных деятельностью человека, важно как для решения фундаментальных проблем науки о растительности, так и для разработки рекомендаций по восстановлению нарушенных сообществ и экосистем. Исследования в этой области проводятся достаточно активно, как в России, так и за ее пределами, однако массив данных, касающихся разнообразия и динамики растительности техногенных местообитаний районов Крайнего Севера, все еще относительно невелик.

Начиная с 1980-х гг. XX в. специалистами Института биологии Коми НЦ УрО РАН проводится мониторинг восстановления растительного покрова на отвалах месторождения россыпного золота, расположенного на западном макросклоне Приполярного Урала, в бассейне р. Кожим (Республика Коми). В настоящее время данная территория входит в состав национального парка «Югыд ва», уровень антропогенного пресса на нее сведен до минимума.

Бассейн р. Кожим расположен в подзоне крайнесеверной тайги, относится к Урало-Западносибирской провинции Евразиатской таежной области (Исаченко, Лавренко, 1980). В районе расположения месторождения долина реки пересекает области среднегорного и приближающегося к высокогорному рельефа. В растительном покрове отчетливо проявляются черты вертикальной поясности. До отметок высот 450–500 м над ур. м. облик растительного покрова определяют горные леса и редколесья, сформированные преимущественно *Larix sibirica*[1] и *Picea obovata*. Высотные ступени от 500 до 850 м занимают горные тундры, выше 850 м простирается пояс гольцов. В 2010 г. обследованы промышленные полигоны, располагающиеся в подгольцовом и горно-тундровом поясах.

В процессе разработки месторождения россыпного золота в 1982–1995 гг. на промышленных площадках, а также частично на пограничных участках были уничтожены почвы и растительность, возникли новые местообитания, экологические условия которых часто неблагоприятны для развития растений. В подгольцовом поясе в процессе добычи золота разрабатывали террасы высокого уровня. При проведении вскрышных работ до начала добычи золота и осуществлении горно-технической рекультивации после ее окончания (1988–1993 гг.) произошли большие потери потенциально плодородной пойменной фации аллювия. Вследствие этого при рекультивации отвалов их поверхность после планировки, как правило, не была засыпана слоем мелкозема. Промышленные полигоны по окончании работ представляют собой комплекс техногенных экотопов: гряд крупновалунно-глыбового материала (галийные отвалы), «терриконов» галечно-гравийного материала с плотным и промытым песчаным наполнителем (эфельные отвалы), отвалов смешанного состава, состоящих из гальки, гравия и мелкозема, либо (реже) валунов, гальки, гравия. Наибольшую площадь занимают эфельные отвалы и отвалы смешанного состава. Еще один специфический тип техногенных экотопов — спущенные водоемы-отстойники, днища которых сложены тонкодисперсным песчано-алеврито-глинистым материалом. Часть из них в процессе горно-технической рекультивации была засыпана субстратом, взятым из эфельных отвалов. Отстойники, располагающиеся в непосредственной близости от русел водотоков, отграничены от них дамбами, обычно состоящими из вскрышных пород, в отдельных случаях смешанных с галькой и гравием, реже — из эфельного материала. Вследствие того, что субстраты техногенных экотопов различного типа имеют неодинаковый гранулометрический состав, для них характерны разная обеспеченность элементами минерального питания, влажность (Влияние…, 1994). Это сказывается на процессах восстановления растительности, которые в охарактеризованных техногенных местообитаниях происходят по типу первичных сукцессий.

Исследования первых стадий сингенеза растительности на отвалах отработанных россыпей Кожимского месторождения показало, что через 1–3 года после прекращения разработки полезных ископаемых на промышленных полигонах, расположенных в подгольцовом поясе (долины рек Кожим и Балбанью), было зарегистрировано 105 видов сосудистых растений и 6 видов мохообразных (Мартыненко, 1986). Через 5–7 лет по окончании добычных работ видовой состав растений в техногенных экотопах увеличился и насчитывал 168 таксонов сосудистых растений и 8 видов мхов (Дегтева, 1990; Дегтева и др., 1991; Влияние разработки…, 1994).

Восстановление растительного покрова характеризовалось крайне низкими темпами. На нарушенных участках сформировались открытые группировки растений, реже — несомкнутые фитоценозы. Величина общего проективного покрытия (ОПП) чаще составляла 5–20 % и лишь в отдельных случаях превышала 40–50 %. За 5 лет наблюдений, осуществляемых на постоянных пробных площадях, показатели ОПП

[1] Латинские названия растений приведены согласно сводке С. К. Черепанова (1995).

возросли лишь на 4–15 %. Была отмечена прямая зависимость видовой насыщенности и ОПП формирующейся растительности от содержания мелкозема и доступных для растений форм азота в субстратах (Дегтева, Симонов, 1989; Влияние…, 1994). Кроме того, процесс восстановления растительного покрова в значительной степени зависел от присутствия в субстратах семян и их заноса с сопредельных территорий. Наиболее интенсивное протекание сукцессий отмечено на нарушенных территориях, расположенных по границам промышленных полигонов,на вскрышных отвалах и днищах отстойников. На эфельных отвалах регистрировали единичные экземпляры растений, галийные отвалы оставались полностью безжизненными. Наиболее значимую ценотическую роль в процессах зарастания отвалов выполняла небольшая группа травянистых растений: *Poa pratensis*, *P. alpina*, *Chamaenerion angustifolium*, *Festuca ovina, Calamagrostis lapponica*, *Achillea millefolium* и др. Восстановление ценопопуляций древесных растений, доминирующих в сообществах редколесий подгольцового пояса — *Larix sibirica*, *Picea obovata*, протекало неудовлетворительно. Более активно колонизировали отвалы кустарники: *Salix phylicifolia*, *S. hastata* и *S. dasyclados*. На днищах отстойников лидирующие позиции переходят к *Equisetum arvense* и влаголюбивым видам: *Equisetum palustre*, *Alopecurus aequalis*, *Polygonum humifusum*. В данном типе экотопов, как правило, был хорошо выражен моховой покров, образованный *Funaria hygrometrica* и *Marchantia polymorpha*. Кроме того, здесь отмечено наиболее активное возобновление ивы, встречались как всходы, так и молодые особи высотой до 1.0–1.3 м.

Большинство видов, характеризующихся значимыми показателями постоянства и обилия на первых этапах сингенеза растительности, относилось к числу апофитов, но не выполняло значимой роли в природных ценозах. Это позволило заключить, что первые этапы смен протекают не по зональному типу.

В 2010 г. на нарушенных участках зарегистрировано увеличение видового разнообразия. На сегодняшний день здесь отмечено 212 видов сосудистых растений. В целом можно заключить, что через 25 лет после окончания горных работ восстановление растительного покрова на большей части промышленных полигонов не происходит. Установлено, что во всех типах техногенных экотопов достоверно увеличилось ОПП растений (наиболее значимо на вскрышных отвалах и днищах отстойников). Однако на отвалах, характеризующихся низким содержанием мелкозема, формирование сомкнутого растительного покрова не произошло. Здесь развиты открытые маловидовые растительные группировки, в которых максимальное значение ОПП растений не превышает 15 %. Сходные тенденции отмечены и для напочвенного покрова.

Медленнее всего протекают сукцессии на галийных отвалах, где зарегистрированы лишь накипные лишайники, в редких случаях — налеты водорослей и единичные экземпляры сосудистых растений. Наиболее хорошо сформированные сообщества приурочены к днищам водоемов-отстойников, занимающих на рекультивированных промышленных полигонах подчиненные площади. По их периметру обычно развиты заросли ивы (*Salix dasyclados*, *S. phylicifolia*, *S. hastata*), в которых высота полога достигает 2–5 м, а сомкнутость крон — 0.6–1.0. Ширина полосы ивняка, окаймляющего центральную часть отстойника, относительно невелика (варьирует от 1.5 до 4 м). На остальной площади днищ чаще всего встречаются сообщества с доминированием *Equisetum palustre*.

Проанализировано изменение ценотической роли отдельных видов сосудистых растений в процессе смен растительности в техногенных экотопах. Установлено, что высокое постоянство и обилие сохраняют *Festuca ovina*, *Poa alpina*, *Achillea millefolium*. Произошло заметное усиление позиций древесных растений: деревьев (*Larix sibirica*, *Betula pubescens*), кустарников (*Salix phylicifolia*, *S. dasyclados*, *S. hastata*, *S. glauca*, *Betula nana*, *Pentaphylloides fruticosa*), кустарничков (*Dryas octopetala*, *Salix reticulata*), а также ряда многолетних трав (*Parnassia palustris*, *Erigeron politus*, *Elymus mutabilis*, *Oxytropis sordida*, *Comastoma tenellum*, *Euphrasia frigida*, *Solidago virgaurea*, *Juncus filiformis*, *Bromopsis pumpelliana*, *Deschampsia cespitosa*, *Taraxacum ceratophorum*, *Campanula rotundifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Minuartia stricta*, *Equisetum palustre*, *Astragalus subpolaris*, *Angelica archangelica*, *Pedicularis verticillata* и др.). В то же время отмечено снижение ценотической значимости таких видов, занимавших ранее наиболее стабильные позиции, как *Poa pratensis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis lapponica*, *Equisetum arvense*, а также *Luzula frigida*, *L. parviflora*, *Carex brunnescens*, *C. arctisibirica*, *Tanacetum bipinnatum*, *Poa palustris*, *Rorippa palustris*, *Alopecurus pratensis*, *Veronica longifolia*, *Ranunculus propinquus*, *Polemonium acutiflorum*, *Bistorta major* и еще 24 видов. По прошествии 25 лет в техногенных экотопах не зафиксированы 38 видов; одновременно впервые отмечены 85 таксонов. Все они относятся к I классу постоянства. Это свидетельствует о том, что формирующиеся на промышленных полигонах растительные группировки и сообщества отличаются значительным непостоянством видового состава.

В ряде случаев на промышленных полигонах сформировались достаточно многочисленные и устойчивые ценопопуляции редких видов (*Cypripedium calceolus*, *Gypsophila uralensis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum*, *Thymus tallievii*). Большинство из них относится к группе петрофитов и способно расти на отвалах отработанных россыпей, отличающихся высоким содержанием скелетной фракции в субстратах. Данные виды, принадлежащие к группе S-стратегов и характеризующиеся низкой конкурентной способностью, получают преимущества перед другими при условии поступления зачатков из ненарушенных экотопов. Их участие в процессах первичных сукцессий во многом носит случайный характер.

Таким образом, через 25 после завершения разработки полезных ископаемых первичные сукцессии в техногенных экотопах по-прежнему протекают не по зональному типу.

По границам промышленных полигонов, где была уничтожена естественная растительность и нарушены верхние горизонты почв, в результате вторичной сукцессии (демутации) началось восстановление древесной растительности. Здесь обычны молодняки из *Larix sibirica* с примесью *Betula pubescens*, в которых сомкнутость полога достигает в отдельных случаях 0.6–0.8, а максимальная высота деревьев — 3–4 м. Интенсивность процессов формирования растительности на этих участках значительно выше, чем в техногенных экотопах, а производные сообщества приобрели некоторые черты зональных фитоценозов.

Список литературы

Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. 1994. Сыктывкар. 167 с. — *Дегтева С. В.* 1990. Начальные стадии сингенеза растительности на промышленных отвалах Кожимского месторождения // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар. С. 35–45. — *Дегтева С. В., Симонов Г. А.* 1989. Первые стадии развития посевов злаков на отвалах россыпей Приполярного Урала // Продуктивность подзолистых почв северо-восточной части Нечерноземной зоны. Сыктывкар. С. 119–130. — *Дегтева* С. *В., Рубцов М. Д., Симонов Г. А.* 1991. Восстановление растительности на отвалах россыпных месторождений Приполярного Урала // Экология. № 2. С. 36–44. — *Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.* 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. С. 10–20. — *Мартыненко В. А.* 1986. Естественное зарастание техногенных участков на Приполярном Урале // Бот. журн., Т. 71. № 12. С. 1663–1669. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.

МЕХАНИЗМЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЗООГЕННОЙ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОТКРЫТЫХ ЛАНДШАФТОВ

П. П. Дмитриев[1], В. Н. Храмцов[2], О. И. Худяков[3]

[1] Биологический факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
119899, Москва, Воробьевы горы. E-mail: ppd@pisem.net

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

[3] Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
Московская область, Пущино. E-mail: oix@rambler.ru

Ключевые слова: *степные экосистемы, зоогенная комплексность, зоогенная пятнистость.*

Представления о (микро)мозаичности и (микро)комплексности растительного покрова развиваются весьма противоречиво. С одной стороны, непререкаем авторитет Е. М. Лавренко (1952), и трудно найти хоть единый случай открытой полемики с ним. С другой стороны, в работах по классификации растительности и геоботаническому картографированию неоднородность растительного покрова почти игнорируется, или, по крайней мере, не отражается в конечных результатах. Надо отметить, что и в современном почвоведении не обнаруживается тенденций развития представлений В. М. Фридланда о почвенном покрове.

Такое положение связано, на наш взгляд, с недостаточным пониманием причин возникновения мозаичности и комплексности и, следовательно, недооценкой их значения в функционировании и развитии современных экосистем.

В результате 25-летних исследований в степях и пустынях Монголии, Казахстана и юга Европейской России выявлены основные направления изменений экосистем, связанные с жизнедеятельностью млекопитающих или инициированные ими. Эти изменения разноплановы и разномасштабны.

Деятельность млекопитающих проявляется в различных экосистемах по-разному; наиболее яркие изменения известны для открытых ландшафтов пустынь, степей, прерий, пампас и тундр. Там развитие экосистем сдерживается жесткими лимитирующими факторами: геологическими, климатическими и антропическими.[1] В степях Монголии, например, они следующие: из геологических факторов — незначительное развитие коры выветривания и, следовательно, близкое залегание к поверхности коренных пород, каменистых, карбонатных и засоленных горизонтов. В значительной степени эти факторы определяют своеобразие почв степей: преобладание маломощных, засоленных, высококарбонатных, сильноскелетных. Большинство из этих факторов препятствует проникновению в почву корневых систем растений и определяет специфическую физиономию растительности (развитие в степях весьма однородных по составу мелкодерновиннозлаковых, типчаковых, петрофитноразнотравных, змеевковых, вострецовых сообществ). Климат характеризуется в степях резкой континентальностью, нерегулярным выпадением осадков, вымерзанием влаги зимой, интенсивным непродуктивным испарением. Он определяет преимущественное развитие сообществ животных и ксерофильных растений. В степях Центральной Азии действует исторически сложив-

[1] Вслед за Т. А. Работновым (1983) мы предпочитаем термин «антропический» термину «антропогенный».

шийся мощный пресс пастбищного скотоводства, а также в последние десятилетия интенсивно развивалось богарное земледелие, которые резко усугубляют действие естественных факторов.

В функционировании и развитии экосистем принимают участие все виды жизнедеятельности млекопитающих, но наиболее ярко проявляется их роющая деятельность. Именно рытье нор и является чаще всего причиной возникновения комплексности экосистем. Очень ярко проявляются комплексы после возникновения нанорельефа (Дмитриев, 2007). Формирование нанорельефа на норах происходит не только путем выноса на поверхность грунта из нор, но также за счет денудации, ветровой и водной эрозии, а также за счет эолово-фитогенного осадконакопления. При наличии уплотненных (например, щебнем или цементирующим суглинком) поверхностных горизонтов формируются крупные бугры по типу мима-бугров (mima-mounds, известных для американских и африканских ландшафтов; Dalquest, Scheffer, 1942; Cox, 1984; и др.). Их выдающиеся размеры связаны с тем, что звери перемещают грунт под землей в горизонтальном направлении и выбрасывают на поверхность в одном локальном участке. Заметные размеры бутанов сурков и сусликовин также определяются горизонтальным перемещением грунта. Образование наряду с буграми западин в поселениях землероев приводит к резкому изменению гидрологического и солевого режима и формированию заметного нанорельефа. Кроме того, рельеф может усложняться и приобретать серьезные размеры при интенсификации эолового осадконакопления (Залетаев, 1975; Храмцов и др., 1992), связанного с развитием на норах специфической растительности, задерживающей песок (крупнодерновинные злаки, кустарники). Зоо-фито-эоловые образования на норах могут свидетельствовать и о палеопоселениях животных вне границ их современного ареала (Дмитриев и др., 1982). Напротив, ветровая эрозия на норах может приводить к формированию отрицательного нанорельефа (воронки на норах песчанок).

Однако и без формирования заметного нанорельефа в пределах нор часто происходят последовательные и четко направленные изменения во всех компонентах экосистем. Многие из них протекают очень медленно и имеют характер накопления количественных признаков. Как правило, можно выделить очень важные изменения, названные нами **толчковыми механизмами** развития экосистем. Это разрушение коренных пород в результате **зоологического выветривания**, углубление карбонатных горизонтов, нарушение щебнистых или цементирующих слоев, рассоление почв и т. д. Суть толчковых механизмов в том, что они запускают в действие целую систему факторов, воздействующих на экосистемы. На них, прежде всего, реагируют вселяющиеся растения: кустарники, полукустарники, крупнодерновинные, корневищные и корнеотпрысковые злаки, многообразные представители разнотравья. Эти растения образуют специфические группировки, как правило, более продуктивные, чем фоновые.

Специфические группировки растительности, вместе с другими факторами (разрыхленная почва выбросов из нор, аэрация, пронизывание почвы ходами нор и корнями растений и т. д.), служат созданию нового микроклимата в пределах нор и соответственно новые, более оптимальные режимы почвообразования и функционирования сообществ. Нами отмечалось значительное уменьшение диапазона колебаний суточных температур, особенно на поверхности почвы, уменьшение доли физического непродуктивного испарения, формирование гидрологических горизонтов с легкодоступной для растений влагой (Худяков и др., 1997). Таким образом, наряду с чисто зоологическим фактором вступает в действие и фитофактор. Вместе они могут приводить к существенным изменениям процесса почвообразования и развития сообществ растительности, почвенной микрофлоры, микро- и мезофауны.

По существу, в результате всех этих изменений в местах жизнедеятельности животных происходит раздвигание границ действия лимитирующих факторов. Не случайно наиболее ярко деятельность зверьков проявляется в наиболее жестких условиях: она более эффектна в степях на светлокаштановых почвах по сравнению с каштановыми и темнокаштановыми; в элювиальных ландшафтах, особенно в местах с близким залеганием твердых коренных пород, по сравнению с транзитными и аккумулятивными ландшафтами.

В пределах жизнедеятельности млекопитающих идут относительно самостоятельные процессы развития экосистемы. Они включают в себя самостоятельные процессы почвообразования. Мы рассматриваем почву нор как единицу почвенного покрова, **зоопедон.** Это — полипедон или совокупность педонов, находящихся на разных стадиях развития в зависимости от степени прямой и косвенной проработки почвы зверьками. Зоопедон видоспецифичен, имеет четкие границы, обычно маркируемые специфическими группировками растительности. Пространственные очертания зоопедона соответствуют размерам и формам нор животных или мест локализации другой их деятельности. Как правило, выделяется центральная его часть, где когда-либо концентрировалась основная деятельность животных, и периферийная — переходная. Зоопедоны могут сливаться и образовывать сложный рисунок почвенного покрова. По вертикали развитие зоопедонов полностью связано с абсолютным и относительным возрастом нор, по степени развития они выстраиваются в определенные сукцессионные ряды. На последовательных стадиях этих рядов наблюдается общее увеличение мощности почвенного профиля, его усложнение и наращивание количественных показателей почвообразовательного процесса (Дмитриев, Худяков, 1989; Худяков и др., 2001).

Сообщества растений в пределах нор также претерпевают ряд циклических или необратимых изменений. Их состояние на данный момент развития определяется многими факторами: абсолютным и относительным возрастом норы и характером современной деятельности млекопитающих. По существу, мы

имеем дело с различными стадиями как первичных, так и вторичных сукцессий. Стадии вторичной сукцессии показывают степень восстановления растительности после ее нарушения животными. Стадии первичной — свидетельствуют об этапах развития. Конечной стадией такого развития в пределах нор является характерный для данной природной зоны (зональный) и для данного типа зоологического воздействия (видоспецифический) эдафический климакс. Он сосуществует вместе с другим эдафическим климаксом, представленным фоновой ассоциацией растительности и почвой, не затронутой деятельностью зверей. Термин «эдафический климакс» (по Одуму, 1975) в данном случае нам кажется особенно приемлемым, так как развитие сообществ сопряжено и взаимосвязано с развитием материнской породы и зоопедонов.

Наличие на одной и той же территории двух или нескольких эдафических климаксов и определяет характерную комплексность биогеоценотического покрова. Комплексы складываются из фоновых биогеоценозов и **зоофитохор** (ЗФХ), участков биогеоценоза, в той или иной степени локализующих деятельность животных (Гуричева, Дмитриев, 1977), включающих в себя специфические группировки растительности, **зоопедон** (Дмитриев, Худяков, 1994), определенное сообщество животных, своеобразный нанорельеф и наноклимат.

Соотношение фоновых биогеоценозов и ЗФХ может быть различным. В ряде случаев доля фоновых биогеоценозов снижается, они замещаются ЗФХ. Следовательно, развитие комплекса может приводить к его вторичному размыванию.

Надо различать разные типы текстур в этой комплексности, не только форму и размеры узловых ЗФХ (структуры, непосредственно связанные со сложными норами животных), но и их взаимное расположение, слияние и взаимовлияние узловых ЗФХ, что создает ЗФХ более высокого ранга — ЗФХ поселений животных, в том числе весьма сложные: островные, сетчатые, каскадные ЗФХ поселений.

Попытаемся рассмотреть наиболее характерные для степей Монголии комплексы.

Для элювиальных ландшафтов характерны двухэлементные комплексы, пятнистые и островные ЗФХ поселений, или трехэлементные — сетчатые ЗФХ. Первые связаны со спорадичным расселением зверьков, соответственно полевки Брандта и тарбагана, последние — со сложным многовидовым воздействием. **Толчковым механизмом** развития экосистем является зоологическое выветривание. Иногда встречаются не заселяемые млекопитающими вершины и гряды сопок с однородным растительным покровом, преимущественно типчаково-петрофитноразнотравным. Наиболее типичные комплексы следующие: типчаково-ковыльные (в низкогорьях Восточного Хангая), типчаково-петрофитноразнотравные + ковыльно-разнотравные или пижмово-петрофитноразнотравные + ковыльные (низкогорья Хэнтэя), петрофитноразнотравные + ковыльно-разнотравные с кустарниками (среднегорья). В почвенном покрове — сочетание маломощных каменистых каштановых (разные подтипы) с мощными малоскелетными и бесскелетными почвами. Территория обычно слабо затронута деятельностью млекопитающих, ЗФХ занимают от 1 до 10 % поверхности. При более плотном заселении территории зверьками обычно образуются сетчатые ЗФХ. Крайние варианты растительности и почв такие же, но разные узловые ЗФХ соединяются друг с другом своеобразными полосами, осочковыми, мелкодерновиннозлаковыми или разнотравно-осочковыми.

В трансэлювиальных ландшафтах могут встречаться такие же комплексы растительности, но, как правило, доля территории, занятой ЗФХ, здесь выше (до 30 %). Кроме того, в этих ландшафтах распространены так называемые каскадные ЗФХ — сочетание относительно однородных (почти без нор) фоновых сообществ с крупными ниспадающими ЗФХ, представляющими собой поселения тарбагана и ряда других видов зверей. Горизонтальная структура биогеоценотического покрова этой ЗФХ, в свою очередь, дифференцирована. Растительный покров представлен группировками широкого спектра: от мелкодерновиннозлаковых до богаторазнотравных в среднегорьях и от осочковых до ковыльных и ковыльно-разнотравных — в низкогорьях. Структура почвенного покрова также очень сложна: зоопедоны различного происхождения и разных стадий развития.

В трансаккумулятивных ландшафтах доминантами сообществ млекопитающих становится даурская пищуха, которую могут сменять полевки разных видов. Доля территории, охваченной деятельностью зверьков, различна и зависит от экспозиции склонов, высоты, подстилающих пород и т. д., но в целом выше, чем в предыдущих ландшафтах. Текстура растительного (и биоценотического в целом) покрова — от амебовидной до диффузной, когда отдельные узловые ЗФХ сливаются друг с другом периферийными частями. Структура растительного и почвенного покрова представляет собой комплекс трех элементов, отражающих разную степень проработки млекопитающими: фоновая, не затронутая их деятельностью, переходная и активно проработанная. Фоновая растительность — от петрофитноразнотравной до пижмовой и мелкодерновиннозлаковой. Переходные сообщества представлены ковыльными и разнотравно-ковыльными. Центральные части ЗФХ заняты кустарниковыми сообществами с разной долей разнотравья и ковылей. Эти три группы сообществ можно рассматривать как сукцессионный ряд. Такой же ряд прослеживается и в строении почв под этими сообществами с последовательным увеличением мощности генетических горизонтов, отступлением карбонатных горизонтов и исчезновением щебнистых слоев. Основной толчковый механизм — разрушение зверьками уплотненных почвенных горизонтов (щебнистого, карбонатного и т. п.).

В аккумулятивных ландшафтах также распространены преимущественно трехэлементные комплексы с высокой долей территории, охваченной деятельностью млекопитающих (может приближаться к 100 %). Основной толчковый механизм — выщелачивание карбонатов. Растительные сообщества близки по составу к сообществам в трансаккумулятивных ландшафтах. Фоновые сообщества варьируют: они могут быть мелкодерновиннозлаковыми, мелкодерновиннозлаково-ковыльными, змеевковыми и вострецовыми. В ряде случаев фоновые сообщества как таковые отсутствуют, и комплекс представлен двумя элементами, чаще ковыльными и карагановыми сообществами. Вариации почв в трех элементах комплекса — от высококарбонатных до бескарбонатных.

В супераквальных ландшафтах широко распространены солонцово-солончаковые и лугово-солонцовые комплексы. Их текстура варьирует от пятнистой до амебовидной и диффузной. Характерные формы и масштабы этой текстуры позволяют связывать происхождение этой комплексности также с деятельностью млекопитающих. Часто комплексность усугубляется выраженным рельефом, связанным как с эоловым осадконакоплением за счет многоярусной растительности ЗФХ, так и с застоем влаги в низинах. Растительные комплексы очень контрастны. Фоновые сообщества представлены галофитами, пионерами заселения солончаков, обычно с очень малой численностью и малым проективным покрытием. На востоке Монголии распространены вострецовые сообщества на содовых почвах. Растительность ЗФХ разнообразна: от чиевников со степным разнотравьем в сухих степях до луговых сообществ с кустарниками. Основными толчковыми механизмами развития экосистем являются, вероятно, дренирование почв ходами нор и рассоление почв. Почвенный покров явно комплексный, представлен рядом солонец–солончак–каштановая почва.

Следовательно, многие экосистемы открытых ландшафтов надо рассматривать как комплексы. В частности, растительный и почвенный покров большинства степных экосистем Монголии представлен комплексами растительных сообществ и почв, развитие которых обусловлено жизнедеятельностью млекопитающих.

Список литературы

Гуричева Н. П., Дмитриев П. П. 1977. К методике учета гетерогенных единств растительного покрова при комплексном картографировании // Пятое всесоюзное совещание по классификации растительности. Тез. докл. Новосибирск. С. 23–24. — *Гуричева Н. П., Дмитриев П. П.* 1983. Взаимоотношения между растительным покровом и животными // Горная лесостепь Восточного Хангая. М. С. 172–181. — *Дмитриев П. П.* 2007. Зоологическая геоморфология или геоэкология млекопитающих-норников // Геоморфология. № 2. С. 3–18. — *Дмитриев П. П., Гуричева Н. П.* 1983. Основные формы пятнистости растительного покрова степей Восточного Хангая (МНР) в поселениях млекопитающих // Докл. АН СССР. Т. 271 № 1. С. 250–254. — *Дмитриев П. П., Худяков О. И., Жаргалсайхан Л.* 1990. Сукцессионные ряды темно-каштановых почв и степной растительности Монголии, связанные с жизнедеятельностью млекопитающих-землероев // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 1. С. 3–15. — *Дмитриев П. П., Худяков О. И.* 1989. Зоофактор как причина неоднородности почвенного покрова сухих степей Монголии // Докл. АН СССР. Т. 304. Т. 3. С. 757–762. — *Залетаев В. С.* 1975. Возникновение рельефа «песчано-эфедровых городков» в результате зоофитогенного и эолового процессов // Роль животных в функционировании экосистем. М. С. 113–114. — *Лавренко Е. М.* 1952. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова как результат жизнедеятельности животных и растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 8. С. 40–70. — *Одум Ю.* 1975. Основы экология. М. 740 с. — *Работнов Т. А.* 1983. Фитоценология. М. 292 с. — *Храмцов В. Н., Дмитриев П. П.* 1995. Трансформация состава и горизонтальной структуры степных сообществ в Восточной Монголии под влиянием антропогенного воздействия и отражение ее на крупномасштабных картах // Геоботаническое картографирование 1993. СПб. С. 22–44. — *Храмцов В. Н., Дмитриев П. П., Худяков О. И., Лим В. Д., Баясгалан Д., Мандахбаяр Б.* 1992. Эколого-ландшафтный подход к оценке антропогенной нарушенности степных экосистем Монголии // Экология и природопользование в Монголии. Пущино. С. 93–103. — *Худяков О. И., Дмитриев П. П., Маркелова Р. С., Керженцева В. В.* 2001. Морфологические особенности темно-каштановых мучнисто-карбонатных почв Восточной Монголии // Почвоведение. № 8. С. 923–933. — *Cox G. M.* 1984. Mounds of mystery // Natural history. Vol. 93. N 6. P. 35–46. — *Dalques W. W., Scheffer V. B.* 1942. The origin of Mima-mounds of western Washington // J. Geol. Vol.50. N 1. P. 69–84.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ *JUNIPERUS COMMUNIS* L. И ДРЕВОСТОЯ-ЭДИФИКАТОРА *PINUS SYLVESTRIS* L.

Н. В. Дюбанова[1], И. В. Петрова[2]

[1] ФГУ Национальный парк «Припышминские боры»
623640, Свердловская обл., Талица, ул. Степная, 1а. E-mail: nataduba@mail.ru

[2] Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а. E-mail: irina.petrova@botgard.uran.ru

Ключевые слова: *ценопопуляция, микроэкосистемный анализ, можжевельник обыкновенный, сосна обыкновенная.*

Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) широко распространен в лесной зоне под пологом хвойных лесов. По данным И. Ю. Коропачинского (1983), только в Сибири площадь, занятая этим

видом, составляет 7.8 млн км^2. Благодаря своей высокой экологической пластичности, полиморфизму и приспособляемости *Juniperus communis* может произрастать в контрастных климатических (от крайнего севера до лесостепной зоны) и экотопических условиях (Ареалы…, 1977). В настоящее время, в связи с тенденцией сокращения обилия *J. communis* во многих районах ареала, особую актуальность приобретает сохранение его популяционной структуры и восстановительного потенциала. Между тем, ценоэкологические связи можжевельника обыкновенного и древостоя-эдификатора сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), определяющие его выживание, рост, продуктивность и стабильность, изучены крайне слабо.

Цель настоящего сообщения — сравнительный анализ результатов изучения структуры и роста ценопопуляций *Juniperus communis* с хорологическими изменениями структуры и конкуренции древостоев *Pinus sylvestris* и относительной ФАР в сосновых лесах подзоны предлесостепи Западной Сибири (Припышминские боры).

Исследования проведены в приспевающих 110–120-летних сосняках-зеленомошниках (бруснично-черничном и черничнике) и сосняке злаково-мелкотравном, в которых проективное покрытие можжевельника обыкновенного сравнительно высокое. Для выявления ценотических связей пробные площади были заложены в сообществах с наиболее высокими диапазонами изменчивости полноты древостоя (0.5–0.9) и проективного покрытия можжевельника.

В процессе изучения использована несколько упрощенная методика предложенного нами ранее микроэкосистемного анализа структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах (Санникова, 1992, 2003; Санникова, Петрова, 2009). С этой целью на каждой пробной площади под пологом древостоя в пределах одного биогеоценоза размещали по 100 круговых учетных площадок с радиусом 7–10 м, на которых измеряли диаметры (на высоте 1.3 м) стволов всех деревьев, их расстояния от центров площадки (м) и проективное покрытие можжевельника. В центрах круговых площадок на микроплощадках размером 1×1 м определяли проективное покрытие, текущий прирост за 3 последних года главного лидирующего по высоте побега можжевельника (см), а также измеряли относительную фотосинтетически активную радиацию (ФАР, %) в 14 часов дня в пасмурную погоду люксметром «Ю-16». Индекс корневой конкуренции древостоя вычисляли как сумму отношений площадей поперечного сечения стволов (S) всех деревьев (n) на круговой площадке к расстояниям до них — D (т. н. «индекс конкуренции Штерна» — Σ S/D; Stern, 1966). Корреляционно-регрессионный анализ статистических связей параметров можжевельника и древостоя выполнен с помощью программ STATISTICA и MS Exel.

Одним из основных морфоценотических параметров растений нижнего яруса лесных фитоценозов является проективное покрытие, отражающее степень вегетативного развития и долю участия того или иного вида в сложении сообщества (Василевич, 1983; Андреева и др., 2002). Под пологом древостоя проективное покрытие растений из яруса подлеска зависит от комплекса лимитирующих факторов, прежде всего корневой и «световой» конкуренции окружающих деревьев, учтенных на круговой площадке.

Корреляционно-регрессионный анализ показал, что наиболее тесная отрицательная связь (r = –0.54; p<0.01) проективного покрытия можжевельника с индексом корневой конкуренции древостоя-эдификатора

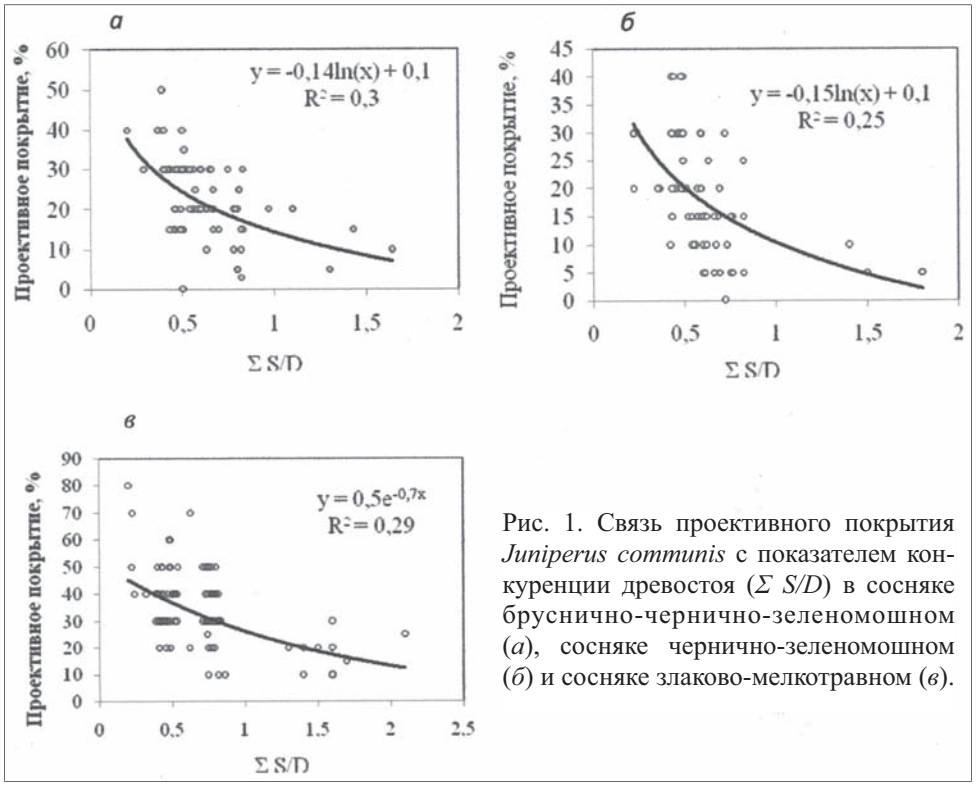


Рис. 1. Связь проективного покрытия *Juniperus communis* с показателем конкуренции древостоя (*Σ S/D*) в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (*а*), сосняке чернично-зеленомошном (*б*) и сосняке злаково-мелкотравном (*в*).

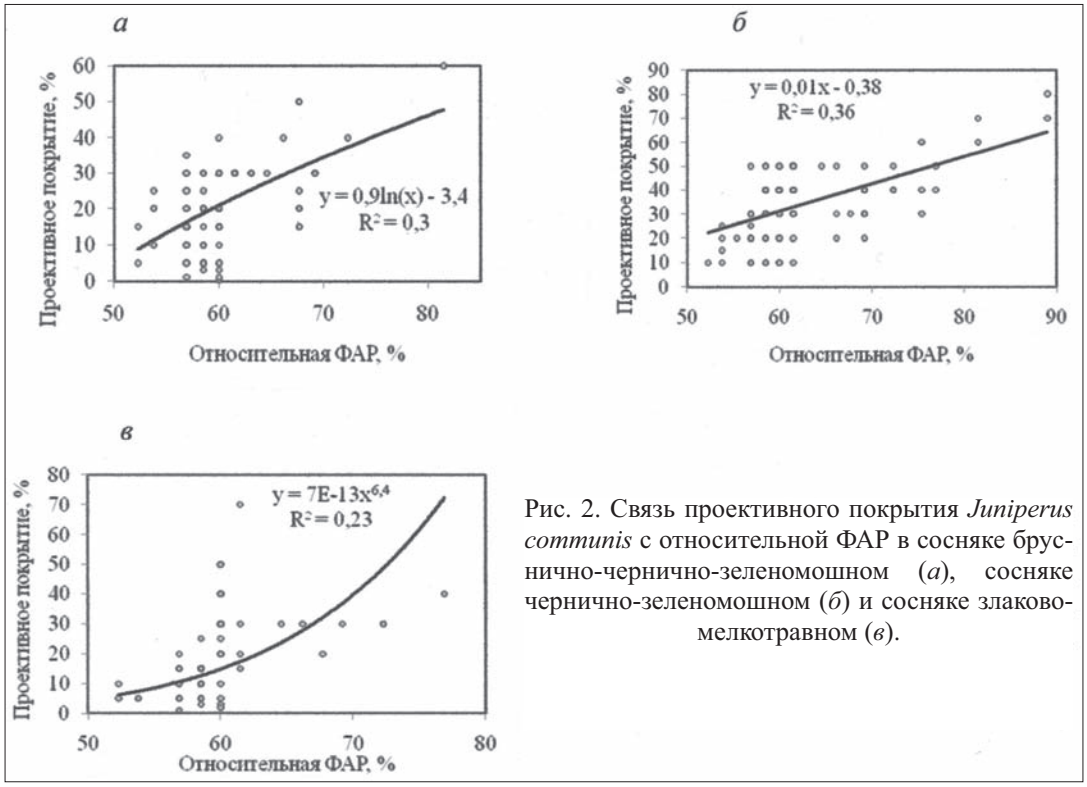


Рис. 2. Связь проективного покрытия *Juniperus communis* с относительной ФАР в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (*а*), сосняке чернично-зеленомошном (*б*) и сосняке злаково-мелкотравном (*в*).

наблюдается в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (рис. 1, *а*). Связь аппроксимируется логарифмическим уравнением: $y = -0.14ln(x) + 0.1$, где y — проективное покрытие можжевельника (%), x — индекс корневой конкуренции древостоя. Несколько меньшие связи проективного покрытия можжевельника с индексом корневой конкуренции древостоя выявлены в сосняках чернично-зеленомошном ($r = -0.53$; $p<0.05$) и злаково-мелкотравном ($r = -0.5$; $p<0.05$) (рис. 1, *б, в*).

В целом уровень тесноты выявленных структурно-функциональных связей свидетельствует об их достаточной достоверности. Вероятно, она может быть выше, если взамен проективного покрытия можжевельника применить более точно определяемый параметр его фитомассы, а вместо индекса конкуренции Штерна ввести экофизиологически обоснованный индекс корневой конкуренции, учитывающий не только размеры, но и текущий прирост фитомассы стволов конкурирующих деревьев (Петрова и др., 2010).

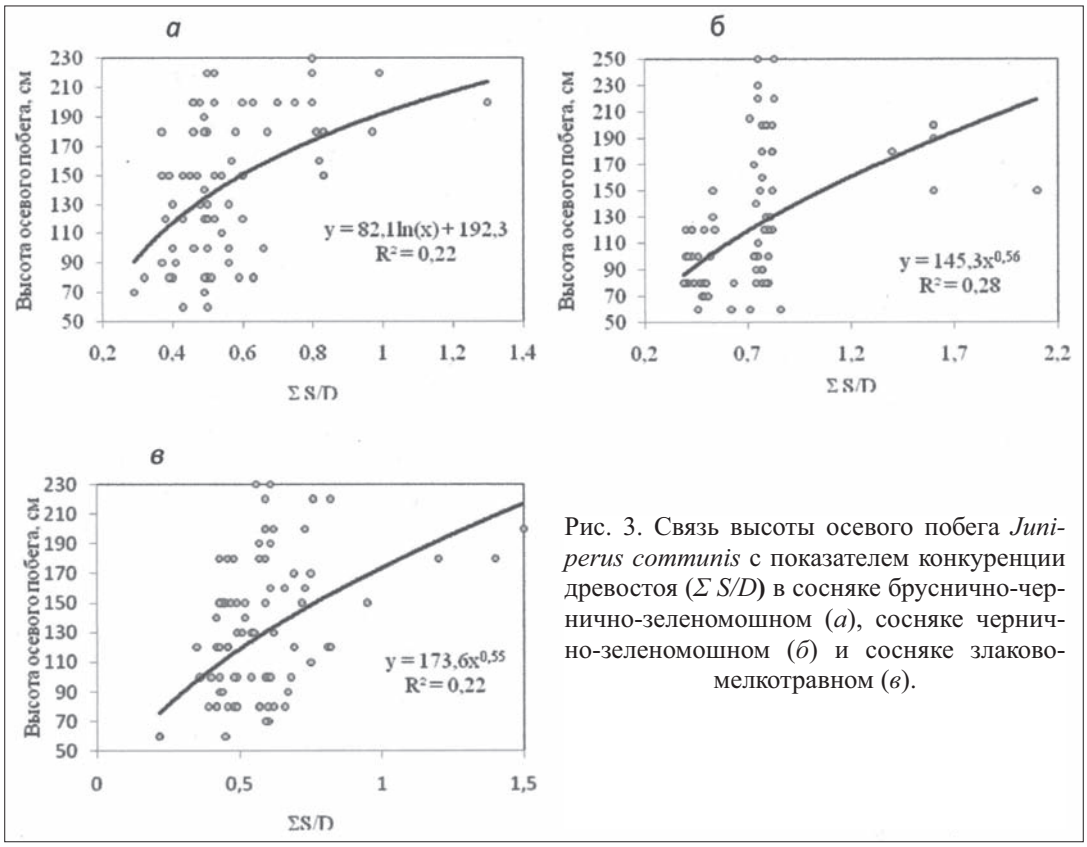


Рис. 3. Связь высоты осевого побега *Juniperus communis* с показателем конкуренции древостоя (*Σ S/D*) в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (*а*), сосняке чернично-зеленомошном (*б*) и сосняке злаково-мелкотравном (*в*).

Другим фактором, в значительной мере определяющим интенсивность роста, продуктивность и семеношение можжевельника под пологом древостоев сосны, выступает интенсивность проникающей к нему фотосинтетически активной радиации (ФАР). В зависимости от полноты и сомкнутости полога крон древостоев в изучавшихся типах леса (с полнотой древостоя 0.5–0.7) относительная ФАР в большинстве случаев (свыше 90 %) колеблется в пределах 50–70 % (рис. 2, *а*).

Линейная положительная связь проективного покрытия можжевельника с относительной ФАР оказалась более тесной и достоверной (r = 0.6; p<0.01) в сосняке чернично-зеленомошном (см. рис. 2) по сравнению с логарифмической связью в сосняке бруснично-черничном (r = 0.55; p<0.05). При этом степенная связь в сосняке злаково-мелкотравном оказалась слабее (r = 0.48; p<0.05), что обусловлено здесь более низким диапазоном вариабельности ФАР.

По тесноте связей высоты главного осевого побега можжевельника с показателем конкуренции древостоя не выявлено значительных различий между изучавшимися типами леса (рис. 3).

Достаточно тесная отрицательная связь (r = –0.51; p<0.05) все же наблюдается в сосняке чернично-зеленомошном. Она аппроксимируется степенным уравнением $y = 145.3x^{-0.56}$, где y — длина главного побега можжевельника на учетной площадке; $x = \Sigma S/D$. В сосняках бруснично-чернично-зеленомошном и злаково-мелкотравном теснота связей высоты побегов можжевельника с индексом корневой конкуренции древостоя достоверно ниже (r = –0.43 в обоих случаях). Различие состоит лишь в форме уравнений регрессии — логарифмической в первом типе леса ($y = 82.1ln(x)+192.3$) и степенной во втором ($y = 173.6\ x^{-0.55}$). Полученные связи могут быть существенно уточнены, если для описания ростовых реакций можжевельника вместо длины побегов ввести параметр длины текущего годичного прироста его терминальных побегов (так как в базальной части побеги плагиотропные и измеряются с недостаточной точностью).

Список литературы

Андреева Е. Н., Баккал И. Ю., Горшков В. В., Лянгузова И. В., Мазная Е. А., Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю., Ставрова Н. И., Ярмишко В. Т., Ярмишко М. А. . 2002. Методы изучения лесных сообществ. СПб. 240 с. — *Ареалы* деревьев и кустарников СССР. 1977. Л. Т. 1. 163 с. — *Василевич В.* И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л. 248 с. — *Коропачинский И. Ю.* 1983. Древесные растения Сибири. Новосибирск. 384 с. — *Петрова И. В., Мищихина Ю. Д., Санникова Н. С., Дюбанова Н. В.* 2010. Структурно-функциональные связи *Calluna vulgaris* Hull. и древостоя-эдификатора *Pinus sylvestris* L. // Генетика, экология и география дендроценопопуляций и ценоэкосистем. С. 93–98. — *Санников С. Н., Санникова Н. С.* 1985. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. 149 с. — *Санникова Н. С.* 1992. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. 65 с. — *Санникова Н. С.* 2003. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология. № 3. С. 90–95. — *Санникова Н.* С., *Петрова И. В.* 2009. Микроэкосистемный подход в лесной популяционной экологии и биогеоценологии // Генетическая типология, динамика и география лесов России. С. 76–80. — *Stern K.* 1966.Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbaständen // Silv. Gen. Bd. 15. H. 1. S. 6–11.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЛЕСА НА ЗАЛЕЖИ МОРЕННО-ЗАНДРОВОЙ МЕСТНОСТИ (НА ПРИМЕРЕ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ)

О. И. Евстигнеев, П. В. Воеводин

Заповедник «Брянский лес»
242180, Брянская обл., Суземский р-н, ст. Нерусса. E-mail: quercus_eo@mail.ru

Ключевые слова: *лесные экосистемы, сукцессия, залежь, зоохория.*

Залежь — не распахиваемый, не обрабатываемый несколько лет подряд участок пашни. Эти сообщества — характерный элемент антропогенных ландшафтов в период экономического кризиса. В связи с этим одна из задач геоботаники — выяснение механизмов формирования сообществ на заброшенных пашнях.

Исследования проводили в Неруссо-Деснянском Полесье. Этот район находится в бассейне среднего течения р. Десны в юго-восточной части Брянской области. В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность…, 1980). В Неруссо-Деснянском Полесье пашни значительного размера (от 50 до 100 га) характерны для моренно-зандровых местностей. Это связано с тем, что суглинистый экотоп моренно-зандровой местности отличается бóльшим богатством, чем песчаные и супесчаные экотопы других местностей. В настоящее время пашни не распахиваются и зарастают. Сначала формируются луга, а затем — леса. Восстановление лесной растительности рассмотрим на примере участков залежи, которые расположены на расстоянии 200 м и более от неморального леса. В формировании лесной растительности выделяются 4 стадии: суходольный луг, участок луга под одиночными деревьями, небольшой колок и большой колок (лес). На каждой стадии закладывали геоботанические площадки по 100 м^2 в 10-кратной повторности. Их описывали по методике Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). При анализе структуры сообществ использовали классификацию эколого-ценотических групп растений, разработанную для Европейской России (Восточноевропейские…, 2004).

Суходольный луг. Пашня заброшена 10 лет назад. За это время на залежи сформировался суходольный луг. В его флористическом составе господствуют сухолуговые растения, остальные эколого-ценотические группы представлены небольшим числом видов. Наибольшее участие характерно для стержнекорневых трав *Artemisia campestris* и *Oenothera biennis*, а также для длиннокорневищного злака *Elytrigia repens*. В группе неморальных и боровых трав встречены только 2 вида, семена которых разносятся ветром на далекие расстояния: *Epipactis helleborine* и *Solidago virgaurea.* Молодые луга по залежи отличаются минимальной видовой насыщенностью: всего 22 вида сосудистых растений на 100 м^2 (табл.).

Формирование колков, а затем леса, начинается с инвазии деревьев на луга. Чаще на лугах появляется подрост дуба черешчатого, яблони лесной и груши обыкновенной. Сойки и кедровки делают «кладовые» из желудей обычно в заброшенных муравейниках, кротовинах и других неровностях почвенного покрова. Хищные млекопитающие и копытные, в т.ч. домашние животные, питаясь плодами яблони и груши, заносят эти виды с опушек леса, «разбрасывая» их семена на лугу вместе с пометом. На 1 га луга насчитывается до 80 особей подроста дуба, до 10 особей яблони и груши. Подрост дуба, яблони и груши — инициали лесной растительности на лугах.

Участки луга под одиночными деревьями дуба. Формирование лесной растительности рассмотрим на примере развития дубовых колков. К 20 годам дуб становится молодым генеративным, а к 40 — средневозрастным генеративным деревом. Площадь, занимаемая одиночным деревом — от 0.01 до 0.02 га. Эти деревья — удобные присады, места отдыха и укрытия для луговых и лесных птиц, которые заносят семена луговых и лесных растений. Под кронами дуба разнообразие луговых растений в два раза больше, чем на открытых участках луга (табл.). В травяном покрове доминирует *Calamagrostis epigeios*. Среди неморальных и опушечно-неморальных трав встречено 7 видов: *Campanula latifolia, C. trachelium, Convallaria majalis, Digitalis grandiflora, Epipactis helleborine, Polygonatum multiflorum* и *Scrophularia nodosa.* В группе бореальных и боровых трав отмечено 5 видов: *Dryopteris carthusiana, Maianthemum bifolium, Orthilia secunda, Pteridium aquilinum* и *Solidago virgaurea*. Семена одних видов занеслись ветром (*Dryopteris carthusiana, Epipactis helleborine, Orthilia secunda, Pteridium aquilinum, Solidago virgaurea),* других — птицами (виды родов *Campanula, Convallaria, Digitalis, Polygonatum, Scrophularia*).

Под кроной дерева формируется подрост дуба (более 380 особей на 1 га). Одна часть подроста сформирована из желудей, опавших с дерева, а другая — из желудей, занесенных сойками и кедровками. В группе синзоохорных растений появляются клен остролистный, ясень обыкновенный и лещина обыкновенная, а из эндозоохорных — бересклет европейский, калина обыкновенная, крушина ломкая, рябина обыкновенная и черемуха обыкновенная. Их популяционные локусы характеризуются инвазионной онтогенетической структурой. Бересклет, калину, крушину и черемуху заносят дрозды, славки, сойки, зарянки, вороны, дятлы; лещину — сойки, кедровки, поползни, дятлы; клен и ясень — сойки, кедровки, синицы, поползни, дятлы. Под генеративными дубами или рядом с ними в незначительном числе появляется подрост деревьев и кустарников, семена которых разносятся ветром: ива пепельная, березы бородавчатая и пушистая, осина. Их популяционные локусы инвазионного типа. Анемохорные семена прорастают обычно на пороях кабанов, которых привлекают желуди плодоносящих дубов.

Таблица

Характеристика разнообразия видов сосудистых растений на разных стадиях формирования лесной растительности на залежи. Число описаний в каждом сообществе — 10 шт. по 100 м^2

Показатели разнообразия	Стадии формирования леса на залежи				
	Суходольный луг	Участок луга под одиночным g_1 деревом дуба	Участок луга под одиночным g_2 деревом дуба	Небольшой колок на залежи	Большой колок (лес) на залежи
Среднее число видов	22.0	32.6	33.1	48.3	35.8
Диапазон числа видов	16–26	20–43	27–39	27–77	20–65
Число видов на 10 площадках	58	120	108	156	118
Число видов (и доля в %) разных эколого-ценотических групп на 10 площадках					
Сухолуговая	39 (67.2)	73 (60.8)	52 (48.1)	57 (36.5)	31 (26.3)
Влажно-луговая	6 (10.3)	21 (17.5)	19 (17.6)	30 (19.2)	27 (22.9)
Аллювиальная луговая	2 (3.5)	2 (1.7)	1 (0.9)	2 (1.3)	1 (0.9)
Неморальная лесная	4 (6.9)	12 (10.0)	15 (13.9)	33 (21.2)	28 (23.7)
Неморальная опушечная	1 (1.7)	3 (2.5)	2 (1.9)	2 (1.3)	2 (1.7)
Бореальная лесная	–	2 (1.7)	7 (6.5)	13 (8.3)	14 (11.9)
Боровая (бореальная опушечная)	3 (5.2)	5 (4.2)	6 (5.5)	8 (5.1)	9 (7.6)
Черноольховая лесная	–	1 (0.8)	1 (0.9)	5 (3.2)	3 (2.5)
Черноольховая опушечная	–	–	2 (1.9)	2 (1.3)	–
Травяно-болотная	2 (3.5)	1 (0.8)	3 (2.8)	4 (2.6)	3 (2.5)
Адвентивная	1 (1.7)	–	–	–	–

Примечание. g_1 — молодое генеративное дерево, g_2 — средневозрастное генеративное дерево.

Небольшой колок. Колок — участок леса среди луга. К 40 годам формируется колок площадью от 0.1 до 0.4 га. В центре он состоит из одного средневозрастного генеративного дерева, а по периферии —

из нескольких виргинильных и молодых генеративных дубов. По особенностям популяционных локусов в колках виды древесных растений делятся на две группы. К первой относятся лещина и бересклет бородавчатый. Их локусы отличаются полночленной онтогенетической структурой. Популяционные локусы остальных видов характеризуются инвазионной онтогенетической структурой, в которой только некоторые особи достигли генеративного состояния. Молодые особи формируется из семян, занесенных животными, а также из семян, опавших с плодоносящих растений. В результате численность крушины в 2 раза больше, чем под одиночными деревьями, дуба, калины и яблони — в 3 раза, бересклета европейского, груши и калины — в 6 раз, а клена остролистного — в 20 раз. Среди деревьев появляется подрост липы сердцелистной. Ее семена занеслись синицами, поползнями, кедровками и сойками. По краю большинства колков выражена «мантия» из видов деревьев, семена которых разносятся ветром. «Мантия» активнее разрастается с северной стороны колков, которая меньше иссушается прямыми солнечными лучами. Молодые особи осин, ив и берез предпочитают приживаться по нарушениям, которые создают кабаны. Колки являются не только «поставщиками» желудей для кабанов, но и местми их укрытия и отдыха.

Число луговых видов в колках примерно равно их числу под одиночными деревьями (табл.). Расширяется видовой состав других эколого-ценотических групп. В колках найдено 48 видов неморальной и бореальной групп, тогда как под одиночными деревьями — только 24 вида. Древесные растения колков как веточный корм привлекают копытных — основных распространителей сухоплодных и споровых трав неморальной и бореальной групп. Здесь появляются *Aegopodium podagraria, Equisetum sylvaticum, Festuca gigantea, Galium odoratum, Glechoma hederacea, Luzula pilosa, Melica nutans, Pyrola rotundifolia, Stellaria holostea* и др. Из сочноплодных растений отмечены *Polygonatum multiflorum, Rubus idaeus, R. saxatilis, Vaccinium myrtillus* и др. Их семена активно разносят птицы.

Плодоносящие деревья, кустарники и травы привлекают мелких мышевидных грызунов: желтогорлую мышь, рыжую полевку и др. Размеры колка становятся сопоставимы с площадью индивидуальных участков этих животных. Зверьки, запасая семена под кронами дубов и за их пределами, создают условия для расширения колка.

Большой колок (лес). К 120 годам колок превращается в лес с площадью 1–2 га. В центре такого леса можно найти несколько средневозрастных генеративных особей светолюбивого дуба, с которых началось формирование леса на залежи. Жизнеспособное молодое поколение дуба появляется только на опушке этого леса. Площадь сообщества позволяет сформировать устойчивый оборот поколений в популяциях теневыносливых видов деревьев: например, клена остролистного и липы. Известно, что их дефинитивные популяции формируются на площади от 1 до 2 га (Чистякова, 1994). Площадь большого колка сопоставима с индивидуальными участками относительно небольших птиц: поползня, пухляка, черноголовой гаички, московки, большой синицы и др. С этой стадии они постоянные жители сообщества. Известно, что поползень и синицы активно запасают сухие плоды древесных растений (Нечаев, 2001). Таким образом, популяции многих видов древесных растений получают постоянных разносчиков их семян. Это обеспечивает более эффективное распространение диаспор в сообществе.

С расширением площади ценоза и с формированием яруса кустарников и подроста деревьев уменьшается световое довольствие трав. Число луговых видов сокращается на треть (табл.), их покрытие становится минимальным. Участие неморальных и бореальных видов трав, наоборот, возрастает. Здесь появляются *Asarum europaeum*, *Carex pilosa, Lathyrus niger*, *Mercurialis perennis* и *Paris quadrifolia*. Таким образом, это сообщество постепенно превратится в неморальный лес с небольшим присутствием наиболее теневыносливых видов бореальной группы.

Со временем отдельные колки сливаются, и на всей залежи сформируется лесной массив. Важный фактор превращения луга в лес — трофическая деятельность животных, которая определяет массовое перемещение семян. Развитие лесной растительности начинается с одиночного дерева — чаще дуба, желуди которого заносят сойки и кедровки. Появление одиночных дубов и колков на лугу значительно активизирует формирование лесной растительности, поскольку деревья и колки — это укрытия и места отдыха для птиц и млекопитающих, которые распространяют семена лесных растений. Длительность восстановления лесов зависит от дальности расположения источника семян неморальных видов: если вблизи залежи отсутствуют леса неморального состава, то восстановление может затянуться на неопределенно долгое время.

Список литературы

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. М. Кн. 1, 2. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 223 с. — *Нечаев В. А.* 2001. Птицы — потребители и распространители плодов и семян древесных растений в Приморском крае // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 106. Вып. 2. С. 14–21. — *Растительность* европейской части СССР. 1980. Л. 431 с. — *Чистякова А. А.* 1994. Структурно-динамические аспекты устойчивости популяций лиственных деревьев // Журн. общ. биол. Т. 55. № 4–5. С. 564–572.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОЙМЕННЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕЙ ОКИ (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) В 1940–1960 ГГ. — 1997–2005 ГГ. ПРИ РАЗЛИЧНОМ АНТРОПОГЕННОМ ПРЕССЕ

В. Н. Егорова

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

Ключевые слова: *пойменные экосистемы, биоразнообразие, структура, сукцессии.*

С 1965 г. проводятся системные исследования флоры и растительности поймы р. Оки в пределах Дединовского расширения (Московская область). Они включают: онтогенетически-популяционные исследования 11 видов злаков, основных ценозообразователей пойменных лугов, структуру консорций, размножение видов, динамику биоразнообразия и структуры сообществ, испытывающих антропогенный пресс разной напряженности, динамику таксономической и биоморфологической структуры флоры пойменного ландшафта и парциальных флор в ходе естественных и антропогенных сукцессий. При проведении исследований использовали методики, описанные в литературе и разработанные нами (Егорова, 1998, 2004; и др.)

Для выяснения влияния антропогенных факторов на пойменную растительность сбор материала проводили: а) в растительных сообществах, которые использовали в течение XX в. как сенокосы (двукратное скашивание) и пастбища без внесения минеральных удобрений или при нерегулярном их внесении небольшими дозами (N30–40 PK30), — их мы называем «ненарушенными» и «слабонарушенными»; б) в растительных сообществах, которые испытывают интенсивную антропогенную нагрузку во второй половине XX в. 1) в стационарных условиях было изучено внесение различных доз минеральных удобрений (N60–320 (PK) 30–180), 2) сенокосное (2-кратное скашивание) использование, 3) пастбищное (4–5-кратное стравливание при загонной системе пастьбы и в условиях бессистемной пастьбы) использование.

В ненарушенном состоянии режимы поемности и аллювиальности, характерные для целостного пойменного ландшафта, обеспечивали специфичность и контрастность формирования почв, гидрологических режимов, экотопических условий в каждой части поймы. В этой связи парциальные флоры были рассмотрены как структурные, внутриландшафтные (экотопические) элементы пойменного ландшафта (Юрцев, 1987 и др.; Хитун и др., 2007; и др.). Флористические списки пойменной экосистемы и парциальных флор в 1940–1960 гг. составлены по литературным и нашим данным, в 1997–2005 гг. — по нашим данным. В списки включены виды сохранившихся естественных сообществ.

В исходном состоянии (1940–1960 гг.) слабонарушенная и ненарушенная растительность пойменной экосистемы р. Оки характеризовалась богатым флористическим составом (от 40–50 до 65–70 видов/100 м²), полидоминантностью, сменнодоминантностью. В пределах пойменной экосистемы растительность была представлена бобово-разнотравно-злаковыми или разнотравно-бобово-злаковыми сообществами. Флора пойменной экосистемы включала 231 вид из 38 семейств и 122 родов. Число видов ведущих семейств (*Caryophyllaceae, Compositae, Cyperaceae, Fabaceae, Gramineae, Ranunculaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Scrophulariaceae, Umbelliferae*) колебалось от 8 до 31, в остальных — от 1 до 5. Виды флоры характеризовались 23 жизненными формами (ЖФ). Ведущее положение занимали виды ЖФ: стержнекорневая (42), длиннокорневищная (33), кистекорневая (16), однолетники-двулетники (14), корнеотпрысковая (13), рыхлокустовая (12), стержнекорневая-корнеотпрысковая (10), остальных ЖФ — 1–7 (Егорова, 2004, 2007).

В пределах пойменной экосистемы в рядах растительных сообществ в состав доминантов входили виды из 10 (26.3 % от общего числа) семейств. Наибольшее число доминантов было из двух семейств: *Gramineae* (10 видов) и *Fabaceae* (4 вида). В остальных семействах число их колебалось от 1 до 3. Доминанты характеризовались 13 (56.5 % от общего числа) ЖФ. Среди них наибольшим числом видов были представлены ЖФ: длиннокорневищные (4 вида), рыхлокустовые (4 вида), стержнекорневые (3 вида), кистекорневые (2 вида). Число доминатов остальных ЖФ колебалось от 1 до 2. В состав содоминантов входили виды из 16 (42.1 % от общего числа) семейств, наибольшее их число было из семейств: *Gramineae* (11видов), *Fabaceae* (5 видов), *Compositae* (4 вида), *Labiatae* (3 вида), из остальных семейств — 1–2 вида. Все содоминанты характеризовались 11 (47.8 % от общего числа) ЖФ. Наибольшим числом видов были представлены: длиннокорневищные (11), рыхлокустовые (8), стержнекорневые (9). Число содоминантов остальных ЖФ колебалось от 1 до 2 (табл.).

В исходном состоянии флора и растительность в каждой части поймы характеризовались индивидуальным видовым составом. Таксономическая, биоморфологическая структура, видовой состав доминантов и содоминатов и их динамика также имели специфические черты (Егорова, 2004, 2005, 2007 и др.; рис., табл.). Парциальная флора прирусловой части поймы включала 106 видов из 22 семейств и 64 родов. В ее состав входили 34 вида (32.1 %), не присутствующие в других парциальных флорах, и такое же количество видов, общих для всех парциальных флор. Остальные виды встречались либо в двух, либо в трех парциальных флорах. Из 22 семейств в состав ведущих входили: *Compositae* (16 видов), *Fabaceae*

(12 видов), *Gramineae* (10 видов), *Umbelliferae* (7 видов). Виды парциальной флоры характеризовались 19 ЖФ. Преимущественное положение в структуре флоры занимали растения ЖФ: стержнекорневые (27 видов), длиннокорневищные (12 видов), однолетники-двулетники (11 видов). Число видов кистекорневых, рыхлокустовых, корнеотпрысковых, стержнекорневых-корнеотпрысковых ЖФ колебалось от 6 до 10 видов. Остальные ЖФ были представлены 1–5 видами. Число видов ЖФ, занимающих ведущее положение в структуре флоры, составляло 78.5 %.

Таблица

Видовой состав доминантов и содоминантов растительных сообществ в различных частях поймы и при различных режимах использования

Часть поймы	Доминанты	Содоминанты
А. Ненарушенные и слабонарушенные пойменные растительные сообщества, 1940–1960 гг.		
Прирусловая	*Achillea millefolium* L., *Bromus inermis* Leys., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Festuca pratensis* Huds., *Galium verum* L., *Glechoma hederacea* L., *Medicago falcata* L., *Poa pratensis* L.	*Agrostis gigantea* Roth., *Centaurea jacea* L., *Dactylis glomerata* L., *Festuca rubra* L., *Geranium pratense* L., *Phleum pratense* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Thalictrum minus* L., *Trifolium montanum* L., *T. pratense* L., *Vicia cracca* L.
Переходная от прирусловой к центральной	*Agrostis gigantea*, *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata*, *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Festuca pratensis*, *Geranium pratense*, *Lathyrus pratensis* L., *Poa pratensis*, *Trifolium pratense*	*Achillea millefolium*, *Campanula glomerata*, *Galium rubioides* L., *G. verum*, *Festuca rubra*, *Medicago falcata*, *Phleum pratense*, *Vicia cracca*
Центральная (верхнего, среднего и нижнего уровней)	*Agrostis gigantea*, *Asperula aparine* Bieb., *Bromus inermis*, *Calystegia sepium* R. Br., *Clechoma hederacea*, *Digraphis arundinacea* Trin., *Elytrigia repens*, *Festuca rubra*, *Lysimachia nummularia* L., *Poa palustris* L., *P. pratensis, Rhinanthus maior* Ehrh., *Taraxacum officinale* Wigg.	*Alopecurus pratensis* L., *Artemisia vulgaris* L., *Carum carvi* L., *Cirsium arvense*, *Festuca pratensis*, *Galium rubioides*, *Geranium pratense*, *Lythrum salicaria* L., *Mentha austriaca* Jacq., *Phleum pratense*, *Poa palustris*, *Potentilla anserina* L., *Trifolium repens* L., *T. hybridum* L., *Rorippa × anceps* (Wahlenb.) Reihenb., *Rumex confertus* Willd., *Vicia cracca*
Притеррасная	*Caltha palustris* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Digraphis arundinacea* Trin., *Poa palustris*, *Trifolium repens*	*Alopecurus geniculatus* L., *Beckmannia eruciformis* (L.) Host., *Bidens tripartita* L., *Prunella vulgaris* L., *Clechoma hederacea*, *Elytrigia repens*, *Galium palustre* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Odontites serotina* (Lam.) Reichenb., *Potentilla anserina*, *Trifolium hybridum*
Б. Сенокосное использование, длительное (25–30 лет) внесение высоких доз минеральных удобрений (N120–240 (РК) 60–90)		
Прирусловая	Отсутствуют естественные сообщества сенокосного использования	
Переходная от прирусловой к центральной	*Bromus inermis*, *Elytrigia repens*	*Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*
Центральная	*Alopecurus pratensis*, *Bromus inermis*, *Elytrigia repens*	*Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Deschampsia caespitosa*, *Phleum pratense*, *Poa palustris*, *P. pratensis*
Притеррасная	*Alopecurus pratensis*, *Bromus inermis*, *Elytrigia repens*	*Alopecurus pratensis*, *Digraphis arundinacea*, *Elytrigia repens*, *Phleum pratense*
В. Пастбищное использование, многолетнее (20–25 лет) внесение высоких доз минеральных удобрений (N120–300 (РК) 90–120)		
Прирусловая	*Bromus inermis*, *Elytrigia repens*	*Festuca pratensis*, *Poa pratensis*
Переходная	*Bromus inermis*, *Elytrigia repens*, *Poa pratensis*	*Elytrigia repens*, *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Poa pratensis*
Центральная	*Bromus inermis*, *Elytrigia repens*, *Poa pratensis*	*Festuca pratensis*, *Trifolium repens*
Притеррасная	*Bromus inermis*, *Elytrigia repens*, *Poa pratensis*	*Festuca pratensis*, *Trifolium repens*

Парциальная флора переходной от прирусловой к центральной части поймы включала 80 видов из 23 семейств и 62 родов. В составе флоры было 6 видов, которые встречались только в этой части поймы, 34 вида были общими для всех частей поймы. Остальные виды встречались в разном сочетании в других частях поймы. В таксономической структуре ведущее положение занимали семейства: *Compositae* (10 видов), *Fabaceae* (8 видов), *Gramineae* (12 видов), *Ranunculaceae* (7 видов), *Umbelliferae* (7 видов). Виды характеризовались 16 ЖФ. Ведущее положение занимали виды ЖФ: стержнекорневой (21 вид — 25.3 %), кистекорневой (13 видов — 15.7 %), рыхлокустовой (6 видов — 7.2 %), длиннокорневищной (14 видов — 16.9 %). Число видов остальных ЖФ колебалось от 1 до 5.

В парциальной флоре центральной части поймы в исходном состоянии был зафиксирован 91 вид из 23 семейств 57 родов. Три вида не встречались в других парциальных флорах. Большая часть видов (50) в разном сочетании встречались в двух или трех парциальных флорах. Ведущее положение занимали виды тех же ЖФ, что и в парциальной флоре переходной части поймы.

Парциальная флора притеррасной части поймы в исходном состоянии характеризовалась наибольшим флористическим богатством. Во флоре было зафиксировано 165 видов из 31 семейства и 79 родов. Среди них было 80 (49.7 %) видов, которые не встречались в других парциальных флорах, и 34 (21.1 %)

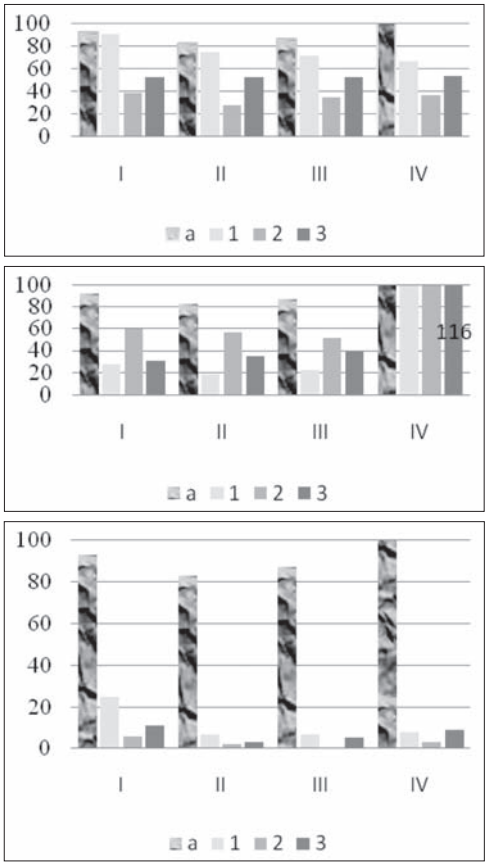


Рис. Динамика числа видов парциальных флор поймы реки Оки в 1940–1960 — 1997–2005 гг.

А — сохранилось видов, Б — выпало видов, В — внедрилось видов.

Число видов: а — в исходном состоянии в 1940–1960 гг., 1 — при всех способах использования растительности, 2 — при длительном внесении высоких доз минеральных удобрений и пастбищном использовании растительности, 3 — при внесении высоких доз минеральных удобрений и сенокосном использовании растительности.

По вертикальной оси — число видов; по горизонтальной оси — парциальные флоры: I — прирусловой части поймы, II — переходной от прирусловой к центральной части поймы, III — центральной части поймы, IV — притеррасной части поймы (сухое и влажное притеррасье).

вида, общих для всех парциальных флор. Среди семейств ведущее положение занимали: *Compositae* (7 видов), *Fabaceae* (7 видов), *Gramineae* (21 вид), *Ranunculaceae* (7 видов). Все виды характеризовались 20 ЖФ. Ведущее положение в биоморфологической структуре парциальной флоры занимали виды ЖФ: стержнекорневые — 32 (19.9 %) вида, кистекорневые — 27 (16.7 %) видов, рыхлокустовые — 15 (9.3 %) видов, длиннокорневищные — 31 (19.3 %) вид, однолетники-двулетники — 17 (10.6 %) видов, виды всех ведущих ЖФ составляли 65.8 % (106 видов). Число видов остальных ЖФ было в пределах 1–5 (Егорова, 2004, 2007).

Виды флоры пойменной экосистемы, парциальных флор, доминантов и содоминантов, ЖФ и семейств, в том числе занимающих ведущее положение в биоморфологической и таксономической структуре растительных сообществ, характеризуются всеми способами размножения (семенным, смешанным (семенным и вегетативным) и преимущественно вегетативным) и различной структурой особей видов. Многолетние наблюдения показали, что при слабом антропогенном прессе от года к году происходит флуктуационная смена видов флор, доминантов и содоминантов. В редких случаях в отдельные годы некоторые виды из группы доминантов и содоминантов входили в группу сопутствующих видов, а затем снова занимали доминирующее или содоминирующее положение. Флуктуационная динамика структуры флор и растительности была обусловлена тем, что при преобладающем влиянии природных факторов на сообщества ни один вид, не зависимо от ЖФ, способа размножения, онтогенетического развития и других присущих им биоморфологических свойств, не достигал преимущественного доминирования и, в связи с этим, максимального конкурентного воздействия на совместно произрастающие виды. В полидоминантных сообществах в среднем в различных частях поймы биомасса отдельных доминантов и содоминантов колебалась от 4.4 % до 13.8 % от общей биомассы на единицу площади. Общая биомасса всех доминантов и содоминантов в ряду сообществ не превышала 49.3 % от общей биомассы растительности на единицу площади. Доля сопутствующих видов колебалась от 0.1 % до 3.1 %. Полидоминантные, флористически богатые пойменные сообщества характеризовались фитоценотической обстановкой, в условиях которой стабильно функционировали виды разных ЖФ с разными способами размножения, реализуя на том или ином уровне присущие им биоморфологические свойства. Функционирование видов в этих сообществах осуществлялось при разной жизненности и численности особей видов и ценопопуляций (ЦП) (Егорова, 1998, 2004, 2005, 2007 и др.).

В растительных сообществах при длительном внесении высоких доз минеральных удобрений, пастбищном и сенокосном использовании растительности к 1997–2005 гг. число видов в пределах пойменной экосистемы существенно сократилось и, соответственно, во всех частях поймы. Во всех парциальных флорах сокращение видового состава было более интенсивным при пастбищном использовании, по сравнению с сенокосным использованием. На сенокосах зафиксировано большее число внедрившихся видов (рис.). Сукцессии растительных сообществ во всех частях поймы имели практически однонаправленный и необратимый характер. Хотя наблюдалась определенная специфика сукцессий в отдельных частях поймы и в наибольшей степени — в притеррасной части поймы (Егорова, 2004, 2005, 2007 и др.).

К 1997–2005 гг. в условиях интенсивного антропогенного пресса во всех частях поймы была зафиксирована существенная смена структуры растительных сообществ по всем основным параметрам (флористическому составу, доминантности, сменодоминантности, соотношению компонентов, общей биомассе и биомассе доминантов и содоминантов), по сравнению с исходным состоянием. Наметилась достаточно четкая унификация структуры растительных сообществ по профилю пойменного ландшафта. Во всех частях поймы флористически богатые полидоминантные пойменные ценозы сменились моно-дидоминантными флористически обедненными ценозами (табл., рис.). Среднее весовое обилие видов-доминантов находилось в

пределах 21.4–39.5 % от общего весового обилия на единицу площади. Общая биомасса доминантов и содоминантов колебалась от 74.9 % до 87.2 % от общей биомассы на единицу площади. Относительная доля сопутствующих видов колебалась от 0.05 до 1.97 % от общей биомассы на единицу площади. При такой структуре пойменных сообществ, испытывающих интенсивный антропогенный пресс, формировалась фитоценотическая обстановка, в которой многие виды не могли реализовать присущие им биоморфологические свойства независимо от ЖФ, способа размножения, структуры особей и либо выпали из ценозов, либо функционируют при критической численности и жизненности ЦП. Группу доминантов и содоминантов составили отдельные виды длиннокорневищной и рыхлокустовой ЖФ, размножающиеся либо преимущественно вегетативным, либо семенным путем (табл.). Функционирование в этих условиях отдельных видов длиннокорневищной ЖФ на уровне доминирования обусловлено их способностью формировать особи высокой жизненности, интенсивно размножаться вегетативным путем и, в связи с этим, становиться основными ценозообразователями сообществ и оказывать высокое конкурентное воздействие на другие виды. Для видов, размножающихся семенным путем, главными, помимо жизненного состояния, были такие биоморфологические свойства видов, как сроки осыпания и созревания семян в течение вегетационного периода. В результате реализации этих свойств данные виды формировали ЦП высокой жизненности и численности и занимали доминирующее или содоминирующее положение в фитоценозах при интенсивной антропогенной нагрузке. В то же время многие длиннокорневищные виды и виды других ЖФ, в том числе входящие в группу доминантов и содоминантов в ненарушенных и слабонарушенных сообществах, выпадали или сокращали численность ЦП до критического состояния (Егорова, 1998, 2004, 2005, 2007 и др.).

Список литературы

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. — *Хитун О. В., Зверев А. А., Ребристая О. В.* 2007. Изменения структуры широтных географических элементов локальных и парциальных флор Западносибирской Арктики // Бот. журн. Т. 92. № 12. С. 1857–1874. — *Юрцев Б. А.* 1987. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. 1987. СПб. С. 13–28.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ

И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина

Учебно-научный биологический центр МПГУ
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, к. 5. Биолого-химический факультет
Московского педагогического государственного университета. E-mail: geranium.08@mail.ru

Ключевые слова: *динамика, растительные сообщества, пойменные луга.*

Основой для анализа динамики луговых ценозов стали данные многолетнего мониторинга модельных участков Залидовских лугов, занимающих правый берег р. Угры напротив с. Дворцы в Калужской области. Залидовские луга — природный луговой массив, который никогда не перепахивался, за исключением небольшой площади в прирусловой части поймы. Луга эти стали объектом мониторинга в 1965 г., а затем вошли в состав образованного в 1997 г. Национального парка «Угра». В 2002 г. национальный парк стал биосферным резерватом ЮНЕСКО.

Цель работы — изучить динамику видового состава и структуры травостоя растительных сообществ пойменных лугов в экологическом ряду в условиях одинакового антропогенного воздействия в ходе многолетнего мониторинга.

Характеристика поймы и подробное описание методики сбора материала приведены ранее (Ермакова, Сугоркина, 2000, 2008 и др.). Подробно изучена динамика растительности модельных участков Залидовских лугов высокого и среднего уровня в центральной и прирусловой частях поймы (Ермакова, Сугоркина, 2002, 2010; Курченко и др., 2010).

Выбранные для анализа динамики растительных сообществ постоянные участки расположены на разных уровнях склона глубокого лога в центральной части поймы (сверху вниз: участки 14.3, 14.2; 14.1) и в начале лога (участки 13.3, 13.2, 13.3). Участок 13.1 расположен в пологой части лога и начале пологого подъема. К нему примыкает участок 13.2, расположенный ближе к центру лога, занимающий дно и самое начало низкого склона. Участок 13.3 расположен на дне лога, с ним граничит участок 13.1 и небольшая часть участка 13.2.

Данные мониторинга получены из ежегодных геоботанических описаний площадок в 100 м², расположенных в пределах модельных участков. При описании определяли общее проективное покрытие травостоя и покрытие отдельных горизонтов (%), высоту генеративных частей и основной массы травостоя (см), видовой состав, состав доминирующих и постоянных видов. Участие каждого вида оценивали по обилию (Уранов, 1964) и проективному покрытию (%).

В этом одном из самых глубоких логов вода была во все годы мониторинга, даже при небольших половодьях, в годы высоких половодий застаивалась. Тогда участки 13.1, 13.2, 13.3 и участок 14.1 оказывались под водой. При этом участки 13.2 и 13.3 заливаются водой при всех наводнениях, и вода стоит здесь дольше. Участок 14.2 был под водой реже и более короткое время. Участок 14.3 покрывался водой только в годы самых больших наводнений, и то на короткое время, а подтоплялся всякий раз, когда в логу была вода.

Лог был залит до вершины в 1985, 1986, 1988, 1992, 1994, 1999, 2000, 2001, 2004 гг., т. е. под водой был и участок 14.3, склон был залит и в 2005 г. Вода в логу была в 1984, 1989, 1990, 1998, 2003, 2005, 2006, 2008. Нами зафиксирована вода в логу в 1985 г. 24/VI на дне, в 1992 г. — до 7/V, в 1994 г. — до 10/VII, в 1998 г. — до 12/VI, в 2000 г. — до 24/V, в 2004 г. — до 7–8/V, и возможно, позже, в 2006 г. — 13/VI.

Участки 14.3, 14.2, 14.1 образуют экологический ряд по увлажнению, в котором диапазон показателей увлажнения (У), определенных по экологическим шкалам (Раменский и др., 1956), изменялся от 68.1 (участок 14.3) до 89.4 (участок 14.1), что соответствует сухолуговому — болотно-луговому увлажнению, а средние значения У изменялись в более узком диапазоне: влажнолуговое — сыролуговое увлажнение. В пределах экологического ряда от верхней части склона (участок 14.3) до нижней части лога перепад богатства почвы (БЗ) с учетом максимальной величины БЗ был 13.4–14.9, что соответствует довольно богатым и богатым почвам (табл. 1).

Таблица 1

Изменение состава и структуры травостоя участков на склоне лога в ходе мониторинга

Участки		14.1					14.2					14.3		
Периоды мониторинга		2а–4	2а	2б	3	4	2а–4	2а	2б	3	4	2б–4	2б	3–4
Число видов в списке за все годы		73	43	39	40	47	83	64	57	59	67	68	61	59
Число постоянных видов		2	4	8	3	19	3	5	6	19	29	15	18	28
Диапазон числа доминантов (100 м²)		1–6	1–4	2–3	2–6	2–5	1–7	1–7	2–5	2–5	3–5	4–6	4	4–6
Среднее число доминантов (100 м²)		3.3	2.4	2.6	4.0	4.5	3.7	4.2	3.0	3.8	3.8	4.5	4.0	5.0
Общее число доминантов		11	6	5	9	6	18	17	9	7	7	11	9	9
Число видов в описаниях		11–45	15–26	16–32	11–28	24–45	15–55	15–39	20–40	30–45	38–55	37–50	37–42	42–50
Среднее число видов в описании		22.2	20.2	22.0	20.0	34.5	31.6	27.4	29.5	37.2	31.6	42.3	39.7	45.0
Среднее относительное число видов (%)	злаковых	23.9	28.7	27.3	22.5	16.2	22.3	21.9	24.2	21.5	21.1	23.6	22.7	24.4
	бобовых	3.9	1.0	3.0	5.0	7.4	4.6	4.0	5.5	5.4	4.1	5.9	5.0	6.7
	разнотравья	61.7	57.4	63.6	60.0	69.1	67.2	69.0	64.0	65.8	59.6	68.9	70.6	67.4
	осоковых	10.4	12.9	6.1	5.0	7.4	5.9	5.2	6.4	7.4	5.3	1.6	1.7	1.5
Средняя высота генеративных частей (см)		133.6	129.0	150.0	128.7	135.0	125.8	122.9	123.1	136.0	103.0	145.0	136.7	153.3
Средняя высота основной массы (см)		78.8	74.8	90.0	75.3	82.5	63.1	64.2	59.6	57.5	72.5	63.3	53.3	73.3
Среднее проективное покрытие, %		82.1	88.6	86.7	76.7	75.0	80.8	80.1	81.8	77.0	84.5	81.8	76.0	87.6
Среднее значение увлажнения почвы (У)		83.1	84.2	82.0	84.0	78.6	77.2	78.5	76.2	76.0	76.6	70.7	71.5	70.0
Среднее значение богатства почвы (БЗ)		13.9	13.5	13.8	13.9	14.6	13.4	13.6	13.4	13.2	12.9	12.5	12.9	12.1

Примечание. Периоды мониторинга см. в тексте (здесь и в табл. 2).

Разброс величины увлажнения за годы наблюдений на участке 13.1, наиболее подробно изученном из участков дна лога, составил 70–87, что соответствует ступеням увлажнения от влажнолугового до сыролугового. В эти градации ступеней увлажнения попадают и 2 других участка. Средние значения БЗ участков в начале лога соответствуют богатым почвам (табл. 2).

Материалы мониторинга всех участков проанализированы по периодам мониторинга, связанным со сменой хозяйственного использования. Периоды мониторинга: 1-й — сенокосный (1965–1979 гг.); 2-й — сенокосно-пастбищный (1980–2001 гг.); 3-й — сенокосный: влияние смены использования (2002–2005 гг.); 4-й — сенокосное использование (2006–2009 гг.). Наблюдения за участками на склоне и дне лога пришлись на 2–4-й периоды (1984–2009 гг.).

Таблица 2

Изменение состава и структуры травостоя участков на дне лога в ходе мониторинга

Участки		13.1				13.2				13.3			
Периоды мониторинга		2– 4	2	3	4	2–4	2	3	4	2–4	2	3	4
Число видов в списке за все годы		81	78	45	50	70	58	43	45	68	56	39	46
Число постоянных видов		2	2	15	17	5	10	20	18	7	8	18	18
Диапазон числа доминантов (100 м²)		1–7	1–6	2–4	3–7	2–6	2–5	2–5	4–6	2–4	2–4	3–4	3–4
Среднее число доминантов (100 м²)		3.6	3.4	3.2	4.7	3.7	3.3	3.3	5.0	3.4	3.5	3.6	3.3
Общее число доминантов		13	11	5	8	14	10	5	10	10	7	6	6
Видовая насыщенность		21–35	21–35	27–31	28–33	24–37	24–35	25–32	25–37	22–40	22–39	25–30	29–40
Средняя видовая насыщенность		28.9	28.1	30.0	31.8	28.8	29.0	29.0	28.2	28.8	27.5	27.7	31.7
Среднее относительное число видов (%)	злаковых	21.7	21.7	20.0	22.8	21.3	23.6	20.7	17.5	21.2	24.5	16.9	21.1
	бобовых	3.7	3.7	3.3	3.9	4.0	4.0	2.3	5.3	4.9	3.6	6.0	5.2
	разнотравья	68.8	68.5	71.7	67.7	66.4	64.9	64.4	70.2	65.3	62.7	67.5	66.3
	осоковых	6.8	6.0	5.0	5.5	8.5	7.5	12.6	7.0	8.7	9.1	9.6	7.4
Средняя высота генеративных частей (см)		123.7	118.5	140.2	134.0	127.3	118.3	151.0	129.7	128.0	137.5	113.3	131.0
Средняя высота основной массы (см)		70.4	68.7	72.5	78.3	70.8	63.3	83.7	85.0	62.8	52.5	66.7	77.5
Среднее проективное покрытие, %		77.3	76.3	80.5	79.3	79.0	73.8	88.3	80.0	78.3	78.8	78.3	77.5
Среднее значение увлажнения почвы (У)		76.0	77.5	72.7	71.8	78.5	79.2	79.3	77.0	76.6	78.9	75.7	74.4
Среднее значение богатства почвы (БЗ)		13.3	13.4	13.0	13.0	13.9	14.1	14.1	13.8	13.7	13.8	13.3	13.9

С 1984 по 1999 г. использование участков было сенокосно-пастбищным (выпас молодняка крупного рогатого скота весной и после покоса, и одноукосный сенокос). В эти годы проход стада по влажной почве производил сильное нарушение дернины. Покоса не было в 1993 г. В 1997 и 1998 гг. скота здесь не было весной. С 2000 г. использование стало сенокосным. Повреждался склон и техникой при уборке сена или весенней очистке луга. Так было в 1984 г. В 2006 г. склон спалили весной и пробороновали, в 2007 г., возможно, удобрили, в 2008–2009 гг. спалили, пробороновали и удобрили.

Список видов за годы мониторинга участков на склоне был самым длинным в средней части (участок 14.2). Средняя величина биоразнообразия (число видов на 100 м², общее число видов, видовая насыщенность) за годы мониторинга возрастала по склону снизу вверх (табл. 1).

Ход изменений числа видов по годам наблюдений представляет собой положительную сукцессию, которая на 2 нижних участках происходила на фоне флюктуационных погодичных изменений, особенно выраженных на нижнем участке.

Максимум числа видов на участках (снизу вверх — 45; 55; 50) отмечен в 2009 г. — сухом, без паводка, с усиленным антропогенным воздействием (пал, прикатывание, внесение удобрений, покос), что привело к ухудшению жизненного состояния злаков, уменьшению числа их видов, к появлению свободных мест в сообществах и внедрению видов, которых или не было раньше, или они длительно отсутсвовали до 2009 г. К последней группе относятся *Agrostis stolonifera* (не было в 2000–2007 гг.), *Dactylis glomerata* (в 1984–1989 гг., 1997–2007 гг.) и *Vicia sepium* (отсутствовал в 1984–1991 гг., 2000–2001 гг. и 2003–2007 гг.).

Минимум числа видов отмечен на участках в разные годы: внизу — в 2000 и 2005 гг. (16 и 11–17 видов), в средней части склона — в 1996 г. (20 видов), в верхней части — в 1997 г. (37 видов). При этом в 1996 и 1997 гг. участки не заливались. В 1997 г. на верхнем участке было проведено боронование, внесены удобрения, выпас не проводился. В 2000 и 2005 гг. нижний участок был надолго затоплен.

Таким образом, на видовое богатство этих луговых ценозов отрицательно влияет как отсутствие воды в логу, так и ее длительное стояние, из антропогенных факторов — как боронование и внесение удобрений, так и их отсутствие. В 2009 г. эти же природные и антропогенные факторы привели к обратному результату — наблюдался максимум числа видов.

Число постоянных видов также увеличивалось снизу вверх. Меньше всего видов, с встречаемостью 50–100 %, также было на нижнем участке, а больше всего видов с такой частотой встречаемости — на верхнем участке 14.3. Из этих видов 13 оказались для участков общими.

Средняя многолетняя высота самых высоких генеративных побегов была наибольшей на верхнем участке, а наименьшей — на среднем. Средняя многолетняя высота основной части травостоя была максимальной на нижнем участке, а на двух других — сходной. На участках 14.3 и 14.2 максимум высоты основной массы травостоя отмечен в конце наблюдений (73.3 и 72.5 см); на участке 14.1 — в начале (90 см). Средняя величина проективного покрытия травостоя участков была высокой и сходной. Наибольшая ве-

личина проективного покрытия травостоя участков на верхней и средней частях склона зафиксирована в конце мониторинга, а на нижней — в начале наблюдений при сенокосно-пастбищном использовании (табл. 1).

Среднее число доминирующих видов на 100 м² за годы наблюдений было наибольшим на верхнем участке (табл. 1), наименьшим — на нижнем участке (4.5; 3.7; 3.3 вида). Общий список доминантов участков на склоне включает 27 видов (табл. 3). Специфическими для среднего и нижнего участков были 6 доминантов: *Agrostis stolonifera*, *Beckmannia eruciformis*, *Eleocharis mamillata*, *Lysimachia nummularia*, *Phalaroides arundinacea*, *Ranunculus repens*, причем на нижнем чаще доминировали 2 вида, наиболее влаголюбивых и устойчивых к затоплению — *Phalaroides arundinacea*, *Ranunculus repens*, а остальные 4 вида чаще доминировали на среднем. Все годы мониторинга сообщества были полидоминантными.

Таблица 3

Встречаемость видов (%) в составе доминантов участков на склоне и дне лога

Виды / Участки	**14.1**	**14.2**	**14.3**	**13.1**	**13.2**	**13.3**
Agrostis gigantea Roth.		3.6		18.5		10.0
A. stolonifera L.	6.2	7.1		3.7	7.7	
Alopecurus pratensis L.	31.2	75.0	16.7	77.8	53.8	70.0
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.			16.7			
Beckmannia eruciformis (L.) Host	25.0	3.6				
Bunias orientalis L.			50.0			
Caltha palustris L.		3.6				
Cardamine pratensis L.		3.6				
Carex praecox Schreb.	6.2			14.8	23.1	40.0
Cirsium setosum (Willd.) Bess.		3.6	16.7		15.4	
Eleocharis mamillata Lindb. fil.	6.2	10.7		25.9	23.1	
Elytrigia repens (L.) Nevski	18.8	35.7	33.3	22.2	15.4	30.0
Dactylis glomerata L.			33.3			
Festuca pratensis Huds.			16.7			
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.			33.3			
Galium boreale L.		10.7		25.9	15.4	20.0
G. palustre L.	6.2					
Glechoma hederacea L.		7.1	33.3			
Heracleum sibiricum L.			16.7			
Inula britannica L.					7.7	10.0
Lysimachia nummularia L.	6.2	17.9		22.2	30.8	10.0
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	75.0	14.3		33.3	53.8	40.0
Poa angustifolia L.			50.0			
P. palustris L.	56.2	64.3	50.0	63.0	84.0	90.0
P. trivialis L.	6.2	7.1			7.7	
Potentilla anserina L.				14.8	15.4	
Ranunculus auricomus L.	6.2					
R. repens L.	81.2	35.7		26.0	23.1	10.0
Sanguisorba officinalis L.		39.3	83.3			
Scutellaria hastifolia L.				3.7	15.4	
Taraxacum officinale Wigg.		3.6				
Число видов	13	18	13	13	15	10

Внешний облик и структура сообществ определяются видовым составом. Процентное содержание злаков на участках было схожим — немногим более 1/5 числа видов. Процент бобовых был невелик, в среднем от 3.9 % внизу склона до 5.9 % наверху. Средний процент числа видов осоковых возрастал от верхнего участка к нижнему (1.6, 5.9 и 10.4 %). Большинство видов в сообществах принадлежало к разнотравью (табл. 1).

Видовая насыщенность ценозов в начале лога в ходе мониторинга изменялась флюктуационно. Наибольшее число видов на участке 13.1 было в 1993 г., много видов было в 1989, 1991, 1995, 2006, 2007, 2008 гг., на участках 13.2 и 13.3 — в 2009 и 1996 гг. Вода весной в логу была только в 1989 и 2006 гг. Минимальное число видов было на участке 13.1 в 1990, 1994, 2001 гг., на участке 13.2 — в 1998, 2000, 2001, 2004 гг., на участке 13.3 — в 2001 и 1992 гг. Вода весной в логу была в 1990, 1998, 2000 гг., стояла длительно — в 1992, 1994, 2001, 2004 гг. Получается, что все годы минимальной видовой насыщенности, лог весной был затоплен, и большей частью длительно. Видимо, в годы без половодий возможность проявиться в ценозах получали и некоторые мезофильные виды. Самый богатый список видов был на участке 13.1 (табл. 2).

Постоянных видов, общих для 3 участков, в начале лога не было. Некоторые виды были постоянными на 2 участках: *Alopecurus pratensis* и *Sanguisorba officinalis* на участках 13.1 и 13.3, *Elytrigia repens* и *Lysimachia nummularia* на участках 13.2 и 13.3.

Список доминантных видов участков на дне лога включает 16 видов. Общими доминантами являются 8 видов. Постоянно доминирующих видов в годы всего мониторинга не было. 3 вида с достаточно широ-

кой экологической амплитудой (*Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*, *Poa palustris*) в разные годы доминировали на всех участках склона и в начале лога (табл. 3).

Так же как на склоне лога, на всех участках большинство видов составляло разнотравье (63–70 %), затем шли злаки (28.0–32.0 %), осоковые (5.0–12.6 %) и бобовые (2.3–6.0 %). Состав видов по хозяйственным группам в ценозах изменялся по периодам изучения (табл. 2).

Проведенный анализ показал, что растительность модельных участков луга, имевших разное высотное положение в центральной части поймы и, следовательно, разную обводнённость в течение года и, особенно, в период половодий, различалась по видовому составу, числу и набору постоянных и доминирующих видов, высоте и проективному покрытию травостоя.

На динамику луговой растительности оказывали влияние как характер хозяйственного использования, так и особые хозяйственные мероприятия, проведенные в отдельные годы.

Главным действующим природным фактором для этих участков являются половодья, они определяют длительность стояния воды в логу и условия увлажнения.

На видовое богатство этих луговых ценозов отрицательно влияет как отсутствие воды в логу, так длительное стояние; из антропогенных факторов — боронование и внесение удобрений. Сравнение растительности модельных участков пойменных лугов р. Угры в экологическом ряду на склоне и в начале глубокого лога показало:

1. Все годы мониторинга на участках были полидоминантные сообщества.

2. В годы длительного стояния воды в логу наблюдалась минимальная видовая насыщенность, максимальная, как правило, отмечалась в сухие годы. Наибольшая величина биоразнообразия отмечена на участке в средней части склона.

3. На участках, расположенных на склоне, наблюдалось увеличение числа видов по периодам мониторинга (положительная сукцессия), на 2 нижних это происходило на фоне погодичных флюктуационных изменений. На участках в начале лога видовая насыщенность почти не изменилась за годы мониторинга.

4. Большее число постоянных видов, как и видов, часто встречающихся (встречаемость от 50 до 100 %), было на участке верхней части склона, меньшее — на нижнем участке.

5. Полидоминантность сообщества более выражена на верхнем участке. Среднее число доминирующих видов уменьшается к нижней части склона.

6. Высота генеративных частей травостоя была максимальной на верхнем участке, а основной массы — на нижнем участке. Проективное покрытие травостоя на склоне было сходным.

7. Динамика количественных показателей состава и структуры травостоя по годам и периодам наблюдений имела характер флюктуаций и происходила на участках мониторинга часто по-своему.

Список литературы

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. 2000. Мониторинг луговой растительности в пойме реки Угры // Бот. журн. Т. 85. № 12. С. 50–59. — *Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.* 2002. Зависимость состава, структуры и продуктивности пойменного луга от экологических и антропогенных факторов луга // Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия. М. С. 250–262. — *Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.* 2008. Изменение растительности пойменных лугов в национальном парке «Угра» // Экологические проблемы музеев-заповедников. М. С. 452–493. — *Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.* 2010. Динамика биоразнообразия пойменного луга под влиянием природных и антропогенных факторов // «Регионы в условиях неустойчивого развития». Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Кострома; Шарья. Т. 2. С. 100–105. — *Курченко Е. И., Петросян В. Г., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.* 2010. Многолетняя динамика пойменного луга: количественная характеристика флористического разнообразия // Бот. журн. Т. 96. № 7. С. 911–923. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Актинин Н. А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 471 с. — *Уранов А. А.* 1964. Наблюдения на летней практике по ботанике. М. 315 с.

СУКЦЕССИОННОЕ РАЗВИТИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТЕХНОГЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

С. П. Жуков

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

Ключевые слова: *техногенные экосистемы, сукцессия.*

Юго-восток Украины является одним из наиболее техногенно трансформированных регионов на территории Украины и СНГ. Тут представлены последствия разнообразных методов добычи полезных ископаемых и их переработки. Изучение процессов и результатов синантропизации фитобиоты нашего региона представляет интерес и потому, что в отличие от многих длительно (до 4000 лет) подвергавшихся антропогенной трансформации регионов Европы, на юго-востоке Украины основная часть территории интенсивно осваивается только в новое время (Жуков, 2001а; Кагало, 2006).

То, что Донецкая область стала регионом с критическим состоянием экологической обстановки, уже указывается даже в учебниках (Заверуха и др., 2006). Например, в области накоплено более половины всех отходов угледобычи и углеобогащения Украины, 30 % золошлаковых отходов тепловых электростанций и 40 % металлургических шлаков, выбросы сточных вод составляют треть от всех стоков страны, собрано более 2.7 млрд м^3 токсичных отходов. Широко представлены породные отвалы угольных шахт, отвалы из осадочных и метаморфизированных вскрышных пород, золоотвалы тепловых электростанций и пр. На горящих породных отвалах выделяется на 1 м^2 поверхности до 180 м^3/год углерода и серы в виде газов, в том числе ядовитых, а также в атмосферу попадают пылевые выбросы, хотя и не такие значительные, как при открытых разработках угля. Средняя тепловая электростанция образует 100–150 тыс. т золы ежегодно (Хиан, 2003). В области на госбалансе находится более 700 месторождений 36 полезных ископаемых, многие из которых добываются открытым или закрытым способом. А всего в Украине только под открытыми разработками и шахтами находится 154 000 га земель, или 0.3 %, а под транспортными сооружениями — 491 000 га, или 0.8 % всей территории (Дорогунцов и др., 2006).

Техногенные экосистемы юго-востока Украины ранее классифицировались на основе различных подходов. Так, М. Л. Ревой (1989) на основе ландшафтного подхода, расположения и роли объектов в рельефе предложена схема, учитывающая все распространенные в регионе формы техногенных объектов. Большая работа по изучению фитобиоты техногенных экотопов проделана А. И. Хархотой (Хархота, 1974, 1976, 1989; Кондратюк, Хархота, 1987; Кондратюк и др., 1990; Тохтарь и др., 2003; Тохтарь, Хархота, 2004). Ею дана схема классификации антропогенных изменений растительности Донецкого кряжа, исходя из биогеоценологических принципов, при этом была выявлена и проанализирована их динамика. Среди эволюционных антропогенных изменений она выделяет сознательный и стихийный типы антропофлоро- и селектогенеза. При этом ею выделяются и 5 форм антропогенного влияния на основе характера вызываемых изменений в растительном покрове.

Как одну из форм классификации техногенных экотопов можно рассматривать выделение среди них экотопов, не имеющих природных аналогов, в отличие от других, менее трансформированных экотопов (Бурда, 1991). В техногенных экосистемах протекают и наиболее ярко выражены процессы синантропизации растительного покрова региона. На основе специфики процессов синантропизации, с учетом возможности их коррекции и регулирования, тоже можно провести классификацию техногенных экотопов. Как синантропизацию флоры предлагается рассматривать изменение видового состава региональных флор с элиминацией аборигенных антропофобов и внедрением синантропных видов, а как синантропизацию растительного покрова — изменения в пространственном и эколого-ценотическом распределении видов (Кагало, 2006).

Техногенные экосистемы при отсутствии полноценной рекультивации становятся местом первоначального накопления и размножения внедряющихся новых видов. Это, например, отмечено нами на отвалах шахт. Так, до 2000 г. тонколучник *Stenactis annua* Nees встречался в Донецке отдельными экземплярами на отвалах шахт (№ 3). До того он массово внедрился в различные, фитоценозы в регионах с более влажным климатом, например в Харьковской и Черниговской областях, где сейчас встречается, в том числе, и в полуприродных сообществах, к примеру на лугах у р. Десна. Теперь же на многих отвалах этот вид образует обширные, часто монодоминантные заросли и начинает проникать на прилегающие участки. Ассоциируя с амброзией *Ambrosia artemisiifolia* L., он частично ее вытеснял, как несколько десятилетий назад та вытесняла рудеральные виды маревых, но летом 2005 и 2006 гг. большая часть тонколучника погибла при засухе в стадии начала плодоношения, хотя банк семян уже, видимо, накопился на отвалах достаточный для закрепления в этих экотопах, что и подтвердили наблюдавшиеся в последующие годы изменения (Жуков, 2003, 2009).

В практической деятельности зачастую техногенные экотопы классифицируют на основе производственных предприятий и технологических процессов, которые вызывают их формирование, т. е. как бы на основе «генетического» подхода.

Важным при классификации техногенных экотопов представляется необходимость выделения экотопов со специфическими и неспецифическими техногенными воздействиями и последействиями. Так, многие площадки промышленных предприятий имеют участки территории, где только периодически происходит перемещение людей и транспорта при отсутствии или фоновом уровне воздействий, связанных с производственной деятельностью. Вследствие этого их растительный покров почти не несет черт, специфических для данного объекта, «размывая» характеристики техногенных экотопов, что необходимо учитывать при сборе данных и их сравнительном анализе. То есть нижний уровень экотопов предлагаемой нами схемы должен лежать на уровне элементарных экосистем — биогеоценозов (естественно, в большинстве случаев еще только формирующихся).

Последние два способа классификации связаны с человеческой деятельностью, но с разных сторон. Один способ рассматривает причины формирования техногенных экотопов, а другой — последствия.

В настоящее время накопилось довольно много данных по протеканию сукцессий в техногенных экосистемах и развитию растительного покрова на них. За период около 25 лет, с 1970 г., в неэксплуатируемых карьерах Часов-Ярского месторождения огнеупорных глин видовое богатство при естественных процес-

сах самовосстановления растительного покрова увеличилось с 65 до 235 видов (Пастернак, Синельщиков, 2002; Тохтарь, Хархота, 2005). При этом расширяется спектр семейств, родов и диапазон географических элементов. По многим признакам происходит сближение структуры флоры с региональной, например, увеличивается количество каудексовых, длиннокорневищных, фанерофитов и гемикриптофитов. В то же время у флоры разработок глины сформировались и специфические черты некоторой гидрофитизации, объясняющейся подтоплением нижних участков карьеров. Поскольку выходы глин являются достаточно обычным явлением в регионе, то и формирование флор в глиняных карьерах происходит наиболее быстрыми темпами по сравнению с другими, особенно с токсичными субстратами нарушенных промышленностью земель.

Если обратиться к рассмотрению не отдельных объектов, а различных типов техногенных экосистем, то в достаточной степени изучены для таких сравнений в пределах выбранного региона отвалы угольных шахт и железнодорожных путей сообщения, насчитывающие соответственно 324 и 555 спонтанно поселяющихся видов (Жуков, 1999, 2003, 2006; Тохтарь, 2003; Тохтарь и др., 2003; Тохтарь, Хархота, 2004), относящихся соответственно к 41 и 70 семействам и 159 и 324 видам. Заметно большее разнообразие флоры железных дорог объясняется их представленностью во всех районах юго-востока Украины, тогда как отвалы шахт приурочены к Донецкому бассейну. Кроме того, при изучении флоры железных дорог учитывалась и полоса отвода, на которой ослабляется действие специфических техногенных факторов, о чем мы говорили ранее, и включаются разнообразные ценозы, пересекаемые дорогой, на различных субстратах и с разным положением в рельефе, что далее будет показано при типологическом анализе. Порядок ведущих семейств совпадает только для первых двух. На отвалах увеличена роль гвоздичных, капустных, маревых, видимо, в связи с засолением породы. Количество малолетников на отвалах шахт еще больше, чем на железных дорогах (48 против 44.8 %), чем эти флоры отличаются от региональной. Структура надземных и подземных побегов почти совпадает, с разницей до 1 %. По биологическим типам Раункиера на отвалах значительно больше гемикриптофитов (46 против 38 %), а по отношению к увлажнению в обоих случаях преобладают ксеромезофиты (36 и 34.9 %), с некоторым расширением групп и долей требовательных к влаге групп. Специфика обеих флор состоит в увеличении по сравнению с региональной (13.1 %) доли синантропного флороценотипа — 21 % во флоре отвалов и 38 % во флоре железных дорог.

Формирующиеся в техногенных экотопах на основе таких трансформированных флор фитоценозы вследствие их органичной взаимосвязи будут также нести на своей структуре специфический отпечаток формирующего экотопы техногенного влияния. Наиболее динамично развивающиеся флоры отвалов вскрыши связаны и с наиболее продвинутыми сообществами на этих отвалах. Так, на отвалах у с. Раздольное в наиболее старых участках отвала за период около 30 лет уже происходит формирование типчаково-ковыльного фитоценоза на уровне доминантов, хотя и при уменьшенном сравнительно с природными сообществами видовом богатстве. Для сравнения, на отвалах породных отвалов угольных шахт на участках с периодом формирования растительного покрова в 50–90 лет только происходит внедрение отдельных особей дерновинных злаков (Жуков, 2001б, 2007а).

Такой же характер носят изменения флористической структуры при сравнении в различной степени трансформированных флор отвалов угольных шахт, степных пастбищ и бассейна малой реки (Жуков и др., 2004). Это проявляется в обеднении видового состава, изменении спектров семейств и родов, снижении разнообразия структурных элементов за счет исчезновения относительно стенотопных видов и замены их на синантропные. Возможно, обеднение, унификация и синантропизация являются механизмом адаптации к антропогенному влиянию в виде замены природной подсистемы на малочувствительную к техногенному воздействию синантропную. Если же это подсистемы разных систем, то тогда это может говорить уже о разрушении природной системы. Прояснение этого вопроса требует дополнительных исследований. Исходя из метода фрактальных аналогий, увеличение площади нарушенных территорий и соответственно потока энергии, проходящего через сообщества, формирующихся в этих условиях, ведет к выходу фазовой траектории системы на странный (хаотический) аттрактор с возможностью формирования фрактальной структуры (Хакен, 1980; Фокс, 1992; Ситник, 1994; Жуков, 2001а, б, 2007б, 2009).

В региональных сукцессионных системах могут отсутствовать переходные члены от сообществ техногенных экосистем к сообществам природным. Тут напрашивается аналогия с распространением покрытосеменных в меловом периоде, которые выработали травянистые формы и блокировали существовавшие сукцесионные ряды голосеменных, как это рассмотрено в модели среднемелового биогеоценотического кризиса В. В. Жерихина (Жуков, 2009). В соответствии с ней покрытосеменные возникли первоначально как ценофобы. Основой их экспансии стало то, что они смогли закрепиться как нормальная пионерная растительность вследствие склонности к неотении, т. е. образованию травянистых форм, которые стали эффективными эксплерентами. Вытеснив предшествовавших пионеров, они блокировали все последующие стадии. Соответственно, любое экзогенное нарушение сообществ голосеменных приводило к замене на покрытосеменные. Определенную роль в обоих случаях играет и эффективное для создавшихся условий опыление. Еще один аналогичный симптом кризиса — «всплывание реликтов», т. е. ранее вытесненных видов, в нашем случае различных эндемиков. Также имеется много других примеров сходства этих процессов, в частности поселение видов увлажненных прибрежных местообитаний на отвалах шахт, с много-

кратным уменьшением размеров как общих, так и всех частей растения, с плодоношением таких уменьшенных на порядок и более раз организмов, формирование последовательных членов сукцессионных рядов из заносных видов и прочее.

Таким образом, существуют разнообразные подходы, затрагивающие вопросы классификации техногенных экосистем и развивающейся в них растительности. Но большинство этих подходов рассматривают категории, укрупненные относительно элементарных экосистем, на уровне которых протекают процессы восстановления и развития растительного покрова. Перспективной представляется схема разделения техногенных экосистем на основе последствий их формирования, нижним уровнем в которой должны быть формирующиеся однородные биогеоценозы с учетом специфики превалирующих в нем факторов техногенного воздействия. Данные по развитию растительного покрова в разнообразных техногенных экосистемах региона свидетельствуют о процессах формирования как минимум антропогенной подсистемы в сукцессионной системе региона, со сближением сукцессионных рядов с таковыми природной подсистемы на уровне продвинутых сообществ, а в последние десятилетия на основе анализа исторических аналогов и специфики современного функционирования региональных экосистем можно предположить и возможность формирования альтернативной антропогенной сукцессионной системы, потенциально способной функционировать независимо от природного блока сообществ.

Список литературы

Бурда Р. И. 1991. Антропогенная трансформация флоры. Киев. 169 с. — *Дорогунцов С. І., Хвесик М. А., Горбач Л. М., Пастушенко П. П.* 2006. Екосередовище і сучасність. Т. 1. Природне середовище у сучасному вимірі. Київ. 424 с. — *Жуков С. П.* 1999. Про напрям антропогенної сукцесії рослинності відвалів вугільних шахт Донбасу // Укр. ботан. журн. Т. 56. № 3. С. 245–249. — *Жуков С. П.* 2001а. Конкретизация объекта исследований промышленной ботаники с позиций системного подхода. // Промышленная ботаника. Вип. 1. С. 11–15. — *Жуков С. П.* 2001б. Використання методу розділу кореляцій для вивчення взаємовідносин рослин // Укр. ботан. журн. Т. 58. № 6. С. 662–666. — *Жуков С. П.* 2003. Взаимоотношения растений при колонизации отвалов шахт Донбасса // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ / Под ред. В. С. Новикова и А. В. Щербакова. — М.; Тула. С. 41–43. — *Жуков С. П.* 2006. О возможности регулирования развития фитоценозов в техногенных экотопах Донбасса на основе сукцессионного подхода // Промышленная ботаника. Вып. 6. С. 15–20. — *Жуков С. П.* 2007а. Критерии оценки самовосстановления растительного покрова в разных типах техногенных экотопов // Промышленная ботаника. Вып. 7. С. 37–41. — *Жуков С. П.* 2007б. О методе фрактальных аналогий и возможности его применения при анализе эволюции сложных биосистем // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: матеріали V міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 24–26 верес. 2007 р.). Донецьк. С. 166–167. — *Жуков С. П.* 2009. Фитоценогенез в условиях промышленных регионов // «Современные взгляды на эволюцию органического мира» (г. Киев, 18–20 ноября 2009 г.). Киев. С. 25. — *Жуков С. П., Приходько С. А., Шевчук О. М.* 2004. К вопросу адаптации флор к антропогенному влиянию // Промышленная ботаника. Вып. 4. С. 39–45. — *Заверуха Н. М., Серебряков В. В., Скиба Ю. А.* 2006. Основи екології: Навч. посібник. Київ. 368 с. — *Кагало О. О.* 2006. Сучасний рослинний покрив: вмираючі залишки природного чи бурхливий розвиток антропогенного // Синантропізація рослинного покриву України (м. Переяслав-Хмельницький, 27–28 квітня 2006). Тези наукових доповідей. Київ; Переяслав-Хмельницький. С. 77–84. — *Кондратюк Е. Н., Хархота А. И.* 1987. Словник-довідник з екології. Київ. 160 с. — *Кондратюк Е. Н., Тарабрин В. П., Хархота А. И.* 1990. Проблемы и перспективы промышленной ботаники на современном этапе // Интродукция и акклиматизация растений. Вып. 14. С. 3–11. — *Пастернак С. Г., Синельщиков Р. Г.* 2002. Экосистемный подход к оптимизации акультурного ландшафта на примере лесной рекультивации отвалов Часов-Ярского месторождения огнеупорных глин // Відновлення порушених природних екосистем. Мат. першої міжнар. наук. конф. Донецьк. С. 315–318. — *Рева М. Л.* 1989. Классификационная схема антропогенных ландшафтов Донбасса // Укр. ботан. журн. Т. 46. № 4. С. 79–81. — *Ситник К. М.* 1994. Інвайронментальна криза: оцінка, розвиток, можливі наслідки // Укр. ботан. журн. Т. 51. № 6. С. 5–16. — *Тохтарь В. К.* 2003. Структура флор техногенных территорий Донецкой области // Промышленная ботаника. Вып. 3. С. 21–24. — *Тохтарь В. К., Хархота А. И.* 2004. Временная динамика флор техногенных территорий юго-востока Украины // Промышленная ботаника. Вып. 4. С. 86–99. — *Тохтарь В. К., Хархота А. И.* 2005. Динамика формирования флоры карьеров по добыче огнеупорных глин на юго-востоке Украины // Відновлення порушених природних екосистем. Мат. другої міжнар. наук. конф. (Донецьк, вересень 2005 р.). Донецьк. С. 94–95. — *Тохтарь В. К., Хархота А. И., Ростанськи Р., Виттиг Р.* 2003. Сравнение флор техногенных территорий Европы // Промышленная ботаника. Вып. 3. С. 7–13. — *Фокс Р.* 1992. Энергия и эволюция жизни на земле. М. 216 с. — *Хакен Г.* 1980. Синергетика. М. 404 с. — *Хархота А. И.* 1974. Антропогенный селектогенез в растительном покрове Донецкого кряжа // Интродукция и акклиматизация растений на Украине и в Молдавии. Киев. С. 36. — *Хархота А. И.* 1976. Антропогенные изменения растительности Донецкого кряжа // Охрана и рациональное использование природы Донбасса. Л. С. 98–103. — *Хархота А. И.* 1989. Флора техногенных экотопов // Проблемы изучения синантропной флоры СССР (Матер. совещ. 1–3 февр. 1989 г.). М. С. 19–21. — *Хиан Т. А.* 2003. Промышленная экология. Ростов. 320 с.

СОСТАВ, СТРУКТУРА И ПРОДУКЦИЯ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕР РАЗЛИЧНОЙ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ЮГА ОБЬ-ИРТЫШСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

Е. Ю. Зарубина, М. И. Соколова

Институт водных и экологических проблем СО РАН
656038, Барнаул, ул. Молодежная, 1. E-mail: zeur@iwep.asu.ru

Ключевые слова: *высшая водная растительность, структура, численность, продукция, минерализация*, *Обь-Иртышское междуречье.*

Для определения значимости минерализации воды в формировании состава, структуры и продукции высшей водной растительности в 2008–2010 гг. исследованы 26 разнотипных озер юга Обь-Иртышского междуречья в пределах Алтайского края. Минерализация воды в озерах в период низкого уровня находилась в пределах 0.39–200.0 г/дм^3 (Кириллов и др., 2008, 2009, 2010).

Исследованные озера расположены в ложбинах древнего стока. Вытянутая форма современных котловин многих из них и взаимное расположение дают основание для объединения озер в группы, которые А. Г. Поползин (1967) назвал «озера ленточных боров». Сочетание зональных географических и локальных факторов определило современное состояние озер, включая отсутствие или непостоянство связи с современными водотоками, минерализацию воды, тип накопления в донных осадках и, в конечном счете, состав, структуру и функциональные характеристики их экосистем.

По географическому положению исследованные водные экосистемы можно разделить на 4 группы.

I группа — озера области замкнутого стока Кулундинской низменности: Кулундинское, Большое Яровое, Малое Яровое, Пресное (Волчихинский р-н), озеро без названия (Михайловский р-н), Горькое (Угловский р-н).

II группа — озера Бурлинской ложбины древнего стока: Большое Пустынное, Большое, Верхнее, Нижнее, Малое Топольное, Кабанье, Хомутиное, Песчаное, Хорошее, Кривое, Большое Топольное.

III группа — озера Кулундинских ложбин древнего стока: Лена (Баевский р-н), Чернаково, Мостовое, Батовое.

IV группа — озера Касмалинской ложбины древнего стока: Ледорезное, Мельничное (Ребрихинский р-н), Большое Островное, Горькое (Романовский р-н), Угловое.

Сбор, гербаризацию и описание сообществ высших водных растений осуществляли с применением стандартных методов (Распопов, 1992). Для уточнения видового списка флоры использовали определители (Флора Сибири, 1988–2003; Флора СССР, 1934–1964; Лисицына, Папченков, 2000).

Уровень продуктивности водных фитоценозов определяли по их биомассе на укосных площадках размером 0.25 м^2 (Папченков, 2003). В укосах подсчитывали число побегов, измеряли высоту и сырую массу с точностью до 5 г. В камеральных условиях укосы досушивали при t = 65 °С до воздушно-сухого веса. Для расчета запасов надземной фитомассы были использованы следующие формулы:

АСВ = ВСВ×0.93, где АСВ — абсолютно-сухой вес, ВСВ — воздушно-сухой вес (Корелякова, 1977);

$P = 1.2 \times p_{макс}$, где Р — годовая продукция, $p_{макс}$ — максимальная надземная фитомасса (Распопов, 2003).

Всего собрано 460 листов гербарного материала, сделано 140 геоботанических описаний, взята 71 проба на фитомассу.

Результаты исследований

Таксономическая структура флоры разнотипных озер юга Обь-Иртышского междуречья в значительной степени определяется минерализацией воды. Наибольшее видовое разнообразие макрофитов отмечено в пресных гипо- и олигогалинных озерах: 52 вида из 37 родов и 25 семейств. Несколько меньше видовое разнообразие сообществ в солоноватых мезогалинных водоемах: 44 вида из 31 родов и 19 семейств; наименьшее — в соленых ультрагалинных водоемах: 19 видов из 13 родов и 7 семейств.

В пресных озерах в состав ведущих по числу видов семейств в равной степени входят как погруженные и плавающие, так и полупогруженные виды. С повышением минерализации воды выше 1.5 г/дм^3 ви-

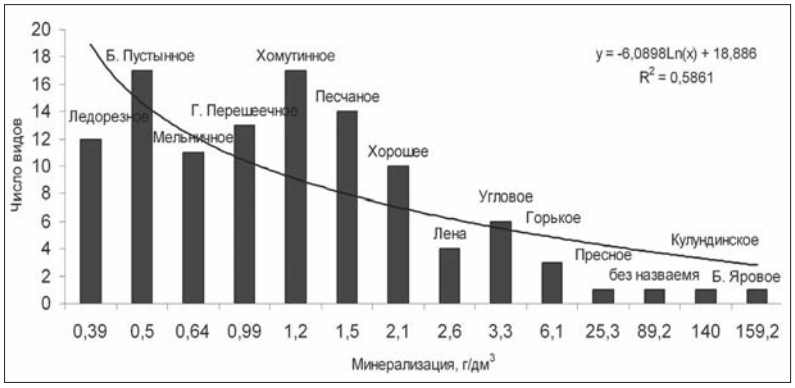


Рис. Видовое разнообразие водного ядра флоры разнотипных по минерализации озер юга Обь-Иртышского междуречья.
По оси абсцисс – минерализация, г/дм^3; по оси ординат – число видов.

довое разнообразие погруженных и плавающих растений резко падает. При минерализации воды выше 10 г/дм^3 встречаются только полупогруженные виды. По-видимому, величина минерализации около 1.5 г/дм^3 является оптимальной для существования большинства видов погруженных и плавающих растений, так как в таких озерах отмечается их максимальное видовое разнообразие (рис.).

Полупогруженные растения более устойчивы к повышению минерализации воды. В озерах с минерализацией воды выше 20 г/дм^3 в прибрежной полосе и на распресненных участках в местах выхода грунтовых вод найдены только тростник южный и рогоз узколистный.

По химическому типу вод большинство озер относится к гидрокарбонатно-натриевым, встречаются сульфатно-натриевые (Хорошее) и хлоридно-натриевые (Лена, Кулундинское, Большое Яровое и Малое Яровое) озера. Проведенные исследования показали, что видовое разнообразие флоры в большей степени зависит от уровня минерализации воды, чем от химического типа вод.

Таблица

Количественные характеристики высшей водной растительности разнотипных озер юга Обь-Иртышского междуречья в 2008–2010 гг.

Озеро	Минерализация г/дм^3	Классификация (по: Оксиюк и др., 1993)	Число таксонов		Доминирующие сообщества	Численность, экз./м^2	Продукция, г/м^2
			семейство	вид			
Озера области замкнутого стока Кулундинской низменности							
Пресное	25.3	соленое полигалинное	1	1	Тростника южного	40	196
Горькое	–		3	2	Тростника южного	76	1205
Без названия	89.2	соленое ультрагалинное	1	1	Тростника южного	80–120	696–580
Озера Бурлинской ложбины древнего стока							
Большое Пустынное	0.5	пресное α-гипогалинное	9	17	Тростника южного	44	536
Большое	0.7	пресное β-олигогалинное	2	2	Тростника южного	44	354
					Рогоза узколистного	40	1613
Верхнее	0.4	пресное α-гипогалинное	6	7	Роголистника погруженнного	–	107
Нижнее	0.4	пресное α-гипогалинное	6	9	Телореза алоэвидного	47	170
Малое Топольное	1.0	солоноватое β-мезогалинное	4	6	Тростника южного	10	–
					Рдеста гребенчатого	4	-
Кабанье	1.3	солоноватое β-мезогалинное	2	2	Тростника южного	68	786
Хомутиное	1.2	солоноватое β-мезогалинное	9	17	Тростника южного	152	768
Песчаное	1.5	солоноватое β-мезогалинное	9	14	Тростника южного	–	–
Хорошее	2.1	солоноватое β-мезогалинное	8	10	Тростника южного	76	800
Кривое	9.7	солоноватое α-мезогалинное	3	3	Тростника южного	72	667
					Рдеста гребенчатого	104	161
Большое Топольное	18.5	соленое полигалинное	2	2	Тростника южного	32	330
Озера Кулундинских ложбин древнего стока							
Лена	2.6	солоноватое β-мезогалинное	4	4	Тростника южного	248	1350
Мостовое	1.3	солоноватое β-мезогалинное	5	8	Тростника южного	240	1331
Чернаково	1.5	солоноватое β-мезогалинное	3	4	Рогоза узколистного	44	759
					Тростника южного	100	476
Батовое	0.66	пресное β-олигогалинное	4	4	Рогоза узколистного	28	1232
					Тростника южного	100	912
Озера Касмалинской ложбины древнего стока							
Ледорезное	0.39	пресное α-гипогалинное	10	12	Тростника южного	20–88	289–571
					Телореза алоэвидного	8–20	336–1192
					Рдеста блестящего	52	63
Мельничное	0.64	пресное β-олигогалинное	8	11	Урути сибирской	–	214
					Рогоза узколистного	28	696
					Роголистника погруженнного	24	348
Большое Островное	0.94	пресное α-олигогалинное	4	6	Рогоза узколистного	32–44	578–2420
					Тростника южного	120	661
Горькое	6.1	солоноватое α-мезогалинное	3	3	Рдеста гребенчатого	104	214
					Марево-Тростниковое	168	1053
					Тростника южного	208	1589
Угловое	3.3	солоноватое β-мезогалинное	5	6	Тростника южного	120–148	545–687

В большинстве исследованных озер среди прибрежно-водной растительности преобладают сообщества тростника южного и рогоза узколистного, среди погруженной — рдеста гребенчатого, роголистника погруженного и урути сибирской.

Степень минерализации воды в озерах отражается не только на видовом разнообразии высшей водной растительности, но и на количественных показателях в растительных сообществах.

В сообществах погруженной растительности во всех исследованных озерах численность и продукция изменялись в пределах от 4 до 104 эк./м^2 и от 63 до 348 г/м^2, соответственно. Наибольшие значения численности (104 экз./м^2) и продукции (214 г/м^2) отмечены в сообществах рдеста гребенчатого и урути сибирской в озерах Горькое и Кривое при минерализации 6.1 и 9.7 г/дм^3, соответственно. Максимальная продукция (348 г/м^2) обнаружена в сообществах роголистника погруженного в оз. Мельничное (минерализация 0.64 г/дм^3), минимальная (63 г/м^2) — в сообществах рдеста блестящего в оз. Ледорезное (минерализация 0.39 г/м^2) (табл.).

В полупогруженных сообществах тростника южного численность и биомасса колебались в пределах 32–240 экз./м^2 и 196–1589 г/м^2, соответственно. Максимальные значения этих показателей отмечены в озерах Мостовое, Лена и Горькое при минерализации воды 1.3; 2.6 и 6.1 г/дм^3, соответственно.

Выводы

В 2008–2010 гг. исследованы 26 разнотипных озер юга Обь-Иртышского междуречья, по химическому типу вод относящиеся к гидрокарбонатно-натриевому, сульфатно-натриевому и хлоридно-натриевому типам. Минерализация воды в озерах в период низкого уровня находилась в пределах от 0.39 до 200.0 г/дм^3.

Установлено, что видовое разнообразие флоры в большей степени зависит от уровня минерализации воды, чем от химического типа вод. Оптимальна для существования высших водных растений минерализация воды до 1.5 г/дм^3, видовое разнообразие макрофитов в таких водоемах составляет 11–17 видов и представлены все типы экобиоморф. Значительное обеднение видового разнообразия макрофитов (до 2–5 видов) происходит в озерах с минерализацией воды выше 1.5 г/дм^3 за счет выпадения из экологического спектра плавающих и погруженных растений.

В отличие от видового разнообразия, относительно высокие показатели численности и биомассы в растительных сообществах отмечены при более высокой минерализации воды до 6.1–9.7 г/дм^3.

Минерализации воды выше 10 г/дм^3 является критической, после которой в озерах встречается не больше 1–2 видов полупогруженных растений, а численность и биомасса в растительных сообществах значительно снижаются.

Список литературы

Кириллов В. В., Безматерных Д. М., Зарубина Е. Ю., Долматова Л. А. и др. 2008. Состав и структура экосистем степных озер Алтайского края в 2008 г. // Наука — Алтайскому краю, 2008 год. Сб. науч. ст. Вып 2. Барнаул. С. 237–253. — *Кириллов В. В., Зарубина Е. Ю., Безматерных Д. М., Долматова Л. А. и др*. 2009. Сравнительный анализ экосистем разнотипных озер Касмалинской и Кулундинской долин древнего стока // Наука — Алтайскому краю, 2009 год. Сб. науч. ст. Вып. 3. Барнаул. С. 311–333. — *Кириллов В. В., Зарубина Е. Ю., Котовщиков А. В., Кириллова Т. В., Долматова Л. А. и др.* 2010. Состав и структура водных экосистем бассейна реки Бурлы в 2010 г. // Наука — Алтайскому краю, 2010 год. Сб. науч. ст. Вып. 4. Барнаул. С. 310–348. — *Корелякова И. Л.* 1977. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев. 197 с. — *Лисицина Л. И., Папченков В. Г.* 2000. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М. 237 с. — *Оксиюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский П. Н. и др.* 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62–77. — *Папченков В. Г.* 2003. Продукция макрофитов вод и методы ее изучения // Гидроботаника: методология и методы. Рыбинск. С. 137–145. — *Поползин А. Г.* 1967. Озера юга Обь-Иртышского бассейна (Зональная комплексная характеристика). Новосибирск. 350 с. — *Распопов И. М.* 1992. Мониторинг высшей водной растительности. // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб. С. 173 –243. — *Распопов И. М.* 2003. Продукция макрофитов водоемов с замедленным водообменном: основные понятия, методы изучения // Гидроботаника: методология и методы. Рыбинск. С. 146–150. — *Флора* Сибири. 1988–2003. Новосибирск. Т. 1–14. — *Флора* СССР. 1934–1964. М.; Л. Т. 1–30.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ДИНАМИКИ ЭКСТРАЗОНАЛЬНЫХ СТЕПЕЙ ЮЖНОГО УРАЛА

Н. В. Золотарева

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. E-mail: nvp@ipae.uran.ru

Ключевые слова: *горные степи, динамика растительности.*

В настоящее время большой интерес общественности вызывают происходящие климатические изменения, следствием которых становятся преобразования экосистем в целом и растительного покрова в частности. Известны исследования, посвященные пространственно-временной динамике лесотундровых, лесолуговых и лесных фитоценозов и в основном осуществляемые в высокогорьях или субарктических регионах,

где климатические изменения проявляются наиболее сильно. В пределах бореальной зоны особый интерес представляют растительные сообщества, формирующиеся в экстремальных для древесной растительности почвенно-климатических условиях. В качестве индикатора происходящих изменений климата в настоящее время могут рассматриваться экстразональные горные степи.

На восточном макросклоне Урала в пределах бореально-лесной зоны петрофитные степи, располагающиеся на крутых склонах южных экспозиций, являются эдафически обусловленным субклимаксом, способным существовать неопределенно длительное время. Жесткий радиационный режим и постоянный смыв мелкозема с верхних частей склона препятствуют формированию почвенного слоя достаточной мощности и влагоемкости для существования древесной растительности. Тем не менее, степные фитоценозы, находящиеся в окружении сосновых лесов, постоянно обогащаются проростками сосны, которые обычно погибают в течение первых лет жизни под воздействием экстремальных условий, существующих на крутых юго-западных склонах, где уже в течении нескольких тысячелетий сохраняется степная растительность. Однако в последние десятилетия стало очевидным сокращение площадей, занятых экстразональной степной растительностью: так, еще В. И. Прокаев и А. А. Каргашин (1980) описали на Уктусских горах в окрестностях г. Екатеринбурга 11 степных участков, последующее обследование (Баландин, 2001) показало, что три из них практически исчезли в результате зарастания сосной. Активное развитие подроста сосны отмечено нами также и на других степных участках (Золотарева, 2010).

Цель проведенного исследования — выявление изменений видового состава и структуры экстразональных степей, произошедших за последние 10 лет, на примере петрофитных степных фитоценозов, существующих в пределах Ильменского государственного заповедника.

В период с 1997 по 2001 г. нами была изучена степная растительность Ильменского хребта на территории Ильменского государственного заповедника (Горчаковский, Золотарева, 2004). Район исследования находится на восточном макросклоне Южного Урала, в подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов бореально-лесной зоны на границе с лесостепью. Основной массив горных степей расположен у юго-западных берегов озера Большое Миассово в восточных предгорьях Ильменского хребта — на Демидовских сопках. Эти небольшие округлые сопки сложены серпентинитами, их северные склоны покрыты лиственнично-сосновыми и сосново-лиственничными редколесьями с остепненным травяным покровом, а южные и юго-западные — комплексом степных фитоценозов. Наиболее крутые, сухие и прогреваемые верхние части склонов заняты петрофитными степями с доминированием петрофитно-степных и степных мезоксерофитов, таких как *Artemisia commutata, A. frigida, Centaurea sibirica, Echinops crispus, Dianthus acicularis, Festuca valesiaca, Stipa pennata.* Именно эти фитоценозы были выбраны нами для проведения фитомониторинга. Крутизна склона в местообитаниях исследованных сообществ находится в пределах от 12 до 24°, в большинстве случаев более 17°, площади сообществ от 42 до 122 м^2, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в 2009 г. составляло от 40 до 70 %. В 1999 г., а затем в 2009 г. для каждого из 10 исследованных сообществ составлялось геоботаническое описание, в пределах 8 из них проводилась оценка встречаемости высших растений, для чего в каждом закладывалось 25 площадок 50×50 см. Достоверность отличий исследованных параметров по годам определялась с помощью критерия Стьюдента. Для снижения субъективности глазомерной оценки проективного покрытия при проведении сравнений использовалось относительное проективное покрытие вида (доля от проективного покрытия всех видов сообщества) (Понятовская, 1964).

Метод повторных ландшафтных фотографий (Шиятов, 2009) позволяет продемонстрировать изменения в распределении лесной и степной растительности на склонах Демидовских сопок — в 2009 г. некогда единый степной склон оказался разделен на отдельные участки (рис.).

2000 г.

2009 г.

Рис. Степной склон Демидовских сопок, вид со стороны оз. Демидовского.

Во время первого обследования (1997–1999 гг.) подрост сосны, существующий в ложбинах и микропонижениях на склонах, имел высоту не более 100 см и изреживался в результате усыхания. При повторном обследовании горных степей были отмечены существенные изменения растительности — небольшие ложбины по склону заросли сосной, которая в настоящее время достигает 2.5–3.0 м. Также подрост сосны и лиственницы активно развивается на опушках и боковых, покатых частях склонов, где снегонакопление, а следовательно, и влагоемкость почвы выше. В 2009 г. всходы и подрост сосны отмечены и на каменистых взлобках в сообществах петрофитных степей, местообитания которых характеризуются крайне неблагоприятными условиями для существования древесной растительности. В трех из 10 исследованных фитоценозов (№ 4, 8, 10) встречены сосны в количестве 1–8 и с минимальным возрастом от 2 до 7 лет (возраст определялся путем подсчета числа мутовок ветвей (Ярмишко, 1995)).

В результате проведенных исследований выявлено изменение видового состава всех исследованных фитоценозов, высокие значения коэффициента сходства Съеренсена свидетельствуют о том, что отмеченное изменение незначительно и в наибольшей степени проявилось в фитоценозе № 11 (табл.). В 2009 г. не найдено от 3 до 15 видов на фитоценоз, это виды с низким обилием (un.-sol.) и малой встречаемостью, в основном не превышающей 0.12, они составляют от 19 до 37 % видов I и II классов встречаемости. Число появившихся видов меньше исчезнувших и составляет от 1 до 6 на фитоценоз, они также отличаются низким обилием и малой встречаемостью. Среди появившихся видов нет принципиально новых — все они присутствовали в ценофлоре исследованных петрофитных степей в 1999 г. Среди исчезнувших два вида не найдены в 2009 г. ни в одном из исследованных фитоценозов — это однолетники *Chenopodium album* и *Euphrasia pectinata*. Наибольшее число видов исчезло из состава фитоценоза № 11, где доминируют *Stipa pennata* и *Fragaria viridis*, он находится на более поздней стадии сукцессии по сравнению с остальными исследованными фитоценозами. За прошедшее десятилетие видовое богатство фитоценозов уменьшилось на 2–10 видов, т. е. на 8–34 %.

Таблица

Краткая характеристика фитоценозов петрофитных степей Ильменского заповедника

№	Содоминанты, проективное покрытие, %		Видовое богатство		Число исчезновений/ появлений	Индекс Шеннона		Коэффициент Съеренсена
	1999	2009	1999	2009		1999	2009	
5	*Artemisia frigida*, 20 *Echinops crispus*, 20	*Artemisia frigida*, 25 *Dianthus acicularis*, 15	28	26	4/2	2.54	2.35	0.89
12	*Artemisia frigida*, 20 *Dianthus acicularis*, 15	*Dianthus acicularis*, 25 *Festuca valesiaca*, 30	35	29	7/1	2.91	2.43	0.88
6	*Artemisia frigida*, 20 *Echinops crispus*, 40	*Dianthus acicularis*, 25 *Echinops crispus*, 40	36	32	5/1	2.62	2.36	0.91
7	*Artemisia commutata*, 15 *Artemisia frigida*, 10 *Echinops crispus*, 15	*Artemisia frigida*, 15 *Dianthus acicularis*, 15 *Festuca valesiaca*, 15	37	33	6/2	2.96	2.77	0.89
4	*Alyssum obovatum*, 15 *Artemisia frigida*, 15 *Centaurea sibirica*, 20	*Centaurea sibirica*, 20 *Dianthus acicularis*, 15 *Festuca valesiaca*, 15	41	35	7/1	3.05	2.86	0.89
8	*Artemisia frigida*, 15 *Dianthus acicularis*, 15 *Festuca valesiaca*, 15	*Artemisia frigida*, 20 *Centaurea sibirica*, 15	31	36	3/6	2.83	2.78	0.84
10	*Artemisia frigida*, 20 *Dianthus acicularis*, 15 *Festuca valesiaca*, 15	*Artemisia frigida*, 20 *Festuca valesiaca*, 20	35	29	9/2	2.92	2.61	0.84
11	*Fragaria viridis*, 40 *Stipa pennata*, 15	*Carex caryophyllea*, 15 *Fragaria viridis*, 15 *Stipa pennata*, 35	54	44	15/6	3.13	2.86	0.78
13	*Artemisia frigida*, 20 *Centaurea sibirica*, 20	*Centaurea sibirica*, 15 *Dianthus acicularis*, 15 *Festuca valesiaca*, 15	32	29	5/2	2.83	2.7	0.89
17	*Artemisia frigida*, 25 *Stipa pennata*, 25	*Artemisia frigida*, 20 *Festuca valesiaca*, 20 *Stipa pennata*, 25	28	27	5/4	2.47	2.71	0.84

В каждом из фитоценозов произошла смена одного или двух содоминантов (табл.), в 2009 г. не отмечено фитоценозов, где содоминантами были бы *Artemisia commutata* или *Alyssum obovatum*, уменьшилась частота доминирования *Artemisia frigida* и *Echinops crispus,* увеличилась — *Dianthus acicularis* и *Festuca valesiaca.* Несмотря на то, что относительное проективное покрытие *Dianthus acicularis* и *Festuca valesiaca* в совокупности рассматриваемых фитоценозов за прошедший период в среднем увеличилось в 2 раза, это изменение недостоверно. Не было выявлено достоверных изменений относительного проективного покрытия и встречаемости для видов, входящих в состав исследованных фитоценозов, а также и для эколого-ценотических групп видов. Т. е. ни у одного из видов рассматриваемых фитоценозов изменения про-

ективного покрытия и встречаемости за прошедший период не имели однонаправленного характера. Что подтверждается отсутствием достоверных отличий между годами наблюдений значений индекса Шеннона, рассчитанного по проективному покрытию.

За прошедшее десятилетие изменилась горизонтальная структура сообщества: достоверно возросли видовая насыщенность (в среднем с 10.6 до 12.3 видов на 0.25 м^2, $p<0.05$) и гомогенность, оцененная с помощью коэффициента пестроты сложения (Шенников, 1964) в среднем с 29 до 38 % ($p<0.01$). Увеличение гомогенности фитоценоза подтверждается снижением в 2009 г. значений коэффициента вариации числа видов на 0.25 м^2 (20.5 % в 1999 г. и 14.6 % в 2009 г., $p<0.01$). Возрастание гомогенности рассматриваемых фитоценозов при снижении видового богатства, очевидно, связано с произошедшим изменением распределения видов по классам встречаемости. Так, в 1999 г. доля видов с низкой встречаемостью (I и II классы) составляла 69.5 %, и она достоверно снизилась в 2009 г. — 59.7 %, в то время как доля видов со средней и высокой встречаемостью (III–V классы) выросла (30.5 и 40.3 %, соответственно, $p<0.05$). Наблюдаемые изменения структуры петрофитных степей могут быть связаны с увеличением мезофитизации их местообитаний, приводящей к сглаживанию экотопической неоднородности.

В последние десятилетия накоплено достаточное количество информации, свидетельствующей о возрастании среднегодовой температуры и количества осадков на территории Южного Урала. По данным Н. С. Гордиенко (2007), для района Ильменского заповедника с 1928 по 2005 г. наблюдается повышение среднегодовой температуры воздуха, в основном за счет возрастания зимних температур, в тоже время среднегодовая сумма осадков почти не изменилась, но в 1968–2005 гг. произошло их перераспределение по сезонам — зима стала суше, лето — дождливее. В тоже время Л. И. Агафонов и В. В. Кукарских (2008), опираясь на данные Зилаирской метеостанции, указывают, что с конца 1960-х гг. на Южном Урале увеличилось количество осадков в течение всего года и, особенно, холодного периода. Также в 1970–2003 гг. отмечено повышение температуры, наиболее выраженное в холодный период года. Изучая влияние изменчивости осадков и температуры воздуха на радиальный прирост сосны обыкновенной в островном бору степной зоны Южного Урала, авторы приходят к заключению, что для формирования стволовой древесины наибольшее значение имеют осадки холодного периода, которые обеспечивают влагозапас почвы. При этом выявлено лимитирующее влияние температуры на радиальный прирост.

Очевидно, что при сохранении современной тенденции климатических изменений сосна сможет закрепиться даже в наиболее ксерофитных степных фитоценозах, что неизбежно приведет к их постепенному зарастанию и исчезновению многих степных растений. В связи с этим, несмотря на незначительные отличия видового состава за прошедшие 10 лет, а также незначимые — видового богатства и выравненности видовых обилий, наблюдаемые изменения нельзя рассматривать в ранге флуктуаций, так как возрастание гомогенности пространственной структуры исследованных петрофитных степей и появление в их границах подроста сосны — признаки сукцессионных смен, требующих дальнейшего мониторинга.

Работа выполнена при поддержке Президиума УрО РАН (проект №09-М-45-2002) и грантов РФФИ № 10-05-00297, РФФИ-«Урал» № 10-04-96055.

Список литературы

Агафонов Л. И., Кукарских В. В. 2008. Изменения климата прошлого столетия и радиальный прирост сосны в степи Южного Урала // Экология. № 3. С. 173–180. — *Баландин С. В.* 2001. Динамика степной растительности Уктусских гор (Средний Урал) // Бот. журн. Т. 86. № 5. С. 103–110. — *Гордиенко Н. С.* 2007. Сезонное развитие природы Ильменского заповедника. Екатеринбург; Миасс. 94 с. — *Горчаковский П. Л., Золотарева Н. В.* 2004. Реликтовая степная растительность Ильменских гор на Южном Урале. Екатеринбург. 120 с. — *Золотарева Н. В.* 2010. Современное состояние памятника природы «Старопышминские скалы и горные степи» (Свердловская область) // Материалы междунар. конф.: Окружающая среда и менеджмент природных ресурсов. Тюмень. С. 47–49. — *Понятовская М. Н.* 1964. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. Л. С. 209–299. — *Прокаев В. И., Каргашин А. А.* 1980. Ботанический памятник природы «Уктусские горы» на Среднем Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск. С. 109–117. — *Шенников А. П.* 1964. Введение в геоботанику. Л. 447 с. — *Шиятов С. Г.* 2009. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург. 216 с. — *Ярмишко В. Т.* 1995. Стационарные методы изучения смен растительных сообществ под воздействием промышленного атмосферного загрязнения на Крайнем Севере // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. СПб. С. 97–114.

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЗАЛЕЖНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ ЗАКАЗНИКА «КАМЕННАЯ СТЕПЬ»

Т. И. Казанцева[1], Н. И. Бобровская[1], А. И. Пащенко[2], В. В. Тищенко[2]

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

[2] Научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. В. В. Докучаева
397376, Воронежская обл., Таловский р-н

Ключевые слова: *динамика, косимые и некосимые залежи, луговая степь.*

Изучение динамики и восстановления залежной растительности луговых степей проводилось в заказнике «Каменная степь» на землях, принадлежащих НИИСХ им. В. В. Докучаева ЦЧП (Воронежская обл.).

Согласно ботанико-географическому районированию луговые степи «Каменной степи» относятся к Среднерусской лесостепной подпровинции, Восточноевропейской лесостепной провинции (Лавренко и др., 1991).

Климат Каменной степи характеризуется резкими колебаниями температуры воздуха, а также — осадков. Средняя годовая сумма осадков составила 497 мм, а температура воздуха — +6.2 °С[1]. За последнее десятилетие эти показатели были выше, осадки составили 515 мм, а температура воздуха — +7.2 °С (рис. 1). Индекс сухости для территории Каменной степи составляет 1.17.

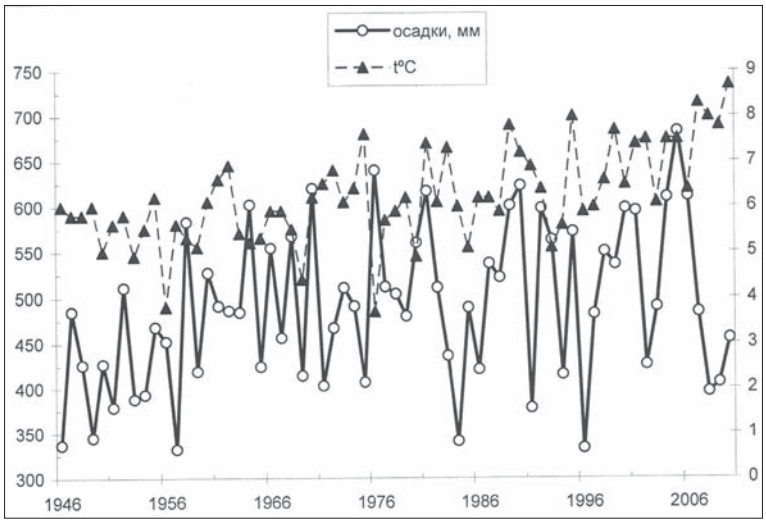


Рис. 1. Динамика многолетних среднегодовых величин осадков и среднегодовой температуры воздуха на территории НИИСХ им. В. В. Докучаева.

По оси абсцисс — годы; по левой оси ординат — осадки, мм, по правой — температура воздуха, °С.

Антропогенное влияние на степную растительность осуществлялось здесь по двум направлениям: выпас и сенокошение, а также посадка лесных полос. Первая лесополоса посажена в 1893 г., а последняя — в 1992 г. к 100-летию особой экспедиции (Каменная…, 1992). Основными объектами нашего изучения динамики растительности луговых степей служили экспериментальные участки степных залежей разного возраста (1882, 1885, 1908 гг. и др.). Почти все они издавна косились и выпасались, а с 1913 г. залежь каждого возраста была разделена на 2 участка — сенокосный и некосимый. Общая площадь степных залежей составляет 66 га. Они находятся в непосредственной близости с сельскохозяйственными и лесокультурными ландшафтами и в разное время заповеданы. Их изучали многие ученые: Г. И. Танфильев (1898); К. В. Владимиров (1914); Б. А. Келлер (1921); А. И. Мальцев (1922–1923); Н. А. Аврорин (1934); Т. И. Исаченко (1950, 1954), Б. П. Ахтырцев (1992). Значительный вклад в изучении флоры и залежной растительности принадлежит Н. С. Камышеву (1948, 1956, 1971). Изучение динамики растительности и почв степных разновозрастных залежей и целинных участков проводила А. И. Пащенко (Пащенко 1974, 1992). С 1996 г. эти исследования были продолжены уже нами (Казанцева, Бобровская, 1997; Бобровская и др., 2000; Казанцева и др., 2008, Казанцева и др., 2010, Л. П. Паршутина, 2010).

На территории «Каменной степи» широко распространены на обыкновенных черноземах сообщества луговых степей — злаково-богаторазнотравные, злаково-бобово-разнотравные, и богаторазнотравно — злаковые с участием степных кустарников: *Amygdalus nana, Chamaecytisus ruthenicus, Genista tinctoria*.[2] Общее проективное покрытие травостоя сообществ составляет более 90 %, а видовая насыщенность варьировала в разные годы от 27 — до 42 на 1 м², а на 100 м² — 65–97. Надземная масса также варьирует по годам — от 12 до 15 ц/га (Камышев, 1956).

В 1978 г. А. И. Пащенко на косимой залежи 1882 г. были заложены опыты с сенокошением (ежегодно, через 1, 2, 3 года). Основная задача экспериментов — показать влияние разных режимов сенокошения и климатических факторов на основные фитоценотические показатели сообществ. Предполагалось определить и наиболее благоприятный режим сенокошения, необходимый для сохранения биоразнообразия растительности луговых степей. В каждом варианте опыта для описаний растительности были заложены

[1] Данные по осадкам и температуре воздуха приведены по ГМС «Каменная степь».

[2] Названия видов даны по С. К Черепанову (1995).

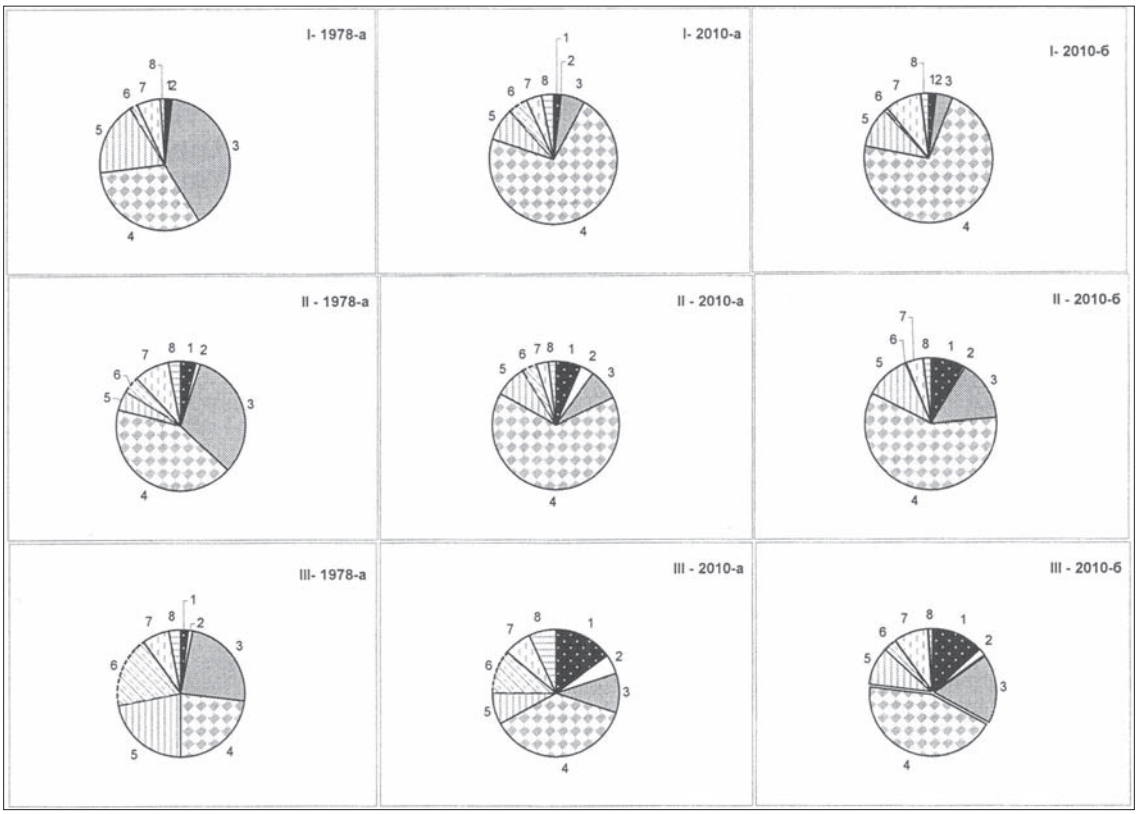


Рис. 2. Участие основных жизненных форм (%) в сообществах залежей при сенокошении (I — ежегодно, II — через 1 год, III — через 2 года).

а — проектичное покрытие; б — годичный прирост. 1 — кустарники, 2 — полукустарнички, 3 — дерновинные травы, 4 — корневищные, 5 — стержнекорневые, 6 — корнеотпрысковые, 7 — кистекорневые, 8 — одно-, двулетники.

постоянные пробные площади по 100 м², а для определения проективного покрытия и надземной массы — 10 площадок по 1 м². В работе рассмотрены изменения участия основных жизненных форм[1] по проективному покрытию и величине годичной продукции при разных режимах сенокошения (рис. 2).

Опыт I — ежегодное сенокошение. Пробная площадь расположена на расстоянии 10 м на юг от некосимой залежи 1908 г. В 1978 г. на этом участке было распространено богаторазнотравно — злаковое (***Stipa pennata-Galium verum + Achillea millefolium + Trifolium montanum***) сообщество. Общее проективное покрытие составляло 90 %, видовая насыщенность на 1 м² — 33, на 100 м² — 73. Участие дерновинных злаков в общем проективном покрытии было достаточно велико (рис. 2, I а), причем наибольшая доля участия в формировании сообщества принадлежала *Stipa pennata*. В этот период в составе травостоя корневищных видов было заметно меньше, чем дерновинных злаков. Достаточно хорошо представлены и стержнекорневые виды. А вот другие жизненные формы (корнеотпрысковые, кистекорневые), а также кустарники и одно-, двулетники имели небольшое проективное покрытие.

Исследования 2010 г. показали, что за прошедшие годы в сообществе произошла смена доминантов и содоминантов. Судя по проективному покрытию в составе травостоя снизилось участие дерновинных злаков более чем в 6 раз, а корневищных видов, напротив, возросло почти вдвое (рис. 2, I а). Доминирование в сообществе в настоящее время переходит к *Bromopsis riparia*. Это подтверждается данными не только по величине проективного покрытия, но и по годичному приросту его фитомассы. Среди корневищных видов в формировании надземной массы возросла роль *Vicia tenuifolia* и *Galium verum*. Что же касается стержнекорневых и кистекорневых видов, то отмечено снижение их участия в проективном покрытии. Одно-, двулетние виды образуют незначительную годичную продукцию. Участие кустарников также мало (рис. 2, I б). Постепенно здесь сформировалось разнотравно-злаковое (***Bromopsis riparia-Vicia tenuifolia + Galium verum + Salvia stepposa + Fragaria viridi***) сообщество, общее проективное покрытие которого составляет 90 %. Видовая насыщенность на 1 м² снизилась в 1.5, а на 100 м² — в 2 раза. Величина надземной массы составила 36.8 ц/га. Ветоши и опада очень мало.

Опыт II — сенокошение через год. Пробная площадь расположена в 40 м на юг от некосимой залежи 1908 г. На этом участке в 1978 г. было распространено богаторазнотравно — злаковое (***Stipa pennata + Festuca rupicola + Koeleria gracili + Galium verum + Fragaria viridis + Achillea millefolium***) сообщество. Общее проективное покрытие достигало 95 %, видовая насыщенность на 1 м² — 37, а 100 м² — 79.

[1] Жизненные формы по Н. С. Камышеву (Камышев, 1971).

К 2010 г. в этом сообществе увеличилось число дерновинных видов, хотя их участие в проективном покрытии в сравнении с 1978 г., практически не изменилось, корневищных же видов в сообществе заметно выросло (рис. 2, II а). Среди последних особо следует отметить *Galium verum, Achillea millefolium* и др. Участие корневищного злака *Bromopsis riparia* в этом варианте опыта оказалось ниже. Виды других жизненных форм имеют небольшое проективное покрытие.

Сравнение показало, что в 2010 г в этом сообществе также произошла смена доминантов и содоминантов. Судя по проективному покрытию в составе травостоя к настоящему времени в 4 раза снизилось участие дерновинных злаков по сравнению с 1978 г., напротив корневищных видов — возросло приблизительно в 1.5 раза (рис. 2, II а). Данные по проективному покрытию и годичному приросту фитомассы свидетельствуют о том, что в настоящее время доминантом сообщества стал корневищный злак *Bromopsis riparia*. Значительное участие формировании надземной массы корневищных видов принадлежит *Vicia tenuifolia* и *Galium verum*. Они являются содоминантами. Проективное покрытие и фитомасса стержнекорневых и кистекорневых видов также как и в 1 варианте опыта были сравнительно невелики. Одно-, двулетние виды формируют также незначительную годичную продукцию. В составе сообщества увеличилось участие кустарников, как по проективному покрытию, так и величине надземной массы (рис. 2, II б). К 2010 г. здесь сформировалось богаторазнотравно — злаковое с кустарниками (***Chamaecythisus ruthenicus, Crataegus curvisepala]-Bromopsis riparia + Stipa pennata-Vicia tenuifolia + Galium verum + Trifolium pratens****e*) сообщество. Общее проективное покрытие 95 %, видовая насыщенность снизилась в 2 раза. Надземная масса (живая) 36.8 ц/га, из них 8 % составляют кустарники. Достаточно велика масса ветоши и опада.

Опыт III — сенокошение через 2 года. Пробная площадь расположена в 70 м на юг от некосимой залежи 1908 г. На этом участке в первый год опыта было распространено богаторазнотравно-злаковое (***Stipa pennata-Festuca rupicola + Helictotrichon chellianum + Galium verum + Achillea millefolium***) сообщество. Общее проективное покрытие 95 %, видовая насыщенность на 1 м² — 38, а на 100 м² — 74. Проективное покрытие дерновинными и корневищными видами было практически одинаковым (рис. 2, III а). Доля стержнекорневых и корнеотпрысковых видов в сравнении с опытами I и II оказалась заметно выше, участие же в проективном покрытии остальных жизненных форм было невелико.

Исследования в 2010 г. показали, что присутствие дерновинных злаков в сравнении с 1978 г. снизилось здесь в 3 раза, а корневищных — увеличилось в 1.5 раза. Хорошее жизненное состояние в этом сообществе имеют *Bromopsis riparia, Galium verum, Salvia stepposa*, а из кистекорневых — *Fragaria viridis* и *Adonis wolgensis*. При таком режиме сенокошения к настоящему времени значительно увеличилась доля кустарников, как по проективному покрытию, так и величине надземной массы (рис. 2, III б). Сейчас территория участка занята разнотравно — злаковым с кустарниками (***Chamaecythisus ruthenicus, Crataegus curvisepala, Rhamnus cathartica-Bromopsis riparia + Stipa pennata + Galium verum + Fragaria viridis + Salvia stepposa***) сообществом. Его общее проективное покрытие составляет чуть более 70 %, видовая насыщенность в 1.5 раза меньше в сравнении с началом опыта. Величина надземной массы (живой) в 2010 г. составляла 27.4 ц/га, 13 % этой фитомассы сформирована кустарниками. Ветошь и опад составляют 17 %.

Опыт IV — сенокошение через 3 года. Пробная площадь расположена в 14 м от некосимой залежи 1882 г. на север. Здесь сенокошение проводилось не регулярно. В 1996 г. отмечено зарастание деревьями и кустарниками (до 50 %). В 2001 г. деревья и кустарники были вырублены, позже наблюдения не проводились.

Сравнительный анализ показал, что в 1978 г. на участках с ежегодным сенокошением и сенокошением через год различий по проективному покрытию дерновинными и корневищными видами практически не наблюдалось (опыт I, II). Стержнекорневых видов было больше в опыте I. Доля участия других жизненных форм в обеих вариантах сенокошения была мала. В опыте III отмечено почти равное участие почти всех жизненных форм, кроме кистекорневых видов, присутствие в сообществе которых было совсем незначительным. Участие кустарников и одно-, двулетних видов во всех рассмотренных вариантах было невелико. Наблюдения 2010 г. показали, что в сравнении с 1978 г. в опыте I проективное покрытие дерновинными видами снизилось в 6 раз, а корневищными — увеличилось более, чем 2 раза. В опыте II участие дерновинных видов уменьшилось лишь в 4 раза, а корневищных видов увеличилось в 1.5 раза. Проективное покрытие травянистыми растениями других жизненных форм было невелико, а кустарников — увеличилось. В опыте III у дерновинных злаков оно снизилось в 2 раза, в то же время проективное покрытие корневищных видов возросло в 1.5 раза.

В 2010 г величина надземной массы (живой) в опытах I и II оказалась практически одинакова. Ее в основном формируют корневищные виды (72–59 %). Велика доля участия в сообществах корневищного злака *Bromopsis riparia* (30–28 %). На участке, где сенокошение проводят через 2 года (опыт III) надземная масса дерновинных злаков увеличивается, а корневищных — снижается. Оказалось, что травостой экспериментального участка (сенокошение через 2 года) по составу видов и жизненных форм, доле их участия в проективном покрытии и формировании надземной массы, наиболее соответствует структуре луговых степей Центрального Черноземья. Из этого следует, что в условиях заповедника «Каменная степь» наиболее рациональным является сенокошение залежной растительности через 2 года.

Данные опытов показали, что вблизи лесных полос и некосимых залежей (до 50 м от них) произошла трансформация растительности. В их сообществах доминантами и содоминантами стали теперь корневищные виды, в основном, луговой эколого-фитоценотической группы. Участие дерновинных злаков мало. Среди факторов, влияющих на динамику и трансформацию растительности залежей, является: не только увеличение за последние 50 лет количества осадков и температур, но и система хорошо развитых лесных полос. Вблизи этих полос и некосимых залежей формируется особый микроклимат, что бесспорно вызвало заметную мезофитизацию растительности степных залежей.

Изучалась также и залежь, которая находится в режиме абсолютного заповедания с 1912 г. и где на месте практически восстановившейся луговой степи сформировался кленовый лес. Выявлены основные стадии трансформации.

1 стадия — доминант корневищный злак *Elytrigia repens*, велико участие сорных видов: *Cirsium arvense, Verbascum orientale* и др. Отмечено 2 вида деревьев и 3 — кустарника, но их обилие мало. Продолжительность стадии — 19 лет.

2 стадия — начало формирования отдельных древесно-кустарниковых группировок. На залежи уже отмечено 5 деревьев и 9 кустарников, велико участие степного кустарника *Amygdalus nana* (18 %). Костровые, типчаковые, вейниковые группировки вытесняют разнотравье. Продолжительность — 20 лет.

3 стадия — образовались древесно-кустарниковые заросли, но ещё сохранились лугово-степные сообщества. Появились новые виды деревьев и кустарников, всего отмечен 21 вид, из них по численности преобладают *Acer tataricum* и *Crataegus curvisepala*. Продолжительность — 25 лет.

4 стадия — произошло полное зарастание залежи деревьями и кустарниками, всего 15 видов, из них 60 % — деревья. Максимальную численность имеют *Acer tataricum* и *A. negundo*. Сомкнутость крон древесного яруса составила 1.0. Продолжительность — 30 лет.

В заключение хотелось бы отметить различную степень мезофитизации растительности «Каменной степи», по-видимому, связанной в большой степени с изменением климатических условий и различием в характере заповедных режимов.

Список литературы

Аврорин Н. А. 1934. Растительность разновозрастных залежей Каменной степи // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Т. 1, сер.3. Л. .С. 187–95. — *Ахтырцев Б. П.* 1992. Почвы и их изменение под влиянием лесных полос // Каменная степь, лесоаграрные ландшафты. Воронеж,. С. 94–115. — *Бобровская Н. И., Казанцева Т. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В.* 2000. Восстановление растительности луговых степей Центрально-Черноземной полосы (Каменная степь) // Аридные экосистемы. М. № 12. С. 150–159. — *Владимиров К. Н.* 1914. Залежная и степная растительность в Бобровском уезде // Тр. бюро по прикладной ботанике. СПб. Т. 7. С. 619–679. — *Исаченко Т. И.* О естественном расселении древесно-кустарниковых пород в Каменной степи // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 233–246. — *Исаченко Т. И.* 1954. Травяной покров в лесопосадках Каменной степи Воронежской области (к вопросу о взаимоотношениях между древесно-кустарниковой и травяной растительностью в степных лесничествах) // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова, Геоботаника, вып. 9. С. 330–441. — *Т. И. Казанцева, Бобровская Н. И.* 1997. Фитомасса степных сообществ Воронежской области (Каменная степь) // Степи Евразии. Тезисы междунар. совещания. Оренбург. С. 69–70 — *Казанцева Т. И., Бобровская Н. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В.* 2008. Динамика растительности 100-летней степной залежи (Каменная степь, Воронежская область) // Бот. журн. Т. 93. № 4. С. 620–633. — *Камышев Н. С.* 1956. Закономерности развития залежной растительности Каменной степи // Бот. журн. Т. 41. № 2. С. 43–63. — *Камышев Н. С.* 1971. Флора Каменной и Хреновской степей Воронежской области // Научные записки Воронеж. отд. ВБО. Воронеж. С. 31–54. — *Келлер К. А.* 1931. Степи Центрально-Черноземной области // Степи ЦЧО. Л. С. 3–50. — *Мальцев А. И.* 1922–1923. Фитосоциологические исследования в Каменной степи // Тр. бюро по прикладной ботанике и селекции. Л. Т. 13. Вып. 2. С. 135–254. — *Паршутина Л. П.* 2010. Современное состояние и тенденции естественного восстановления степной растительности «Каменной степи» (Воронежская область) // Теоретические и прикладные проблемы использования, сохранения и восстановления биологического разнообразия травяных экосистем. // Матер. международ. научн. конф. Михайловск. С. 285–286. — *Пащенко А. И.* 1992. Роль ботанических микрозаповедников в преобразованной степи // Каменная степь 100 лет спустя. Воронеж. С. 53–60. — *Танфильев Г. И.* 1898. Ботанико-географические исследования в степной полосе // Тр. Особой экспедиции Лесного департамента, науч. отдел. СПб. Т. 2. Вып. 1. 285 с. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПЕЙ И ПУСТЫНЬ ГОБИ (МОНГОЛИЯ)

Т. И. Казанцева[1], П. Д. Гунин[2]

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail:bulgancum@gmail.ru

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

Ключевые слова: *динамика, растительные сообщества, пустынные степи, пустыни.*

Исследования проводились в основных природных зонах Монголии, в составе совместной Российско(Советско)-Монгольской комплексной биологической экспедиции (1970–2008 гг.). А. А. Юнатов (1950, 1974) разделил Гоби на две ландшафтно-географические зоны: пустынных степей и пустынь. Зона пустынных степей охватывает широкой полосой всю северную окраину Гоби, тогда как зона пустынь залегает вдоль южной границы Монголии и уходит далее в сопредельные страны.

В Гобийской части Монголии проведены длительные стационарные наблюдения в комплексе с почвоведами, климатологами, биоморфологами, экофизиологами и др. Они позволили охарактеризовать особенности многолетней динамики фитоценозов степей и пустынь (Пустыни..., 1986, 1988). Получены данные по изменчивости их видового и биоморфологического состава, специфичности процессов формирования надземной массы в зависимости от гидротермических условий этих территорий и режима их использования. Пустынные степи и пустыни Гоби занимают 40% территории страны. Они являются основным пастбищным фондом на юге страны. Исследования пастбищ и сенокосов проводились монгольскими и российскими ботаниками (Юнатов, 1950, 1974; Цаценкин, Юнатов, 1951; Даважамц, 1954; и др.). В зональных сообществах Северной и Заалтайской Гоби изучались такие фитоценотические показатели, как состав видов и жизненных форм, численность, проективное покрытие и продуктивность (Пустынные…, 1980, 1981; Казанцева, Даважамц, 1988). Выявлена сезонная и многолетняя динамика надземной массы по видам и в целом сообществ в зависимости от количества и времени выпадения осадков (Казанцева, 2009). Большое значение в жизнедеятельности растений имеет величина и распределение фитомассы по фитоценогоризонтам. Выделено три различных по своей морфологической и функциональной структуре фитоценогоризонта: надземный, подземный и приповерхностно-подземный. В отличие от надземного фотосинтезирующего он является аккумулирующим — в нем сосредоточена значительная масса побегового происхождения и запасные питательные вещества (Гордеева, 1977). Разработаны критерии и дана оценка состояния пастбищ аридной зоны Монголии (Экосистемы…, 1995).

В зоне пустынных степей (Северная Гоби) изучение растительности и почв проводилось на экологическом профиле протяженностью 72 км, на территории сомона Булган (Пустынные…, 1980, 1981; Казанцева, 2004). Климат резко континентальный. Среднемноголетняя сумма осадков составляет 120 мм. В северной части сомона (h 1040–1200 м над ур. м.) распространены сообщества остепненных пустынь (индекс сухости 9.4). Стационарные исследования проводились в брахантемово-реомюриевом с кустарниками сообществе. Почвы солонцевато-солончаковые песчаные остепнённо-пустынные. Общее проективное покрытие составляет 8 %. Доминанты и содоминанты — кустарники и настоящие полукустарнички: *Reaumuria songarica, Haloxylon ammodendron, Brachanthemum gobicum, Zygophyllum xantoxylon, Salsola passerina* и др. Они формируют основную величину надземной массы (80–100%), в её составе преобладают многолетние побеги (табл.). В сухие и влажные годы наблюдается варьирование однолетней массы почти в 7 раз. Величина её определяется не только количеством осадков выпавших в летний период, но и запасами влаги в почве в предыдущий осенний период. Соотношение массы надземного, приповерхностно-подземного и подземного фитоценогоризонтов составляет 1 : 0.7 : 5 (Казанцева, 2004). Выявлены значительные флюктуации видового состава, численности, проективного покрытия и продуктивности в разные по метеорологическим условиям годы. Эколого-физиологические и анатомо-морфологические особенности основных ценозообразователей позволяет восстановить эти показатели после засушливых периодов и антропогенных нарушений. На профиле, в северной части сомона, на равнинах, широко распространены змеёвково-ковыльково-баглуровые сообщества. Почва бурая, остепнённо-пустынная. Доминант — полукустарничек *Anabasis brevifolia* накапливает от 30 до 70% от общей фитомассы сообщества. Эти сообщества имеют по продуктивности высокий потенциал. Сообщество устойчивое.

Анализ полученных данных показал, что такие виды, как *Reaumuria songarica, Anabasis brevifolia, Haloxylon ammodendron,* являются устойчивыми к засухе, засолению, дефляции и антропогенным нарушениям (выпас). Эти виды имеют стабильный водный режим и экономно расходуют воду на образование 1 г сухого вещества (Бобровская, 1998; Казанцева, 2009).

В южной части экологического профиля (h — 1200–1700 м над ур. м.), на подгорной равнине Гурван-Сайхан распространены пустынные степи. Здесь широко представлены холоднополынно-змеёвково-ковыльковые с караганами сообщества (индекс сухости 7.4). Почвы бурые пустынно-степные легкосуглинистые и супесчаные. Общее проективное покрытие варьирует в разные по условиям годы почти в

6 раз. Доминанты и содоминанты сообществ — ковыльки *Stipa gobica, S. glareosa,* змеёвка *Cleistogenes songorica,* луки *Allium polyrrhizum, A. mongolicum* и примитивные полукустарнички *Ajania fruticulosa, Artemisia frigida, A. caespitosa*. Они образуют более 70% надземной массы, её варьирование в засушливые и влажные годы составляет почти 6 раз (табл.). Выявлено, что многолетние и однолетние растения могут находиться в состоянии покоя 1, 2 и более лет. У *Stipa gobica* отмечено семенное возобновление во влажные годы (1993, 2003), за последние 10 лет *S. gobica* усилил свои позиции. А у содоминанта *Cleistogenes songorica* жизненное состояние резко ухудшилось. В возрастном спектре *C. songorica*, в сравнении с данными 1970-х гг., увеличилось количество стареющих генеративных (до 52) и сенильных (до 35%) особей, а молодых генеративных — уменьшилось в 2 раза. Максимум надземной массы в сообществах приурочен к позднелетнему периоду (конец июля — август). Выявлена прямая зависимость величины продукции от суммы осадков за апрель-июль ($r^2 = 0.552$) (Слемнев, 1978)**.** Особенности накопления и распределения фитомассы по фитоценогоризонтам тесно связаны с вертикальной структурой сообществ (Казанцева, 2009). Выявлена экспансия из сайров на плакоры кустарничка *Ephedra sinica*, она имеет хорошо развитую систему корневищ (Гунин и др., 1993).

Данные многолетних исследований показали, что устойчивыми к засухе и антропогенным нарушениям (выпас) являются дерновинные злаки и луки: *Stipa gobica, S. glareosa, Allium polyrrhizum,* а также примитивные полукустарнички: *Ajania fruticulosa, Artemisia frigida, A. caespitosa.*

Заалтайская Гоби — одна из наиболее аридных частей Центральной Азии (Гунин, Золотокрылин, 1986). Климат резко континентальный. Индекс сухости в направлении с севера на юг увеличивается до 20. Исследования проводились в сообществах, которые относятся к трём подзональным типам пустынь: остепненной, настоящей и крайнеаридной (Пустыни..., 1986, 1988; Фёдорова, 1988; Рачковская, 1993; Слемнев, Гунин, 1994). Доминанты и содоминанты сообществ — кустарники и настоящие полукустарнички, они создают 80–100% продукции. Участие многолетних и однолетних трав крайне мало (табл.).

Таблица 1

Среднемноголетние величины фитомассы (абс. сух. масса, кг/га) зональных растительных сообществ Гобийской части Монголии (1970–2003 гг.)

Показатели	Северная Гоби			Заалтайская Гоби				
	Степи	Пустыни		Пустыни				
	пустынные	остепненные		остепненные	настоящие			крайнеаридные
Индекс сухости	7.4*	9.4		9.4		13		20
Высота над ур. м., м	1300	1100	1100	1750	1500	1300	1150	780
Сообщество	Холодно-полынно-змеевково-ковыльковое	Брахантемово-реомюриевое	Змеевково-ковыльково-баглуровое	Ковыльково-луково-баглуровое	Реомюриево-симпегмовое	Саксауловое	Реомюриево-селитрянковое	Ильиниевое
Общая фитомасса	10000	4600	-	6330	-	590	-	192
надземная	250	700	250	200	280	260	200	10
приповерхностно-подземная	1350	500	-	130	-	30	50	2
подземная	8400	3400	-	6000	-	300	-	180
Соотношение масс различных горизонтов	1: 5:33	1:0.7: 5	-	1: 0.7:30	-	1:0.1:1.2	1:0.4	1:0.2:18
Однолетняя масса (варьирование)	200 (60–350)	140 (50–340)	200 (50–500)	150 (60–400)	70 (14–240)	30 (17–50)	30 (5–70)	2 (1–7)
Участие биоморф (% от надземной массы)								
Кустарники	2	59	0	0	0	100	70	0
Настоящие полукустарнички	0	38	83	89	100	0	30	100
Примитивные полукустарнички	23	1	0.1	4	0	0	0	0
Злаки	49	0.1	13.1	2	0	0	0	0
Луки	8	0.1	0.4	3	0	0	0	0
Разнотравье	15	1.1	0.4	1	0	0	0	0
Одно-, двулетники	3	0.7	3	1	0	0	0	0

Примечание: * — индекс сухости равен R/Lr, где R — радиационный баланс, ккал/см^2; Lr — затраты тепла на испарение.

В остепнённой пустыне стационарные исследования проводились в луково-ковыльково-баглуровом сообществе на межсайровом водоразделе. Почвы палево-бурые, характеризуются неустойчивым режимом влажности. Показаны значительные флюктуации всех фитоценотических показателей в разные по условиям увлажнения годы. Выявлена зависимость годичного прироста *Anabasis brevifolia* от суммы запасов влаги в почве за июнь–август текущего года в горизонте 0–30 и за сентябрь предыдущего года в горизонте 50–100 см ($r = 0.97$). В подзоне настоящих пустынь исследования проводились в трех сообществах, рас-

пространенных на межсайровых водоразделах: реомюриево-симпегмовом, саксауловом и реомюриево-селитрянковом. В реомюриево-симпегмовом сообществе очень беден видовой состав. Варьирование численности и надземной массы в разные по условиям увлажнения годы выражено слабо. Доминант — *Sympegma regelii*. Сообщество устойчивое. Наибольшее распространение в полосе настоящих пустынь имеют реомюриево-селитрянковые сообщества на серо-бурых почвах. Доминант — *Nitraria sphaerocarpa,* его фитоценотические показатели значительно выше, чем у содоминанта *Reaumuria songarica.* А флюктуации однолетней массы более выражены у *Nitraria sphaerocarpa*. В саксауловом сообществе активное накопление годичного прироста происходит в начале вегетации, а в летний период — плавно, максимум отмечен в августе. В крайнеаридной пустыне рассмотрены сообщества: ильиниевое и саксауловое (межсайровый водораздел) и эфедрово-саксауловое (сайр). Выявлены значительные флюктуации величины годичной продукции *Iljinia regelii*. За годы наблюдений (1977–1993) отмечено только 1 раз семенное возобновление *Haloxylon ammodendron* и *Iljinia regelii*. С увеличением индекса сухости от остепнённых (9.4) к крайнеаридным (20) пустыням фитоценотические показатели (число видов, проективное покрытие) снижаются в разы, а годичный прирост — в 75 раз (табл.).

Таким образом, сезонная динамика однолетней массы характеризуется в сообществах Заалтайской Гоби одновершинным ходом, с максимумом в позднелетний период (август–сентябрь). В целом, этот ход согласуется с ритмом выпадения осадков, запасами влаги в почве и феноритмотипами доминантов пустынь (Казанцева, 2009). Изменение абсолютных величин фитомассы связано с флористическим и биоморфологическим составом сообществ, эколого-физиологическими особенностями доминантов и содоминантов, вертикальным строением фитоценозов. Участие растений основных жизненных форм в накоплении фитомассы степей и пустынь глубоко различно: в сообществах пустынь создание органического вещества осуществляется, в основном, кустарниками и полукустарничками с широко простёртой корневой системой, а в пустынных степях — плотнодерновинными злаками, луками и примитивными полукустарничками. Биопродукционный потенциал видов и сообществ Центральноазиатских степей и пустынь очень высок, но его реализация ограничена дефицитом влаги и азота, избытком тепла и радиации.

Список литературы

Бобровская Н. И. 1998. Об эффективности использования воды пустынными растениями Монголии // Бот. журн. Т. 83. № 9. С. 83–90. — *Гордеева Т. К.* 1977. Особенности вертикальной структуры фитомассы некоторых сообществ Монголии // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. С. 109–118. — *Гунин П. Д., Золотокрылин Н. А.* 1986. Общие черты климата // Пустыни Заалтайской Гоби. М. С. 27–33. — *Гунин П. Д., Слемнев Н. Н., Казанцева Т. И. и др.* 1993. Об экспансии *Ephedra sinica* Stapf в горных экосистемах Гоби (Монголия) // Раст. ресурсы. Т. 29. Вып. 3. С. 7–21. — *Даваажамц Ц.* 1954. Пастбища и сенокосы северной части Убурхангайского аймака МНР: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Л. 18 с. — *Казанцева Т. И.* 2004. Динамика и продуктивность растительных сообществ сомона Булган // Аридные экосистемы. М. Т. 10. № 24–25. С. 135–148. — *Казанцева Т. И.* 2009. Продуктивность зональных растительных сообществ степей и пустынь гобийской части Монголии. М. 336 с. — *Казанцева Т. И., Даваажамц Ц.* 1988. Продуктивность фитоценозов степей и пустынь МНР // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино. С. 242–256. — *Пустыни* Заалтайской Гоби: Природные условия, экосистемы и районирование. 1986. М. 207 с. — *Пустыни* Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. 1988. Л. 208 с. — *Пустынные степи* и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 1. Природные условия (Булган-сомон). 1980. Л. 184 с. — *Пустынные степи* и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования. (Булган-сомон). 1981. Л. 260 с. — *Рачковская Е. И.* 1993. Растительность Гобийских пустынь Монголии. СПб. 133 с. — *Слемнев Н. Н.* 1978. Влияние полива на растения пустынно-степной зоны МНР // География и динамика растительного и животного мира МНР. М. С. 55–59. — *Слемнев Н. Н., Гунин П. Д.* 1994. Функционирование пустынных экосистем Гоби в Монголии // Раст. ресурсы. Т. 30. Вып. 4. С. 1–15. — *Фёдорова И. Т.* 1988. Основные доминанты пустынь Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби. Л. С. 15–44. — *Цаценкин И. А., Юнатов А. А.* 1951. Естественные кормовые ресурсы Монгольской Народной Республики. Восточная часть Гоби М. 350 с. (Труды Монг. комис. АН СССР. Т. 40.) — *Экосистемы Монголии:* распространение и современное состояние. 1995 / Пол ред. П. Д. Гунина, Е. А. Востоковой. М. 223 с. — *Юнатов А. А.* 1950. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М. 223 с. (Труды Монг. комиссии АН СССР. Вып. 39). — *Юнатов А. А.* 1974. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л. 130 с.

СТРУКТУРА И БИОМАССА КУСТАРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ НА РАЗЛИЧНЫХ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ТЕРРИТОРИЯХ ПРЕДГОРНОЙ ЗОНЫ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Л. М. Калашникова

Кабардино-Балкарский государственный университет
360004, Нальчик, ул. Чернышевского, 173. E-mail: klm49@mail.ru

Ключевые слова: *кустарниковые сообщества, антропогенная нагрузка, видовой состав.*

На леса и кустарниковые сообщества в предгорной зоне Кабардино-Балкарской республики (КБР) в настоящее время оказывают воздействие в той или иной степени пастбищный, транспортный, хозяйственно-животноводческий и земледельческий виды антропогенных факторов.

В 2007–2010 гг. нами проведены исследования кустарниковых сообществ с целью изучения состава, структуры, естественной и антропогенной сукцессионной динамики кустарниковой растительности предгорной зоны Чегемского и Черекского районов Кабардино-Балкарской республики.

Описание и оценка состояния древесно-кустарниковых фитоценозов проводилась путем закладки пробных площадей. Число видов переводилось на 1 га и вычислялась абсолютная и относительная биомасса каждого вида в кубических метрах на гектар. По относительной биомассе составлялась формула видового состава кустарников. Видовой состав обозначался формулой, в которую входят условные сокращенные названия видов и цифровые коэффициенты, выражающие степень их участия по запасу на каждой площади (Волкович, 1984).

Для составления такой формулы вычисляют, сколько процентов от общего запаса древесно-кустарникового фитоценоза составляет запас каждой породы, округляют эти проценты до 10 и нули отбрасывают. Сумма числовых коэффициентов должна быть равна 10. Если порода составляет 2–5 % от общего запаса, то она включается в формулу через знак +, если меньше 2 %, то с индексом «ед». Породы в формуле располагаются по мере уменьшения коэффициентов.

Для оценки антропогенного воздействия использовали шкалу показателей, предложенную Н. Л. Цепковой с соавт. (1996).

Нами были заложены пробные площади с различной антропогенной нагрузкой, по каждой площади проводился анализ видового состава кустарниковой растительности. Исследования провели в Черекском и Чегемском районах КБР расположенных на одной высоте лесной зоны, но отличающихся видовым составом древесно-кустарниковых сообществ. По дендрофлористическому районированию Кабардино-Балкарии Чегемо-Череко-Суканский подрайон начинается от Кестанды на восток через хребет Каргашинлитау по северному склону Скалистого хребта до Куинги, на восток и на юг до Главного Кавказского хребта (Шхагапсоев, Старикова, 2002).

Площадь 1 в Черекском районе расположена по правому берегу р. Жемтала, слева от центральной дороги из ущелья Сукан-Су в сторону федеральной трассы Ростов — Баку. Лесная часть примыкает довольно близко к дороге. Антропогенное вмешательство незначительно. К лесной части примыкает влажный луг с характерными видами. Кустарниковая растительность площади представлена видами *Prunus divaricata Ledeb., Thelycrania australis* (C. A. Mey.) Sanadze, *Alnus incana* (L.) Moench*, Euonymus europaea* L., *Salix caprea* L., *Rosa canina* L., *Sambucus nigra* L. (табл. 1). Эдификаторы и соэдификаторы на других пробных площадях этого района — *Viburnum opulus* L., *Crataegus kyrtostyla* Fingerh., *Rubacer odoratum* (L.) Rydb., *Rubus caesius* L.

Таблица 1

Характеристика видового состава древесно-кустарниковых зарослей площади 1 Черекского района КБР

Вид / сокр. название	Число кустов на 1 га	Число побегов на 1 га	Относ. численность вида, %	Среднее число побегов в кусте, шт.	Средняя высота побега, м	Средний диаметр побега, м	Абсолютная биомасса, м³/га	Относ. биомасса, %
Prunus divaricata Ledeb. (*P*)	206	1236	11.9	6.2	7.2	0.13	118.1	21.8
Thelycrania australis (C. A. Mey.) Sanadze (*T*)	602	2408	23.2	4.3	5.4	0.16	261.3	48.2
Alnus incana (L.) Moench (*A*)	315	1890	18.2	5.8	4.3	0.12	91.9	16.9
Euonymus europaea L. (*E*)	304	608	5.9	1.8	5.5	0.15	59.1	10.9
Salix caprea L. (*Sl*)	210	840	8.1	2.0	1.7	0.10	11.2	2.1
Rosa canina L. (*R*)	308	1540	14.8	4.8	2.7	0.012	0.5	0.09
Sambucus nigra L. (*S*)	916	1852	17.9	1.8	0.5	0.015	0.16	0.01
ИТОГО	2861	10374	100	-	-	-	542.3	100

Преобладающим видом на данной площади является свидина южная и алыча с относительной биомассой — 48.2 % и 21.8 %. Формула видового состава по биомассе**:** *4T2P2AE+SleðRS*; по числу видов — *2T2A2БSRPESl.*

Площадь 2 была выделена нами выше с. Жемтала, примерно в 1 км в сторону ущелья Сукан-Су. В описываемом фитоценозе можно выделить 3 яруса. Первый ярус — из ивы, ольхи до 4.7 м, второй — из ка-

лины до 3.1 м и третий — из малины, шиповника, бузины черной до 1.5 м. Характеристика первого яруса: общая биомасса — 170.7 м^3/га; общее число побегов — 3325 шт. Относительная биомасса для ольхи — 37.6 %; ивы — 21.0 %. Относительная численность для ольхи — 21.1 %, для ивы — 11.2 %. Характеристика второго яруса: общая биомасса — 119.8 м^3/га; общее число побегов — 1923 шт.; относительная биомасса для калины — 41.1 %.

Характеристика третьего яруса: общая биомасса — 0.72 м^3/га; общее число побегов — 5046 шт. Относительная биомасса для бузины, малины и шиповника — по 0.1 %; ежевики сизой — 0.01 %.

Общая формула видового состава по биомассе: *4V4A2SleдThRuRE*. Преобладающим видом по относительной биомассе является калина — 41.1 %. Самая низкая биомасса характерна для ежевики — 0.01 %. Однако по числу побегов на 1 га преобладающими являются ольха и бузина — 2173 и 2007 соответственно.

Интерес представляет площадь 3, расположенная в районе фермы, находящейся рядом с селением. Наличие оврага меняет водный и температурный режим, что сказывается и на наличии представителей кустарниковых растений. Можно выделить 3 яруса: первый состоит из алычи и ольхи — от 6.2 м, второй — из бересклета и боярышника — от 5.5 м и третий — из шиповника и бузины черной — от 1.6 м.

Характеристика первого яруса: общая биомасса — 219.9 м^3/га; общее число побегов — 2899 шт. Относительная биомасса для алычи — 8.9 %, для ольхи — 53.4 %. Характеристика второго яруса: общая биомасса — 131.7 м^3/га; общее число побегов — 1748 шт. Относительная биомасса для боярышника — 23.7 %, для бересклета — 13.7 %. Характеристика третьего яруса: общая биомасса — 0.94 м^3/га; общее число побегов — 2704 шт. Относительная биомасса для шиповника — 0.29 %, для бузины — 0.01 %.

Общая формула видового состава по биомассе: *5A2CEPeдRS*; по числу видов *3A2R*. Преобладающим видом по относительной биомассе является ольха — 53.4 %. Самая низкая биомасса характерна для бузины черной — 0.01 %.

Нарушение почвенного покрова, оголенность участков наиболее выражена на площадях 3 и 4. Здесь также можно наблюдать наличие кострищ, сильно выражена тропинчатость, много мусора, так как на эти площадки наиболее часто вывозят мусор. На площади 4 проводится сбор плодов и травянистых растений. Уплотнение и разрушение верхнего слоя почвы приводит к нарушению гидротермического режима в верхних горизонтах почвенного профиля, что отрицательно влияет на деятельность корневой системы. Уплотненная почва имеет и другие отрицательные свойства. Она содержит меньше гумуса. Чем плотнее почва, тем меньше в ней воздушных промежутков, следовательно, нарушается воздушное корневое питание и растения испытывают угнетение.

Нами проведены исследования кустарниковых сообществ в урочище Чаты-Баш Чегемского района выше с. Хушта-Сырта КБР.

Кустарниковая растительность площади характерна для лесной зоны этого зонального пояса. Видовой состав кустарников представлен видами: *Berberis vulgaris* L., *Viburnum opulus, Rubus idaeus* L., *Hippophae rhamnoides* L., *Sorbus aucuparia* L., *Ribes nigrum* L., *Rosa canina, Rosa tchegemensis Galushko* (табл. 2).

Преобладающими видами являются облепиха, калина, шиповники, составляя более 50 % подлеска с относительной биомассой — 67.6 %. В описываемом фитоценозе можно выделить 2 яруса.

Первый ярус: *Berberis vulgaris, Viburnum opulus, Rubus idaeus, Hippophae rhamnoides, Sorbus aucuparia, Ribes nigrum, Rosa canina* — до 3 м.

Второй ярус: *Rubus idaeus, Ribes nigrum, Rosa tchegemensis* — до 1.5 м.

Общая формула видового состава по биомассе: *2H2RRtVRu eдBeдRi*; преобладающим видом по относительной биомассе является *Hippophae rhamnoides* и *Rosa canina* — 38.7 %. Самая низкая биомасса у *Berberis vulgaris*– 3.02 %.

Таблица 2

Биоразнообразие кустарниковых сообществ пробной площади 4 лесного пояса Чегемского района КБР

Вид / сокр. название	Число кустов на 1 га	Число побегов на 1 га	Относ. численность вида, %	Среднее число побегов в кусте, шт.	Средняя высота побега, м	Средний диаметр побега, м	Абсолютная биомасса, м^3/га	Относ. биомасса, %
Berberis vulgaris L. (*B*)	372	3720	16.7	10.0	1.7	0.006	0.18	3.0
Viburnum opulus L.(*V*)	41	352.6	1.9	8.6	2.5	0.031	0.66	11.1
Rubus idaeus L. (*Ru*)	386	8144.6	17.3	21.1	1.1	0.009	0.57	9.6
Hippophae rhamnoides L. (*H*)	285	1425	12.8	5.0	2.0	0.023	1.18	19.8
Sorbus aucuparia L. (*So*)	48	345.6	2.2	7.2	2.4	0.035	0.79	13.3
Ribes nigrum L. (*Ri*)	272	1686.4	12.2	6.2	1.5	0.014	0.39	6.6
Rosa tchegemensis Galushko (*Rt*)	391	1603.1	17.5	4.1	0.5	0.02	1.01	16.9
Rosa canina L. (*R*)	432	1857.6	19.4	4.3	2.0	0.02	1.17	19.7
ИТОГО	2227	18884.8	100	–	–	–	5.95	100

Однако по числу побегов на 1 га преобладающими является *Rubus idaeus*. Общая формула относительной численности видов *2Ru2R2Rt2БВHRieдVeдS*.

Таким образом, из дикорастущих кустарниковых форм Чегемского ущелья, имеющих ценные декоративные свойства можно отметить облепиху, калину, барбарис, различные виды шиповников, которые мож-

но использовать в озеленении и любительском садоводстве. Составляя подлесок, кустарниковая растительность позволяет сохранить микроклимат, водный и воздушный режим лесного пояса.

Для сохранения численности видов кустарников и деревьев в данном районе следует принять меры по охране: уменьшить выпас животных, не допускать захламленности и замусоренности, контролировать сбор плодов и лекарственных трав, проводить чистку кустарников.

Список литературы

Волкович В. Б. 1994. Методы описания и хозяйственной оценки растительных сообществ. Нальчик. 53 с. — *Калашникова Л. М.* 2009.Кустарниковые фитоценозы под влиянием антропогенного фактора // Экология биосистем: Проблемы изучения, индикации и прогнозирования. Материалы 11-й Междунар. науч.-практ. конф. 25–30 авг. 2009 г. Астрахань. С. 232–233. — *Калашникова Л. М., Балкарова Р. З.* 2004. Видовой состав кустарниковых фитоценозов предгорной и степной зон Кабардино-Балкарской республики // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар. С. 24. — *Цепкова Н. Л., Разумов В. В., Калашникова Л. М.* 1996. Подходы к оценке рекреационного воздействия на горные леса Северного Кавказа // Вестник КБГУ. Серия биол. науки, вып. 1. С. 105–107. — *Шхагапсоев С. Х., Старикова Н. В.* 2002. Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии. Нальчик. 113 с.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЕЛИ СИБИРСКОЙ ПО РАДИАЛЬНОМУ ПРИРОСТУ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ

П. Н. Катютин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: PauRussia@yandex.ru

Ключевые слова: *ель сибирская, послепожарные сукцессии, радиальный прирост деревьев.*

Радиальный прирост древесных растений рассматривается как важнейшая характеристика, отражающая динамику влияния внутренних ценотических и внешних природных и антропогенных факторов. Большой теоретический и практический интерес представляет выявление закономерностей связи радиального прироста древесных растений с их возрастом и размерным рангом на разных стадиях формирования популяций древесных растений. Целью работы является анализ радиального прироста разных компонентов ценопопуляций ели сибирской в лесных сообществах, находящихся на разных стадиях послепожарного восстановления.

Исследования выполнены на территории Кольского полуострова в северотаежных елово-березовых и еловых лесах зеленомошной группы с давностью последнего пожара 55, 260 и более 500 лет. Давность пожара в исследованных сообществах устанавливалась по кернам, которые отбирались у живых деревьев, имеющих пожарные повреждения стволов (не менее 5 особей) в радиусе 50–100 м от пробной площади. При их отсутствии давность пожара оценивалась на основе анализа возрастного распределения особей и запаса древесины в древостое, а также по максимальному возрасту деревьев, выросших на вывалах. При этом учитывалась давность вывала, примерный возраст выпавшего дерева, а также наличие или отсутствие на его стволе и наиболее крупных корнях следов пожара.

Исследования проводились на 6 постоянных пробных площадях размером 0.1–0.15 га (табл.). На каждой пробной площади у всех особей ели сибирской измерялись высота и диаметр основания ствола. Возраст и величина радиального прироста особей, имеющих диаметр ствола на высоте 1.3 м более 4 см, определялись по кернам, отобранным у основания ствола. Возраст и радиальный прирост особей меньшего размера определялись по спилам и срезам у основания ствола модельных экземпляров, которые отбирались в 5-метровой зоне, расположенной по периметру пробной площади. На каждой пробной площади был определен прирост за первые 5 и 20 лет жизни у 40–70 живых особей древесных растений, не имеющих повреждения ствола сердцевинными гнилями.

Измерение величины радиального прироста проводилось с использованием стереоскопического микроскопа МБС-1. На основании измеренных величин рассчитывался средний годичный радиальный прирост в течение первых 5 лет жизни особей — Z_5:

$$Z_5 = \frac{\sum_{i=n} z_i^1 + z_i^2 + \ldots + z_i^5}{5n},$$

где z_i^1, z_i^2, ..., z_i^{20} — измеренные годичные приросты i-го дерева за 1-й, 2-й, …, 5-й годы роста (от сердцевины), мм; n — количество анализируемых особей.

Аналогичным образом рассчитывался средний годичный радиальный прирост за первые 20 лет жизни особей (Z_{20}).

Для анализа связи радиального прироста с возрастом и морфометрическими параметрами особей использовался регрессионный анализ. Сравнение коэффициентов линейных уравнений и средних значений

радиального прироста отдельных групп особей в исследованных популяциях проводилось с использованием критериев Стьюдента и Уилкоксона; сравнение величин коэффициентов корреляции — на основе Z-преобразования Фишера по критерию Стьюдента.

Таблица

Характеристика популяций ели сибирской в исследованных лесных сообществах

Давность пожара, лет	Древостой					Подрост		Возобновление	
	Средние			Плотность, экз./га	G, м²/га	Средний возраст, лет	Плотность, экз./га	Средний возраст, лет	Плотность, экз./га
	возраст, лет	H, м	$D_{1.3}$, см						
55	53	6.2	7.6	2750	13.7	43	415	18	2820
260	183	14.1	15.7	800	14.1	84	300	33	480
260	190	10.8	11.8	1500	16.8	101	295	30	625
260	204	12.4	14.9	800	14.2	86	225	24	715
> 500	184	11.6	12.9	1200	15.2	49	275	9	1955
> 500	230	13.7	17.1	620	14.2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.

Примечание: H — высота; $D_{1.3}$ — диаметр на высоте 1.3 м; G — сумма площадей сечений; н.д. — нет данных.

В исследованных северотаежных лесных сообществах средний радиальный прирост отдельных особей в популяциях ели сибирской в начальный период развития (первые 2 десятилетия жизни) варьирует от 0.03–0.06 до 0.82–0.85 мм·год. Указанный диапазон значений прироста одинаков для трех основных стадий послепожарной сукцессии: начальной (55 лет после пожара), промежуточной (260 лет после пожара) и терминальной (более 500 лет после пожара).

В исследованных популяциях ели сибирской величина среднего годичного радиального прироста за первые 5 и 20 лет жизни особей характеризуется положительной линейной связью с их возрастом (рис.). На начальной и промежуточной стадиях сукцессии связь прироста с возрастом (r = 0.97–0.99) является более тесной, чем на терминальной стадии в сообществе с давностью более 500 лет (r = 0.73–0.80).

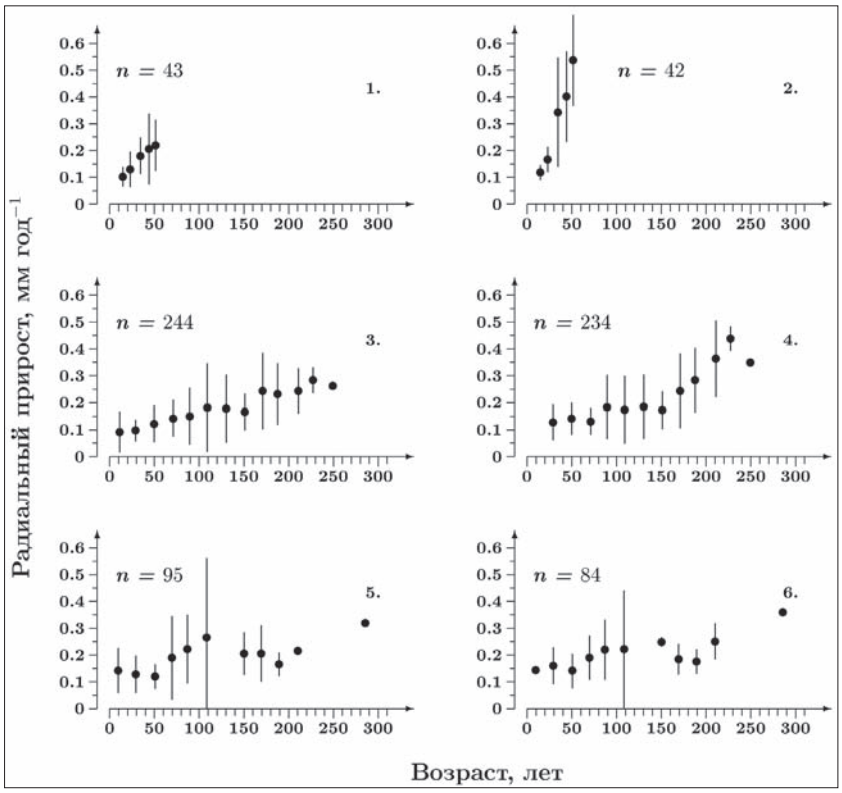


Рис. Связь радиального прироста за первые 5 (1, 3, 5) и 20 лет (2, 4, 6) жизни особей ели сибирской с их возрастом в лесах с давностью пожара 55 (1, 2), 260 (3, 4) и более 500 (5, 6) лет.

Во всех исследованных популяциях средний радиальный прирост младших возрастных поколений на начальных этапах онтогенеза находится в пределах от 0.10 до 0.14 мм·год и достоверно не различается. При давности пожара 55 и 260 лет средний прирост старших возрастных поколений ели за первые 5 лет жизни (соответственно 0.22 и 0.23 мм·год) превосходит прирост младших в 2–3 раза, за первые 20 лет (0.55 и 0.40 мм·год) — в 3–4 раза. В климаксовом ельнике с давностью пожара более 500 лет превышение среднего радиального прироста старших поколений ели за первые 5 и 20 лет (0.32 и 0.29 мм·год) над приростом младших является 2.0–2.5-кратным.

Согласно полученным данным, различия в радиальном приросте крайних возрастных поколений наиболее резко выражены на начальной и промежуточной стадиях сукцессии, т. е. в тех популяциях ели сибирской, где старшие поколения сформированы особями первых послепожарных генераций.

Анализ связи прироста с возрастом показывает, что в популяциях, находящихся на начальном и промежуточном этапах восстановления, прирост за первые 5 лет более медленно изменяется в возрастном ряду особей, чем прирост за первые 20 лет. Это объясняется тем, что по мере развития сеянцев хвойных и перехода в возрасте более 5 лет к фазе прогрессирующего роста более отчетливо начинает проявляться различие ценотических условий, в которых проходили начальные этапы развития разных поколений.

При давности пожара более 500 лет средний годичный прирост за первые 5 и 20 лет у особей старших поколений существенно не различается. Таким образом, в климаксовых лесах не только у современного

младшего, но и у старшего поколения ели в первые 20 лет жизни прирост существенно не увеличивался. Из приведенных данных следует, что только первые послепожарные генерации ели на начальных стадиях онтогенеза имеют прогрессирующий прирост; у поколений, появляющихся на 30 лет позже, эта естественная закономерность роста нарушается.

Установленные особенности роста разных возрастных поколений ели сибирской обусловлены характером внутри- и межпопуляционной конкуренции древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий. Особи первых послепожарных генераций ели на начальных этапах развития испытывают конкурентное воздействие только со стороны молодой популяции березы пушистой и отличаются прогрессирующим радиальным приростом. Примерно через 20 лет после начала массового заселения ели в результате начавшейся внутрипопуляционной конкуренции происходит резкое снижение и стагнация радиального прироста у вновь появляющихся поколений.

Основные закономерности связи радиального прироста особей ели сибирской с морфометрическими параметрами — высотой и диаметром основания ствола — идентичны.

На начальном этапе сукцессии при давности пожара 55 лет связь радиального прироста с морфометрическими показателями имеет строго линейный характер. Средний прирост за первые 5 лет у особей с крайними значениями морфометрических параметров (0.12 и 0.26 мм·год) различается примерно в 2 раза, за первые 20 лет — в 4 раза (0.14 и 0.58 мм·год).

Радиальный прирост особей с минимальными значениями высоты и диаметра за первые 5 и 20 лет существенно не различается. В то же время у особей с наиболее высокими значениями высоты и диаметра средний годичный прирост за первые 20 лет существенно превосходит прирост за первые 5 лет. Таким образом, в рассматриваемых условиях особи с максимальным и прогрессирующим начальным приростом имеют более высокую вероятность достичь более крупного размерного ранга в составе популяции.

Сопоставление прироста за первые 5 лет у особей ели сибирской, относящихся к крайним возрастным и размерным категориям, в сообществе с давностью пожара 55 лет обнаружило идентичность его значений у особей как минимального (0.12 мм·год), так и максимального возраста и размера (0.22 и 0.26 мм·год). То же касается прироста за первые 20 лет (0.13 и 0.14 мм·год, 0.55 и 0.58 мм·год). Этот результат представляется вполне логичным, так как особи первых послепожарных генераций, отличающиеся наиболее высоким приростом, имеют также и наибольшую вероятность достичь впоследствии высокого размерного ранга.

На промежуточном этапе послепожарного восстановления при давности пожара 260 лет зависимость начального радиального прироста особей ели от их высоты и диаметра наиболее точно аппроксимируется экспоненциальными уравнениями. В этом случае, так же, как на начальном этапе сукцессии, величина начального радиального прироста особей ели является достоверным индикатором их современного размерного ранга в популяции. Превышение радиального прироста за первые 5 и 20 лет у группы особей с максимальными значениями высоты и диаметра (0.62 и 0.67 мм·год) над приростом особей с минимальными значениями (0.10 и 0.12 мм·год) является примерно 6-кратным.

При давности пожара 260 лет начальный прирост особей с наименьшими размерными параметрами (0.10–0.12 мм·год) достоверно не отличается от соответствующих значений в сообществе с давностью пожара 55 лет. То же касается прироста за первые 20 лет у особей с максимальными размерами (0.67 мм·год). Однако средний прирост наиболее крупных деревьев за первое 5-летие жизни в сообществе с давностью пожара 260 лет (0.62 мм·год) оказался существенно более высоким, чем при давности пожара 55 лет.

Кроме того, в сообществах с давностью пожара 260 лет средний радиальный прирост за первые 5 и 20 лет у наиболее крупных особей оказался достоверно выше, чем у особей старших возрастных поколений. Этот результат свидетельствует о том, что в данном случае имело место расслоение особей в составе последних по ростовым характеристикам.

Можно предположить, что в данном случае происходило неравномерное заселение ели после пожара. Самые первые генерации были немногочисленными и имели высокий прирост; поколения, появившиеся несколько позже и, по-видимому, имевшие более высокую плотность особей, оказались в условиях конкуренции с первым поколением, что и привело к снижению их начального прироста.

На терминальной стадии сукцессии в сообществах с давностью пожара более 500 лет радиальный прирост особей на начальных этапах развития не связан с их современным размерным рангом в популяции. Таким образом, в этих условиях как деревья первой величины, так и особи с минимальными параметрами в составе популяции ели на начальных этапах развития имеют одинаковый радиальный прирост, составляющий в среднем ~0.20 мм·год. При этом средний годичный прирост отдельных особей в популяциях ели в этих сообществах варьирует от 0.04–0.06 до 0.84 мм·год.

Проведенное исследование позволяет сделать следующие выводы:

1. В условиях Кольского полуострова расчетный средний радиальный прирост особей ели сибирской в начальный период развития (первые 5 и 20 лет) варьирует в пределах от 0.03–0.06 до 0.82–0.85 мм·год независимо от стадии формирования популяции (давности последнего пожара). Максимальные значения прироста лимитируются зонально-региональными почвенно-климатическими условиями. Минимальные значения отражают нижний предел скорости роста, необходимый для выживания ели сибирской.

2. На начальной (55 лет после пожара) и промежуточной (260 лет после пожара) стадиях сукцессии радиальный прирост особей в популяциях ели сибирской характеризуется тесной связью (r = 0.80–0.99) с их возрастом, высотой и диаметром. Тип связи зависит от давности пожара: линейная на начальной стадии сукцессии и экспоненциальная — на промежуточной. Различие начального радиального прироста крайних возрастных поколений и особей крайних размерных градаций является в среднем 2–6-кратным.

3. В северотаежных лесных сообществах начальный радиальный прирост новых поколений снижается до минимальных значений через 30–35 лет после начала массового послепожарного заселения ели. На начальных и промежуточных стадиях сукцессий существенным фактором, определяющим скорость роста поколений ели сибирской в первые два десятилетия жизни, является временной интервал между их возрастом и возрастом первых послепожарных генераций.

4. Характерное для сообществ с давностью пожара 55 и 260 лет строгое соответствие начального радиального прироста и размерного ранга особей в популяциях ели сибирской свидетельствует о стабильности мозаики ценотической среды на начальной и промежуточной стадиях послепожарной сукцессии.

5. Отсутствие связи начального радиального прироста особей ели сибирской с их размерным рангом на терминальной стадии послепожарной сукцессии является отражением динамичности ценотической среды во времени и пространстве, которая создается непрерывно идущими локальными процессами оконной динамики и является характерной особенностью ненарушенных лесных сообществ.

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В УСЛОВИЯХ ЗАПОВЕДНОГО РЕЖИМА (НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «ГАЛИЧЬЯ ГОРА» ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ)

А. И. Кирик [1], Л. Н. Скользнева [2]

[1] Воронежский государственный университет
394006, Воронеж, Университетская пл., 1. E-mail: umacsvrn@mail.ru

[2] Заповедник «Галичья гора»
399240, Липецкая обл., Задонский р-н, с. Донское, заповедник «Галичья гора». E-mail: vgu@zadonsk.lipetsk.ru

Ключевые слова: *динамика, сукцессия, зарастание, заповедный режим, степная растительность.*

Организация заповедного режима на сохранившихся участках степной растительности сопровождается значительными изменениями в составе растительного покрова. Результаты исследований динамики растительности луговых степей Среднерусской лесостепи за 100-летний период показывают устойчивую тенденцию к зарастанию заповедных территорий древесно-кустарниковыми видами (Казанцева и др., 2008; Скользнева, Кирик, 2009). Из анализа литературных данных следует, что многие фрагменты луговых степей сохранились до настоящего времени благодаря воздействию антропогенных факторов. С введением заповедного режима на этих участках начинается демутационная сукцессия. Типичным примером могут служить урочища Галичья гора и Быкова Шея заповедника «Галичья гора», расположенного в Липецкой области.

Целью исследований являлось установление причин и интенсивности зарастания степей в условиях заповедного режима, а также оценка влияния последствий этого процесса на степную флору.

При первом изучении растительности территории Галичьей горы в 1908–1911 гг. на ней отсутствовал лес, что было связано с деятельностью человека. О былой лесистости свидетельствовали остатки крупных перегнивших пней и корней деревьев на отдельных участках урочища (Хитрово, 1913). Вплоть до 1925 г. плато Галичьей горы распахивалось, а степная растительность, с участием таких редких видов, как *Potentilla pimpinelloides*[1]*, *Schivereckia podolica* и др., сохранялась лишь узкой полосой на присклоновой части урочища. Признаки облесения появились уже через 11 лет после организации заповедного режима. Были обнаружены *Pinus sylvestris, Pyrus communis, Populus tremula, Salix caprea, S. fragilis* (Марфин, 1940). С 1911 г., когда на территории урочища насчитывалось всего 4 древесных вида (Хитрово, 1913), встречаемость деревьев многократно возросла (табл. 1).

В настоящее время на склонах Галичьей горы восстанавливается лесной тип растительности с доминированием *Quercus robur, Acer negundo, A. tataricum*, реже *A. platanoides*, *Tilia cordata*. В пойме сформировались сообщества из *Acer negundo* с участием *Salix fragilis*.

До организации заповедника на территории урочища Быкова Шея склоны балки Сухая Лубна были заняты преимущественно степной растительностью. Виды рода *Salix* встречались на дне балки (в пойме р. Сухая Лубна), сосна, береза и дуб входили в состав искусственных противоэрозионных лесных насаждений. В настоящее время на территории урочища встречается 20 видов деревьев (табл. 1), в том числе такие адвенты, как *Fraxinus americana, F. pennsylvanica, F. lanceolata.* Большинство широколиственных деревьев произрастает в пойме. Крутые склоны балки заселяет *Pinus sylvestris,* что связано с наличие на них эродированных участков с разреженным травостоем.

[1] Латинские названия видов приведены по С. К. Черепанову (1995).

Таблица 1

Динамика встречаемости деревьев на территории урочищ Галичья гора и Быкова Шея

№ п/п	Виды	Урочище Галичья гора			Урочище Быкова Шея		
		1911 (Хитрово, 1913)	1946 (Виноградов, Голицын, 1949)	2006 (Скользнева, Кирик, 2009)	1979 (Григорьевская, 1979)	1988 (Тихомиров и др., 1988)	2007 (Скользнева и др., 2009)
1	*Acer campestre*	–	–	+	–	–	–
2	*Acer negundo*	–	–	+	–	+	+
3	*Acer platanoides*	–	+	+	–	–	–
4	*Acer tataricum*	+	+	+	+*	+	+
5	*Alnus glutinosa*	–	–	–	+*	+	+
6	*Betula pendula*	–	–	+	+	+	+
7	*Cerasus vulgaris*	–	–	–	–	+	+
8	*Fraxinus americana*	–	–	+	–	–	+
9	*Fraxinus excelsior*	–	–	+	–	–	–
10	*Fraxinus pennsylvanica*	–	–	+	–	–	+
11	*Fraxinus lanceolata*	–	–	+*	–	–	–
12	*Malus domestica*	–	–	–	+*	+	+
13	*Malus praecox*	–	+	+	+*	+	+
14	*Padus racemosa*	–	+	+	–	–	–
15	*Pinus sylvestris*	–	+	+	+	+	+
16	*Populus tremula*	–	+	+	+*	+	+
17	*Pyrus communis*	–	+	+	+*	+	+
18	*Quercus robur*	+	+	+	+	+	+
19	*Salix alba*	–	–	+	–	–	–
20	*Salix caprea*	–	+	+	+*	+	+
21	*Salix fragilis*	–	+	+	+	+	+
22	*Salix pentandra*	+	+	+	+	+	+
23	*Sorbus aucuparia*	–	+	+	–	+	+
24	*Tilia cordata*	+	+	+	–	–	–
25	*Ulmus laevis*	–	+	+	+*	+	+
26	*Ulmus minor*	–	–	+	–	+	+
Общее количество видов		4	14	23	13	17	19

Примечание. * — по данным гербария заповедника «Галичья гора» (VU).

Таким образом, инвазия во флору заповедных участков различных видов деревьев имеет необратимый характер. Особенно интенсивно формируется лесной тип растительности на территории урочища Галичья гора. Процессу внедрения древесных видов на Галичью гору и Быкову Шею способствовали, в первую очередь, заповедный режим, исключивший выпас животных и сенокошение, а также формирование лесных полос в непосредственной близости от границ заповедника. Увеличение, особенно в последние годы, облесенности поймы р. Дон, примыкающей к заповеднику, также ускорило процесс зарастания. Это связано с уменьшением поёмности, вызвавшим выпадение некоторых видов ив (*Salix fragilis, S. alba*) и активное внедрение в пойменные экосистемы *Acer negundo*.

Созданию благоприятных условий для развития деревьев способствует интенсивное закустаривание территории охраняемых участков. Кустарниковые сообщества доминируют в настоящее время на большей части территории урочища Галичья гора и значительно расширяют занимаемые площади на склонах урочища Быкова Шея. Несмотря на небольшое увеличение видового разнообразия, кустарники повсеместно расширяют площадь своих популяций, способствуя мезофитизации условий произрастания (табл. 2).

Помимо типичных степных видов (*Amygdalus nana, Cerasus fruticosa, Spiraea crenata* и др.) на территории урочищ появляются лесные кустарники (*Corylus avellana, Euonymus europaea, Rubus idaeus*). Это приводит к постепенному вытеснению степных злаков и разнотравья.

В результате исследований установлено, что увеличение площади древесно-кустарниковой растительности отрицательное влияние на степную флору заповедных участков. На территории урочища Галичья гора исчезли *Stipa pulcherrima, Onosma simplicissima, Lupinaster litwinowii, Galatella angustissima, G. linosyris, Silene wolgensis, Elymus fibrosus* и др. На Быковой Шее не обнаружены популяции *Helictotrichon desertorum*, *Schivereckia podolica, Astragalus dasyanthus, Asplenium ruta-muraria*. На обоих участках сократилась площадь популяций *Potentilla pimpinelloides*, на территории урочища Быкова Шея — *Galatella villosa, Onosma simplicissima, Clausia aprica,* на Галичьей горе — *Schivereckia podolica, Ephedra distachya*. Интенсивное зарастание заповедных территорий древесно-кустарниковой растительностью существенно изменяет фитоценотический оптимум представителей степной флоры, в том числе редких и реликтовых видов. Для большинства из них оптимальной средой обитания являются каменистые степи на слабозадернованных склонах.

Для поддержания этих условий и сохранения популяций редких видов необходимо изменить режим охраны, введя элементы антропогенного воздействия: умеренный выпас и сенокошение.

Таблица 2

Динамика встречаемости кустарников на территории урочищ Галичья гора и Быкова Шея

№ п/п	Виды	Урочище Галичья гора			Урочище Быкова Шея		
		1911 (Хитрово, 1913)	1946 (Виноградов, Голицын, 1949)	2006 (Скользнева, Кирик, 2009)	1979 (Григорьевская, 1979)	1988 (Тихомиров и др., 1988)	2007 (Скользнева и др., 2009)
1	*Amygdalus nana*	+	+	+	+	+	+
2	*Caragana arborscens*	–	–	+	–	+	+
3	*Cerasus fruticosa*	+	+	+	+	+	+
4	*Chamaecytisus ruthenicus*	+	+	+	+	+	+
5	*Cornus sanguinea*	+	+	+	–	–	–
6	*Corylus avellana*	–	–	+	–	+	+
7	*Cotoneaster alaunicus*	+	+	+	–	–	–
8	*Crataegus ambigua*	–	–	+	–	–	–
9	*Crataegus monogyna*	–	–	+	–	–	–
10	*Euonymus europaea*	–	–	+	–	–	–
11	*Euonymus verrucosa*	+	+	+	+	+	+
12	*Frangula alnus*	+	–	–	–	–	–
13	*Genista tinctoria*	+	+	+	+	+	+
14	*Juniperus communis*	–	+	–	–	–	–
15	*Ligustrum vulgare*	–	–	–	+	+	+
16	*Lonicera tatarica*	–	+	+	–	–	+
17	*Prunus insititia*	+	–	–	–	–	–
18	*Prunus spinosa*	+	+	+	+	+	+
19	*Rhamnus cathartica*	+	+	+	+	+	+
20	*Ribes nigrum*	–	–	+	–	+	+
21	*Rosa corymbifera*	–	–	–	–	–	+*
22	*Rosa glabrifolia*	+	+	+	–	–	–
23	*Rosa gorinkensis*	–	–	+	–	–	–
24	*Rosa kujmanica*	–	–	–	–	+**	–
25	*Rosa majalis*	+	+	+	+	+	+
26	*Rosa podolica*	–	–	+	–	–	–
27	*Rosa pomifera*	+	+	+	–	–	–
28	*Rosa subpomifera*	–	–	+	–	–	–
29	*Rosa villosa*	+	+	+	–	–	–
30	*Rubus caesius*	+	+	+	+	+	+
31	*Rubus idaeus*	–	+	+	+	+	+
32	*Salix alba*	–	–	–	+	+	+
33	*Salix aurita*	–	–	–	+*	+	+
34	*Salix cinerea*	–	+	+	–	+	+
35	*Salix dasyclados*	–	–	–	+	+	+
36	*Salix myrsinifolia*	–	–	–	+	+	+
37	*Salix rosmarinifolia*	–	–	–	+	+	+
38	*Salix starkeana*	–	–	+	+	+	+
39	*Salix triandra*	–	–	–	+	+	+
40	*Salix viminalis*	+	+	+	–	+*	+
41	*Salix vinogradovii*	+	+	+	–	–	+
42	*Sambucus racemosa*	–	+	+	+	+	+
43	*Spiraea crenata*	+	+	+	+	+	+
44	*Spiraea litwinowii*	+	+	+	+	+	+
45	*Syringa vulgaris*	–	–	+	–	–	–
46	*Viburnum opulus*	–	–	+	–	–	–
Общее количество видов		20	23	34	21	27	29

Примечание. * — по данным гербария заповедника «Галичья гора» (VU); ** — по данным С. В. Голицына (1970).

Список литературы

Виноградов Н. П., Голицын С. В. 1949. Послевоенное состояние наиболее интересных местонахождений реликтовых растений Верхнего Поосколья и Северо-Донского реликтового района // Труды Воронеж. ун-та. Т. 15. С. 164–207. — *Голицын С. В.* 1970. Реликтовые растения — живые ископаемые нашего края // Природа Липецкой области и ее охрана. Воронеж. С. 120–127. — *Голицын С. В.* 1977. Флора Быковой Шеи и Плющани // Материалы к познанию природы Галичьей горы. Воронеж. С. 23–43. — *Григорьевская А. Я.* 1979. Растительность Быковой Шеи и ее охрана // Изучение заповедных ландшафтов Галичьей горы. Воронеж. С. 43–69. — *Казанцева Т. И., Бобровская Н. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В.* 2008. Динамика растительности 100-летней залежи Каменной степи (Воронежская область) // Бот. журн. Т. 93. № 4. С. 620–633. — *Марфин Ф. С.* 1940. Современное состояние флоры Галичьей горы // Бюл. об-ва естествоиспытателей при Воронежском университете. Т. 3. Вып. 2. С. 26–32. — *Скользнева Л. Н., Кирик А. И.* 2009. Изменение растительности урочища Галичья гора за 95 лет (Липецкая область) // Бот. журн. Т. 94. № 3. С. 369–367. — *Скользнева Л. Н., Кирик А. И., Киселева Е. С.* 2009. Динамика растительности урочища Быкова Шея заповедника

«Галичья гора» за 30-летний период // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Серия Химия. Биология. Фармация. № 2. С. 136–144. — *Тихомиров В. Н., Григорьевская А. Я., Казакова М. В.* 1988. Сосудистые растения заповедника «Галичья гора». М. 80 с. — *Хитрово В. Н.* 1913. Путеводитель по Галичьей горе // Изв. О-ва исслед. природы Орлов. губ. Вып. 3. Киев. С. 101–216. — *Черепанов С. К.* 1995.Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЖИВОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА НА РАННЕЙ СТАДИИ ПОСЛЕПОЖАРНОЙ СУКЦЕСИИ

Н. М. Ковалева

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28. E-mail: nk–75@mail.ru

Ключевые слова: *интенсивность пожара, сукцессия, живой напочвенный покров.*

Послепожарная структура лесного сообщества зависит от множества факторов: физико-географических условий, климата, а также допожарной структуры растительного покрова (Quinn, 1986; De Luis et al., 2004; Lloret, Vil`a, 2003). Пожары способствуют инвазии раннесукцессионных видов, хотя во многих случаях послепожарное сообщество состоит из выживших индивидуумов (Foster 1985, Turner et al., 1997). Пожарный интервал и интенсивность пожара являются наиболее значимыми характеристиками, влияющими на смену растительности (Hobbs, Gimingham 1984; Moreno, Oechel, 1991; Schimmel, Granström, 1996).

В 2000–2002 гг. проведена серия экспериментов (на 9 участках по 4 га каждый) по моделированию поведения лесных пожаров разной интенсивности. В результате экспериментов 5 участков (3, 4, 6, 13, 19) пройдены низовыми пожарами низкой интенсивности, 3 (2, 20, 21) — средней и 1 (14) — высокой. Цель настоящего исследования — оценка воздействия низовых пожаров (экспериментально-смоделированных) разной степени интенсивности на живой напочвенный покров в среднетаежных сосняках.

Район исследований располагается в бассейне рек Дубчес и Сым на северо-запад от п. Ярцево на удалении 90 км в среднем течении р. Тогулан левого притока р. Енисей (60°38′ с. ш. и 89º44′ в. д.). Пожарный интервал в данном районе — 37.5 лет, последний пожар был в 1956 г. (Иванова, Перевозникова 1996). Древостой 10С, разновозрастный (120–300 лет). Подлесок не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., в мохово-лишайниковом покрове — *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot, *C. rangiferina* (L.) Web. ex Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzard et Vězda. В последний раз исследование участков проводили в 2008 г.

Изменение структуры послепожарных сообществ, как правило, сопровождается изменением видового разнообразия. Для характеристики видового разнообразия травяно-кустарничкового яруса был использованы индекс Шеннона, который показал что, исследуемые участки характеризуются низким видовым разнообразием (рис. 1). В результате пожаров в олиготрофных сосняках не происходит инвазии новых видов, и сообщество восстанавливается за счет допожарных индивидуумов.

Выживаемость растений после пожара определяется, как глубиной прогорания, так и глубиной залегания регенерирующей структуры растений в почве (Schimmel, Granström, 1996). После пожаров, при которых погибает моховой покров, проективное покрытие видов рода *Vaccinium* возвращается к допожарному уровню за 2–4 года (Schimmel, Granström, 1996, Wang, Kendal, 2005). Наши исследования показали, что только за 6–8 лет проективное покрытие доминантов кустарничкового яруса (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*) возвращается к допожарному уровню. Согласно Halpern (1988, 1989) обилие травянистых растений возрастает в зависимости от интенсивности пожара. На всех экспериментальных участках отмечен редкий покров (0.5–10 %) из *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., проективное покрытие, которого существенно не менялось в результате пожаров. Инвазийный вид *Chamerion angustifolium* (L.) Hill встречался с малым проективным покрытием (0.5 %) только на одном участке как до, так и после пожара.

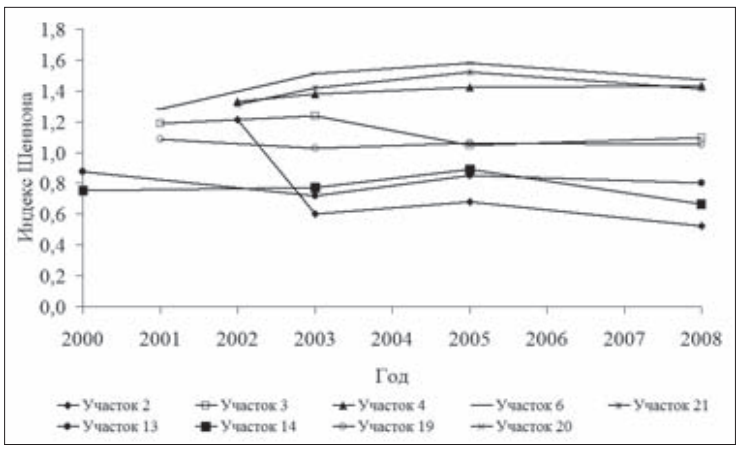
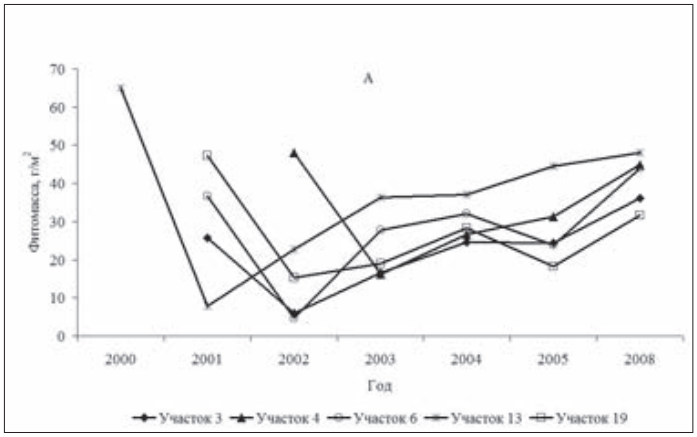
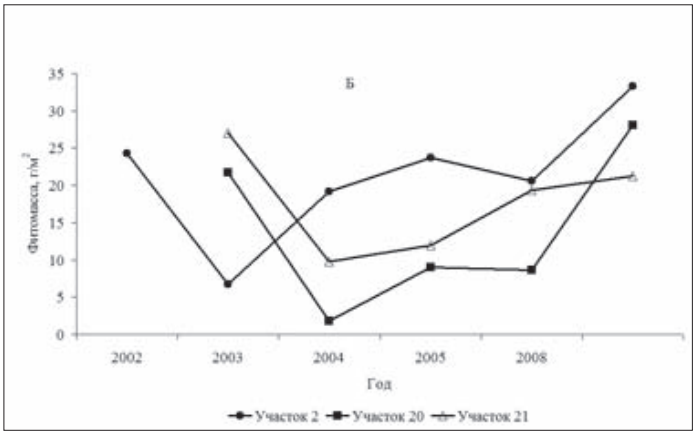


Рис. 1. Изменение видового разнообразия после пожаров разной интенсивности.

Исследования показали, что лишайниковый покров погибает после пожара любой интенсивности. Моховой покров при низкой интенсивности пожара погибает не полностью и за период исследований намечается положительная тенденция к его восстановлению (20–40 %, по сравнению с





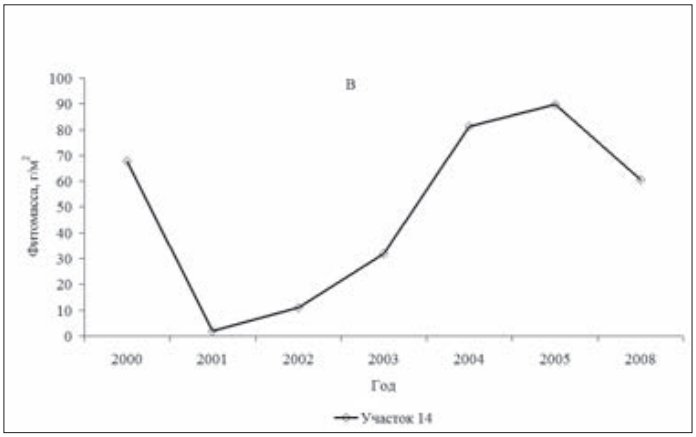


Рис. 2. Фитомасса травяно-кустарничкового яруса до и после пожаров.
А — низкой, Б — средней, В — высокой интенсивности.

допожарным 30–70 %). При средней интенсивности пожара в сосняке бруснично-лишайниковом мхи погибают, в сосняке кустарничково-зеленомошном — остаются в невыгоревшей, частично заболоченной части. При высокой интенсивности пожара допожарные зеленые мхи погибают полностью и за период исследований не восстанавливаются. В прогоревших до минерального горизонта областях доминируют пионерные виды мхов *Polytrichum commune* Hedw. и *P. strictum* Brid.

По запасам фитомассы можно судить о ходе сукцессии на гарях. Фитомасса живого напочвенного покрова в ходе пирогенной сукцессии меняется и зависит от состава и структуры определенных стадий сукцессии. Наибольшая фитомасса обычно достигает на ранней стадии сукцессии (1, 2 года) (Комарова 1991, 1996). Высокий запас объясняется крупными размерами побегов послепирогенного инвазийного вида *Chamerion angustifolium* и довольно широким распространением мха *Marchantia polymorpha* на влажных и богатых почвах при достаточной освещенности гари. На более поздней стадии происходит заселение гари злаками и разнотравьем в связи, с чем фитомасса снижается. Наши исследования показали, что фитомасса в первый год после пожара любой интенсивности резко снижается (рис. 2). В последующие послепожарные годы на всех участках наблюдается тенденция к увеличению фитомассы. Фитомасса на участках складывается из сохранившихся видов, которые увеличивают свое обилие с течением времени после пожара, в основном за счет доминантов травяно-кустарничкового яруса (*Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*). За период исследований *Chamerion angustifolium* имел небольшое обилие на сильно прогоревших областях и не играл значительной роли в сложении фитомассы.

Наиболее высокая степень разнообразия растительных микрогруппировок отмечается после низовых пожаров на начальной стадии сукцессии, в меньшей степени — на более поздних стадиях. В травяном покрове ведущим фактором формирования элементов мозаики является неоднородность выгорания (глубина прогорания). Исследование показали, что при пожарах низкой интенсивности в сосняке бруснично-лишайниковом повреждается от 60 до 100 % живого напочвенного покрова. На 8-й год после пожара доминирует брусничная микрогруппировка. Места, прогоревшие до минерального горизонта, заселяются политриховыми мхами. В сосняке кустарничково-зеленомошном напочвенный покров при пожарах низкой интенсивности сгорает неполностью. Пониженная часть участка заболочена и не повреждена огнем. Доминантами напочвенного покрова, здесь выступают болотные кустарнички (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*). В моховом покрове преобладают сфагновые мхи. На 6-й год в выгоревшей части участка доминирует кустарничковая микрогруппировка, состоящая из *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* с редким покровом из *Calamagrostis epigeios*.

При средней интенсивности пожара восстановление напочвенного покрова происходит также, в зависимости от типа леса. В сосняке бруснично-лишайниковом наблюдается сильное повреждение напочвенного покрова. Огонь распространялся по всему живому напочвенному покрову и стирал границы прежних микрогруппировок. На 7-й год сукцессии на участке остаются большие пятна обнаженного минерального горизонта, лишенного подстилки и растительности. Кустарничковый ярус очень редкий — *Vaccinium*

vitis-idaea (12 %) и *V. myrtillus* (0.7 %). Мхи и лишайники не восстановились. В сосняке кустарничково-лишайниково-зеленомошном при пожаре средней интенсивности напочвенный покров сгорел на 84 %. Невыгоревшей осталась пониженная часть участка, частично заболоченная. На месте допожарных бруснично-лишайниковой и кустарничково-зеленомошной микрогруппировок формируется редкий покров из *Vaccinium vitis-idaea* (12 %).

После пожара высокой интенсивности в сосняке бруснично-лишайниково-зеленомошном повреждено 100 % напочвенного покрова. На 8-й год сукцессии преобладает бруснично- и кустарничково-вейниково-политриховые микрогруппировки. Мхи рода *Polytrichum* имели наибольшее проективное покрытие после пожара высокой интенсивности (25 %). Зеленые мхи так и не восстановились за период исследований.

Таким образом, пирогенная сукцессия растительности является результатом сочетания факторов: исходного типа леса и интенсивности пожара. Низовые пожары в среднетаежных сосняках не приводят к изменению видового состава травяно-кустарничкового яруса, а также инвазии пирогенных видов. После пожара любой интенсивности погибает лишайниковый покров. При низкой и средней интенсивности пожаров допожарные мхи имеют положительную тенденцию к восстановлению. Доминантные кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*) восстанавливают свое проективное покрытие к 6–8 годам после пожара. Фитомасса в основном состоит из доминантов кустарничкового яруса, которые увеличивают свое обилие с течением времени после пожара. Послепожарная горизонтальная структура живого напочвенного покрова определяется глубиной прогорания подстилки и типом исходного растительного сообщества. В местах, прогоревших до минерального горизонта, происходит активное заселение пирогенных мхов (*Polytrichum strictum* и *P. commune*).

Список литературы

Иванова Г. А, Перевозникова В. Д. 1996 Послепожарное формирование живого напочвенного покрова в сосняках Среднего Приангарья // Сиб. экол. журнал 1. С. 109–116. — *Комарова Т. А.* 1991. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня: Автореф. дис. … докт. биол. наук. М. 35 с. — *Комарова Т. А.* 1996. Динамика продуктивности травянистых растений в ходе послепожарных сукцессий в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Бот журн. Т. 81. № 6. С. 50–62. — *De Luis M., Baeza M. J., Raventos J., Gonzales-Hidalgo J. C.* 2004. Fuel characteristics and fire behavior in mature Mediterranean gorse shrub land // International Journal Wildland Fire. № 13. P. 79–87. — *Foster D. R.* 1985. Vegetation developmet following fire in *Picea mariana* (black spruce) — Pleurozium forest of South-Eastern Labrador Canada // Journal of Ecology. № 73. P. 517–534. — *Hobbs R. J., Gimingham C. H.* 1984. Studies on fire in Scottish heathland communities. II Postfire vegetation development // Journal of Ecology. № 72. P. 585–610. — *Lloret F., Vil`a M.* 2003. Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands // Journal of Vegetation Science. № 14. P. 387–398. — *Moreno J. M., Oechel W. C.* 1991. Fire intensity effects on germination of shrubs and herbs in Southern California Chaparral // Journal of Ecology. № 72. P. 1993–2004. — *Quinn R. D.* 1986. Mammalian herbivory and resilience in Mediterraneanclimate ecosystems, in: Resilience in Mediterranean-type ecosystems, edited by: Dell B, Hopkins AJM, and Lamont BB, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, P. 113–128. — *Schimmel J., Granström A.* 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // Journal of Ecology. № 77. P. 1436–1450. — *Turner M. G., Romme W. H., Gardner R. H., Hargrove W. W.* 1997. Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park // Ecological Monographs. № 67. P. 411–433. — *Wang G. G., Kendal K. J.* 2005 Effects of fire severity on early development of understory vegetation // Canadian Journal of Forest Research. № 35. P. 254–262.

ИЗМЕНЕНИЯ ДРЕВОСТОЯ НА ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЯХ В НИЖНЕМ ЛЕСНОМ ПОЯСЕ СОХОНДИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ)

И. В. Козырь

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675004, Амурская область, Благовещенск, 2-й км Игнатьевского шоссе. E-mail: garden@ascnet.ru

Ключевые слова: *мониторинг лесной растительности, Сохондинский заповедник.*

Антропогенное изменение искусственных и естественных экосистем затрагивает интересы самого человека в их широком понимании, к которым относится обеспеченность возобновляемыми ресурсами, сохранение биологического разнообразия и т. д. Разработка мер, направленных на регулирование антропогенного воздействия, требует объективной и точной информации о состоянии экосистем. Такую информацию могут давать только системы мониторинга, особенно актуальные на особо охраняемых природных территориях. В 1982–1984 гг. была начата работа по созданию системы геоботанических постоянных площадей для длительного мониторинга растительного покрова в Сохондинском биосферном заповеднике (Сохондинский заповедник), образованном в 1973 г., расположенном на юге Забайкальского края и характеризующемся четко выраженной высотной поясностью растительности (до 2500 м над ур. м. — гора Сохондо) (Васильченко, 2003). Необходимо отметить, что в заповеднике преобладает горный рельеф, что вызывает трудности в нахождении оптимального места для закладки пробной площади, представляющей определенный тип растительности (в данном случае лесной), и в возможности добраться до него. В 2000 г.

(после продолжительного перерыва) была возобновлена работа на сохранившихся площадях, которая продолжается в настоящее время. Благодаря этому оказалось возможным проводить исследования по изучению динамики лесной растительности Сохондинского заповедника.

Исследования проводились на постоянных пробных площадях (пп), характеризующих наиболее распространенные лесные сообщества нижнего лесного пояса и переходной зоны (далее: переходная зона) между двумя лесными поясами Сохондинского заповедника (табл.). К ним относятся: березово-лиственничный кустарниково-разнотравный лес (пп–35), березово-лиственнично-сосновый рододендроновый лес (пп–36), березово-лиственничный рододендроновый лес (пп–1Е). При обработке данных, полученных в 2001 г. и 2008–2009 гг., использована методика описания ценопопуляций видов с помощью вариационных рядов особей деревьев в порядке убывания их толщины, частотных распределений деревьев по ступеням толщины, гистограмм распределения деревьев по ярусам численно и в зависимости от средней длины окружности ствола (Галанин, Беликович, 2004). В данной публикации приводится краткий сравнительный анализ данных по древостою этих пробных площадей с помощью вариационных рядов особей деревьев в порядке убывания их толщины (далее: вариационные ряды) и частотных распределений деревьев по ступеням толщины (далее: кривые частотного распределения). Ступени толщины рассматриваются нами с шагом 100 мм, начиная с длины окружности ствола в 50 мм. По нашему мнению, это позволяет более точно выявить особенности структуры древостоя.

Таблица

Краткая характеристика постоянных пробных площадей

Высотный пояс	Высота над ур. м., м	Код постоянной пробной площади	Характер растительности	Формула древостоя (первичное описание)	
				в год первичного описания	в год последующей ревизии
Нижний лесной пояс	1383	пп–35	Березово-лиственничный кустарниково-разнотравный лес	5С4ЛБ	5С4ЛБ
	1412	пп–36	Лиственнично-сосновый рододендроновый лес	5Л5Б	7Л3Б
Переходная зона между нижним и верхним лесными поясами	1573	пп–1Е	Березово-лиственничный рододендроновый лес	5Л5Б	6Л4Б

Представленные пробные площади нижнего лесного пояса (пп–35, пп–36) размером 50×50 м были заложены в 1983 г.; тогда на них было проведено только общее описание растительности. В 2001 г. каждая пп была разделена на 25 примыкающих друг к другу квадратов размером 10×10 м, маркированных по углам постоянными кольями. Были выполнены таксация и картирование древостоя, учет по квадратам пп всех видов сосудистых растений (а также синузий мхов и напочвенных лишайников) с оценкой их проективного покрытия по 5-балльной шкале. В 2008 г. была проведена ревизия пп по той же методике, что и в 2001 г. Пробная площадь переходной зоны (пп–1Е) размером 50×100 м была заложена и описана подробно в 2004 г., ревизия проведена в 2009 г.

Пробные площади нижнего лесного пояса расположены на правом берегу р. Агуца на склоне северо-восточной экспозиции с уклоном 20–25° (пп–36) и на древней высокой надпойменной террасе на склоне восточной экспозиции с уклоном 4° (пп–35). Пробная площадь переходной зоны (пп–1Е) находится на правом берегу р. Енда на склоне северо-северо-восточной экспозиции с уклоном 10–15°. В первом случае склон сложен гранитогнейсовыми породами с большим содержанием песка и супеси. Во втором и третьем — крупными и средними гранитогнейсовыми глыбами с примесью щебня и мелкозема. Небольшие возвышения микрорельефа обусловлены наличием валежа различной степени разложения, а также выходом гранитогнейсовых глыб на поверхность. В пределах площади имеются явные следы низовых пожаров (обугленность на стволах деревьев в нижней части стволов, выгоревшие пятна растительности). По сведениям директора заповедника В. И. Яшнова (2002), эти лесные участки неоднократно проходились низовыми пожарами в 1990-е гг. На пп–35 идет возобновление леса после сильного пожара, прошедшего здесь предположительно в 1950-е гг. Кроме того, в начале 2000–2002 гг. было зафиксировано нашествие непарного шелкопряда.

На пробных площадях было измерено 335 (на пп–36), 624 (на пп–35) и 686 (на пп–1Е) деревьев, что соответствует требованиям лесной таксации (ОСТ 56–69–83…, 1983), согласно которой на пробной площади должно быть не менее 200 деревьев. В составе древостоя на пп–36 присутствуют *Pinus sylvestris* L. (далее: сосна), *Larix dahurica* L. (далее: лиственница), *Betula platyphylla* Sukaczev (далее: береза) (5С4ЛБ); на пп–35 и пп–1Е — *Larix dahurica* (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.)*, Betula platyphylla* (соответственно 7Л3Б и 6Л4Б). Основные особенности структуры древостоев по пробным площадям изображены на рис.

На пп–36 (рис., а, б) в древостое ценопопуляции сосны по-прежнему преобладают толстоствольные деревья (с длиной окружности ствола более 700 мм), немного меньше среднествольных особей (400–700 мм) и явный «дефицит» тонкоствольных (менее 400 мм). Тонкомеров к 2008 г. стало еще меньше; большая их часть погибла от пожаров, и оставшихся в живых явно недостаточно для смены деревьев средней толщи-

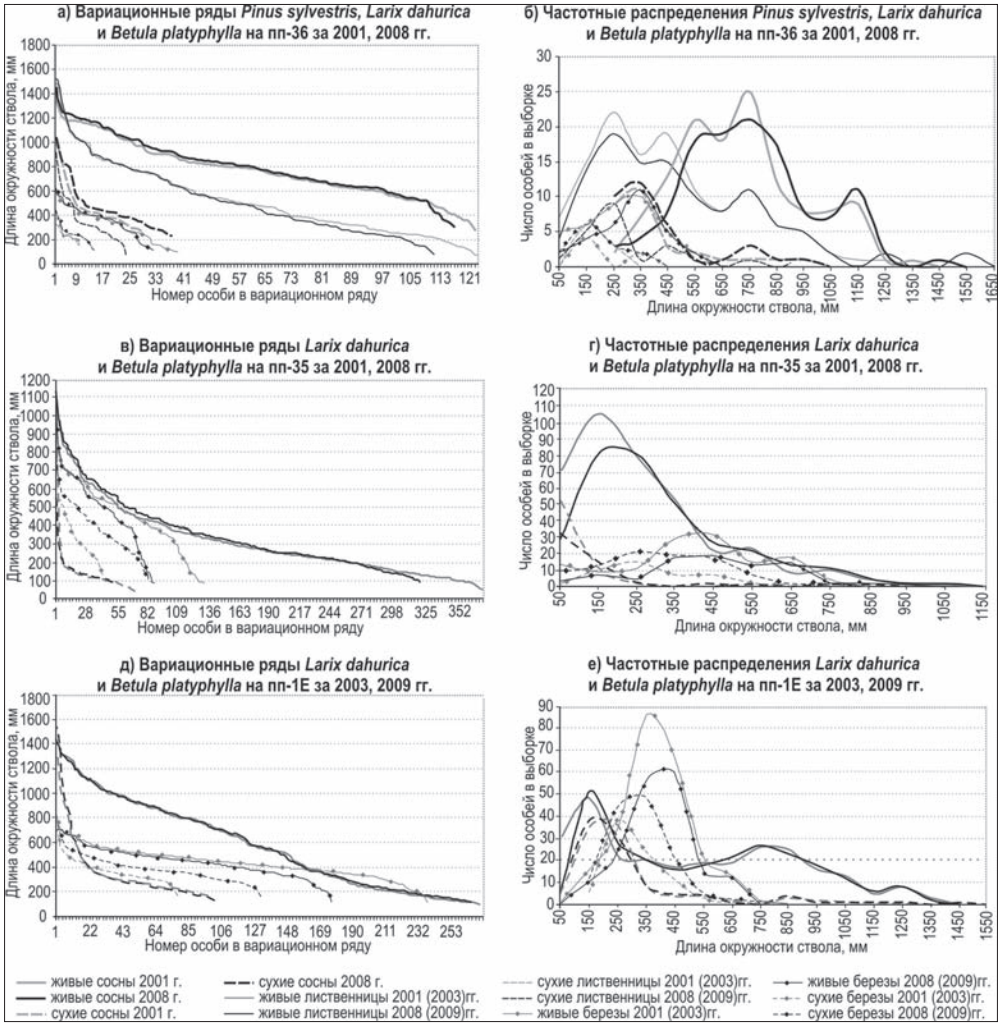


Рис. Особенности структуры древостоев по толщине на пп–36 (а, б), пп–35 (в, г) и пп–1Е (д, е). В легенде в скобках указаны годы описаний пп–1Е.

ны. Это может привести ценопопуляцию сосны к деградации. У лиственницы больше тонкоствольных деревьев, немного меньше средне- и толстоствольных. Ее вариационные ряды живых особей за 7 лет сохранили вогнутую форму: это говорит о продолжении активного возобновления лиственницы на пп. Березы на пп наименьшее количество, в ее ценопопуляции присутствуют только тонко- и среднествольные особи, причем первых больше. Вариационный ряд живой березы к 2008 г. стал короче и сохранил выпуклую форму, что свидетельствует о продолжающейся деградации ценопопуляции этого вида. Кривые частотного распределения деревьев в ценопопуляциях этих трех пород за 7-летний период претерпели изменения. У кривых живой сосны и лиственницы произошло «сглаживание» отдельных деформаций и некоторое смещение вправо (у сосны в большей степени), что свидетельствует о приросте в толщину во всех ступенях толщины деревьев сосны и лиственницы, но в разной степени. «Сглаживание» деформаций произошло в основном за счет подрастания особей в толщину и перехода их в следующую группу. Кроме того, «сглаживанию» поспособствовало и увеличение количества сухих особей (повышение кривых сухих деревьев к 2008 г. в области тех же деформаций). Кривая частотного распределения живой березы сохранила свою одновершинность (несмотря на отпад в этой области, т. е. среди тонкомера). В ее ценопопуляции по-прежнему наблюдается некоторое распределение на подгруппы: есть лидеры (с длиной окружности ствола более 350 мм), сформировавшие в ней верхний подъярус, и подчиненные (окружность ствола менее 350 мм), не сумевшие выйти в первый подъярус и образовавшие второй подъярус. Наибольший отпад наблюдается в группе подчиненных деревьев березы — кривая распределения сухих особей в этой области в 2008 г. идет выше кривой живых особей.

Обобщая результаты анализов данных по древостою пп–36, можно заключить следующее: в древостое данной площади от неоднократных пожаров сильно пострадали тонкоствольные особи, особенно у сосны и березы. В ценопопуляции сосны живых особей пока достаточно для участия этого вида в биологическом круговороте, но недостаточно для сохранения ценопопуляции вида («дефицит» в области тонкоствольных деревьев приведет к ее деградации). Ценопопуляция лиственницы, «воспользовавшись» отпадом тонкомера сосны, более активно возобновляется: в третьем ярусе она абсолютный лидер по численности. В ценопопуляции березы, несмотря на преобладание процессов отпада, прирост все же наблюдался во всех груп-

пах толщины деревьев (даже среди оставшихся живых тонкомеров). Это свидетельствует о том, что береза на пп–36 в будущем из древостоя полностью не исчезнет, и будет продолжать присутствовать в нем в качестве небольшой примеси.

В древостое пп–35 (рис., в, г) лиственница продолжает интенсивно возобновляться (вариационные ряды живых деревьев сохранили вогнутую форму), несмотря на то, что в ее ценопопуляции идет изреживание древостоя (вариационный ряд в 2008 г., короче, чем в 2001 г.). В ценопопуляции лиственницы по-прежнему преобладает тонкомер (левосторонняя ассиметрия кривой частотного распределения), хотя к 2008 г. его стало меньше (уменьшение пика в этой области). Вариационные ряды березы за 2001, 2008 гг. свидетельствуют о сокращении ее ценопопуляции на пп–35. За 7-летний период соотношение живых и сухих особей в ценопопуляции березы приблизилось к 1:1; отпад березы преобладает над ее приростом. В ценопопуляции березы стало значительно меньше (чем у лиственницы) живых особей, что свидетельствует о ее явной деградации. У лиственницы наибольший отпад наблюдается в доминирующей группе (вогнутая форма вариационных рядов сухих особей и кривая частотного распределения в этой области в 2008 г. значительно ниже, чем в 2001 г.): особи не выдержали конкуренции за ресурсы по мере их роста и элиминировали. Деревья так густо расположены здесь, что только малая часть возобновляющихся и подрастающих особей доживает до взрослого состояния. «Сглаживание» незначительных деформаций кривой живой лиственницы произошло именно за счет подрастания особей из предыдущих групп, а не их выпадения (кривые сухих особей в этой области остались прежними). У кривой живой березы к 2008 г. появилась новая деформация в области тонкоствольных деревьев за счет выпада (стали сухими, перешли в валеж) некоторого числа особей в этой группе. В результате, в группах тонкомера и деревьев средней толщины к 2008 г. сформировались по две подгруппы (как в ценопопуляции березы на пп–36): лидеры (верхний подъярус) и подчиненные (второй подъярус). Наибольшее количество сухих берез наблюдается среди тонкоствольных деревьев, причем сухие преобладают над живыми. Тонкомер лиственницы постепенно вытесняет тонкомер березы. При сравнении кривых частотных распределений живых березы и лиственницы видно, что у березы наибольшее количество особей приходится на ту группу толщины, в которой меньше лиственницы и, следовательно, меньше ее ценотическое воздействие на березу.

Таким образом, на пп–35 лиственница интенсивно возобновляется после давнего сильного пожара. На пп имеются явно разновозрастные особи этого вида. Небольшая часть толстых деревьев пережила не один пожар. В отношениях между ее особями присутствует жесткая конкуренция. Численно ценопопуляции березы и лиственницы за 7 лет сократились. При этом отпад в ценопопуляции березы был более интенсивный, чем в ценопопуляции лиственницы. Изреживание у лиственницы происходило в основном за счет тонкомера (как и у березы). Лиственница на этой пп постепенно вытесняет березу. Но береза, несмотря на ее деградацию, полностью из древостоя не исчезнет и, вероятно, будет продолжать присутствовать в нем в качестве примеси, активизируясь после пожаров и нашествий непарного шелкопряда.

В древостое на пп–1Е (рис., д, е) ценопопуляция лиственницы (по сравнению с березой) оставалась стабильной (вариационные ряды лиственницы за разные годы практически совпадают). В ценопопуляции березы стало значительно меньше живых деревьев, что свидетельствует о ее сокращении. В ней присутствуют только тонко- и среднествольные особи за исключением единичных толстоствольных деревьев. В ценопопуляции лиственницы по-прежнему незначительно больше тонко- и толстоствольных деревьев, чем среднествольных. Сухих лиственниц наблюдается больше всего среди тонкомера (вогнутая форма вариационных рядов сухих деревьев). Прирост наблюдался во всех классах толщины: наиболее заметно в области тонкомера (некоторое смещение вариационного ряда живых деревьев вверх и кривой живой лиственницы вправо). У кривых частотного распределения живой лиственницы за 2003 и 2009 гг. сохранились три крупные деформации. Они свидетельствует о наличии трех ярусов в древостое лиственницы. Кривая частотного распределения живых берез по-прежнему одновершинная, но эта деформация стала ниже у живых деревьев за счет их отпада (кривая сухих берез стала выше). В ценопопуляции березы мало тонкомерных особей (по сравнению с лиственницей), по мере выпада деревьев большой и средней толщины пополняться древостою березы будет нечем, ее ценопопуляция деградирует.

Таким образом, в древостое пп–1Е выявлено, что ценопопуляция лиственницы занимает лидирующую позицию и находится в динамическом равновесии, постепенно подавляя березу. Ценопопуляция березы, несмотря на значительное уменьшение ее численности на данной площади, полностью из древостоя не исчезнет и будет продолжать присутствовать в нем в качестве примеси еще длительное время.

Обобщая результаты анализа изменений, произошедших в структуре древостоев пробных площадей с момента их первичного подробного описания и последующей ревизии, можно заключить следующее. В древостоях наиболее распространенных лесных сообществ нижнего лесного пояса и переходной зоны Сохондинского заповедника от неоднократных пожаров сильно страдают тонкоствольные особи, особенно *Pinus sylvestris* и *Betula platyphylla*, в меньшей степени *Larix dahurica* (как породы, наиболее устойчивой к воздействию огня). Ценопопуляция *L. dahurica* быстро занимает освободившуюся нишу: активно возобновляется, выходит в третий ярус, где становится абсолютным лидером по численности. В условиях участившихся пожаров ценопопуляция *Pinus sylvestris* постепенно деградирует и замещается *Larix dahurica*. Там, где ценопопуляция *L. dahurica* наиболее активно возобновляется (пп–35), имеет место жесткая конку-

ренция ее особей между собой. У *Betula platyphylla* в березово-лиственничных и березово-лиственнично-сосновых лесах наблюдается ослабление позиций из-за вытеснения ее сосной (*Pinus sylvestris*) и лиственницей (*Larix dahurica*). Но ценопопуляция *Betula platyphylla*, несмотря на уменьшение ее численности, полностью из древостоя не исчезает и присутствует в нем в качестве незначительной примеси, активизируясь после ветровалов, повальных пожаров и нашествий непарного шелкопряда. Чем нестабильнее условия, тем больше вероятность сохранения в сообществах *Betula platyphylla.*

Список литературы

Васильченко З. А. 2003. Сосудистые растения Сохондинского заповедника // Флора и фауна заповедников. М. Вып. 105. С. 1–89. — *Галанин А. В., Беликович А. В.* 2004. Постоянные пробные площади Сохондинского биосферного заповедника. Чита. 228 с. — *ОСТ* 56–69–83. 1983. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза. 60 с. — *Яшнов В. И.* 2002. Охрана растительного и животного мира // Растительный и животный мир Сохондинского биосферного заповедника: Труды Сохондинского биосферного заповедника. Чита. Вып. 1. С. 7–13.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ И АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Т. А. Комарова

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022, Владивосток, пр. Столетия Владивостока, 159. E-mail: Komarova@ibss.dvo.ru

Ключевые слова: *сукцессии, системный подход, популяционная концепция.*

Понятие «сукцессии» как последовательные и необратимые смены сообществ растений или животных на конкретном участке во времени включает разные аспекты преобразования как самих сообществ, так и условий их местообитания. Существует большое число классификаций сукцессий по вызывающим их причинам, длительности, ведущему фактору и т.д. Детальный анализ их проведен в ряде обобщающих работ (Clements, 1916; Александрова, 1964; и др.).

Несмотря на многочисленные исследования сукцессий и обилие работ в этой области, до сих пор отсутствует общепринятая теория сукцессий. Попытки создания общей теории экологических сукцессий были предприняты в середине прошлого столетия (Hutchinson, 1957; Odum, 1969; и др.), однако они не получили всеобщего признания. Нельзя не видеть прежде всего методологическую неразработанность и отсутствие единых принципов и методов, которые могли бы быть связующим звеном для специалистов разных областей биологии и экологии.

В настоящей работе сделана попытка вычленить некоторые узловые положения и направления в методологическом изучении сукцессий и обсудить некоторые методические подходы, которые были использованы нами при изучении демутационных сукцессий после пожаров в лесах Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. В качестве теоретической и методологической основы служили известные принципы и положения общей теории систем и тесно связанной с ней концепции иерархической организации живых систем как учений о всеобщей взаимосвязи явлений и процессов действительности в изучении сложных природных образований.

Как известно, познание процессов развития живых систем (сукцессионного и эволюционного) колеблется между целостным (холистическим) и индивидуалистическим (редукционистским) пониманием. Несмотря на очевидную необходимость обоих подходов, в истории познания развития живых систем попеременно господствует то одна, то другая концепция (Заварзин, 1995).

Целостная природа сукцессий впервые была охарактеризована в гипотезе «суперорганизма» Ф. Клементса (Clements, 1916). Она основывалась на организмистских представлениях о сукцессиях, которые следуют по жестко детерминированной программе, обусловленной изменением абиотической среды под влиянием жизнедеятельности сообществ. В результате этого процесса в однородных климатических условиях все сообщества конвергируют в единый терминальный путь, называемый климатическим монокли-максом. Эта концепция Клементса в дальнейшем была объектом ожесточенной критики многих исследователей, хотя были и ее сторонники.

Во второй половине XX в. целостный подход в изучении экологических сукцессий активно поддерживался в развитии «холистической экосистемной теории». Большинство представителей этого направления (Hutchinson, 1957; Odum, 1969, 1971; и др.) основное внимание сконцентрировали на целостной природе локальных экосистем, на потоках вещества и энергии, изменении круговорота веществ, взаимодействии между живыми и неживыми компонентами. К сожалению, это весьма плодотворное направление в изучении развития экосистем в дальнейшем не получило должного развития.

В последние десятилетия концепция целостности и идея «суперорганизма» крупных природных экосистем, правда, уже совсем в иной форме, широко обсуждается в литературе в связи с увеличением интереса к «гипотезе Геи», выдвинутой J. Lovelock и L. Margulis (1974).

Второе, индивидуалистическое направление в изучении сукцессий, активно развивалось во второй половине XX в. западными учеными (Drury, Nisbet, 1973; Horn, 1975; и др.), разработавших «индивидуалистическую популяционную концепцию». Представители этого направления особое внимание уделяли проблемам организации сообществ, взаимодействию между организмами, динамике численности популяций, но при этом игнорировали роль потока веществ, энергетических зависимостей и взаимодействий между живыми и неживыми компонентами экосистем. В настоящее время научные интересы в изучении сукцессий как за рубежом, так и среди отечественных исследователей сместились к популяционной концепции (Begon et al., 1996; Смирнова и др., 1993; Смирнова, Торопова, 2008; и др.).

Разногласия в понимании природы сукцессий и способах их изучения в значительной степени видятся как следствие рассмотрения процесса развития живых систем в различных масштабах и объемах. На наш взгляд, весьма плодотворным в развитии общей теории сукцессий и эффективным в решении общих методологических вопросов могут служить современные знания в области иерархической организации биологических систем и известные положения общей теории систем. Согласно концепции иерархической организации процесс развития живых систем рассматривается как координированное и взаимосвязанное целое, в рамках которого проявляется специфика развития элементов разных структурных уровней (Кремянский, 1971). Методология системных исследований требует для описания функционирующей системы установление рангов ее элементов (подсистем или систем нижележащего уровня) и управляющей системы более высокого уровня, в которую входит рассматриваемая система в качестве элемента (Ляпунов, 1970). Рассмотрение сукцессий с точки зрения теории систем предпринимались неоднократно (Мордкович, 1988; Экосистемы..., 1989; и др.).

Экологические сукцессии можно рассматривать как целостный биогеоценотический процесс развития компонентов биоты в тесном единстве с окружающей их средой. В то же время это и дифференцированный процесс, в рамках которого осуществляется развитие элементов или систем нижестоящих структурных уровней. Особи, популяции, фитоценоз (зооценоз), биоценоз и другие системы представляют собой элементарные и далее неделимые единицы соответствующих структурных уровней. Относительную неделимость систем отдельных структурных уровней определяют их целостные интегративные свойства и системообразующие связи, отражающие их качественную специфичность (Блауберг и др., 1970).

В качестве наименьших элементарных единиц при изучении сукцессий могут служить организмы, которые характеризуются индивидуальным развитием по унаследованной программе с прямой регуляцией (Шмальгаузен, 1961). На более высоком, популяционном уровне внутреннее единство и целостность основных элементов (ценопопуляций — в ботанике и элементарных популяций — в зоологии) отражают упорядоченные взаимосвязи и взаимодействия между слагающими их элементами — особями. Характерным свойством популяций служит способность их изменять свою структуру и восстанавливать ее после внешних воздействий, проявляя при этом свойства самоорганизующихся и саморегулирующихся систем (Шмальгаузен, 1961).

Основные преобразования популяционной структуры обычно носят волнообразный характер, при котором максимального развития достигают генерации первого, второго или последующих поколений. Представление о спонтанных потоках поколений в популяциях всех потенциальных ценообразующих видов растений привело ряд авторов к пониманию сукцессий как процессов «разрушения или восстановления в первую очередь популяционных мозаик эдификаторов» (Восточноевропейские…, 2004: 21) или как «процесса формирования (первичная сукцессия) или восстановления (вторичная сукцессия) потоков поколений в популяциях всех видов биоты экосистемы» направленного на «достижение ими полной реализации потенций в конкретном местообитании» (Смирнова, Торопова, 2008: 129). Несмотря на очевидность и справедливость представлений о спонтанных потоках поколений в популяциях разных видов, эта концепция игнорирует ведущую роль элементов других структурных уровней в сукцессионном процессе. Идеализация популяционной концепции ярко выражена в следующем заключении: «Современный этап развития биогеоценологии может быть охарактеризован как этап развития популяционных представлений» (Восточноевропейские…, 2004: 24).

Важными действующими единицами в сукцессионных преобразованиях выступают фитоценозы (зооценозы), понимаемые нами как системы взаимосвязанных особей разных видов, обладающие определенной самоорганизацией, которая способствует процессам саморегуляции и самовоспроизведения состава и структуры сообществ. Основное внимание на фитоценотическом уровне изучения сукцессий обычно уделяется вопросам динамики видового состава, численности и продуктивности разных видов, а также пространственной структуре сообществ. Динамика видового состава растений и роль отдельных видов в ходе сукцессий рассмотрена в многочисленных работах (Connel, Slatyer, 1977; Дымина, 2010; и др.). Изучение нами видового состава сообществ на разных этапах послепожарных сукцессий показало, что воздействие пожара часто не нарушает состав постоянных видов. Уже в первые 2–3 года после пожара в пионерных ценозах присутствуют почти все виды, характерные для поздних этапов сукцессий и коренных сообществ, что согласуется с моделью «начального флористического состава вторичных сукцессий» Эглера (Egler, 1954).

Изучение пространственной структуры сообществ и ее динамики в ходе послепожарных сукцессий показало, что разнообразие структурных элементов и их преобразование зависят от характера и степени воз-

действия пожара, текущего этапа сукцессий и тесно связаны с условиями местообитания и исходной растительностью.

В связи с неоднородностью пространственной структуры биогеоценозов и фитоценозов нередко изучаются элементы их мозаики — парцеллы, микроценозы, синузии или другие элементы пространственного расчленения сообществ. Сукцессии элементов мозаики сообществ, получившие различные наименования (микросукцессии, мозаичные или миниатюрные сукцессии), изучали многие зарубежные и отечественные исследователи (Whittaker, Lewin, 1977; Назимова, Ермоленко, 1980; и др.). При изучении закономерностей синузиальной и мозаичной структуры сообществ в ходе послепожарных сукцессий нами были установлены особенности формирования и перестройки элементов мозаики сообществ на разных этапах послепожарных сукцессий и в различных лесорастительных условиях (Комарова, 1992, 1993).

Изучение сукцессий на биоценотическом уровне имеет также свою качественную специфичность, связанную с установлением взаимосвязей и взаимодействий между всеми компонентами биоты. При этом к особым системообразующим связям относятся трофические и консортивные связи, которые не свойственны для систем других структурных уровней. Большая подвижность животного населения и смена их местообитаний в зависимости от стадии развития делает весьма сложным выделение устойчивых биоценозов и изучение особенностей их преобразования. Вместе с тем, изучение динамики взаимосвязей между живыми организмами биоценозов, включая почвенную микрофлору и микрофауну, позволяют установить материально-энергетическую трансформацию в трофических цепях и биопродукционных процессах в ходе сукцессий. Подобные комплексные работы еще не проводились, а изучение сукцессий на этом структурном уровне ограничивается лишь рамками трофических групп мелких животных или микроорганизмов (Чернова, 1977; Сукцессии..., 1981; и др.).

Сукцессии на биогеоценотическом уровне, отражающие изменения взаимосвязей и взаимодействий между живыми организмами и их средой, наиболее активно изучали в середине XX в. В настоящее время сукцессии на этом уровне более активно изучают почвоведы, в том числе и в наших совместных исследованиях (Титлянова и др., 1993; Почвообразование..., 1993; и др.). При совместном изучении послепожарных сукцессий почвоведами были установлены изменения биогеохимического круговорота веществ, проведен анализ физико-химических свойств почв в послепожарных биогеоценозах разного возраста и в коренных лесах, а также выявлен фракционный и химический состав подстилок, особенности их формирования и восстановления после пожаров различной интенсивности (Сапожников, Костенкова, 1984; Ильина, 2009; Kim, 2009).

Изучение экологический сукцессий включает также разные аспекты преобразования условий среды. Для экологической оценки местообитаний на разных этапах сукцессий нами были использованы как режимные наблюдения за отдельными факторами среды, так и индикационные методы, основанные на интерпретации режимов основных экологических факторов как по признакам растительного покрова (видовой состав, группы индикаторных видов, структура сообществ и др.), так и по параметрам местоположения (экспозиция, крутизна, протяженность и открытость склонов и др.). С помощью модифицированного для компьютерной программы метода Л. Г. Раменского нами (Комарова, Ащепкова, 2000) были разработаны региональные экологические шкалы, которые позволили дать экологическую характеристику основных видов внутри сообществ и определить место каждого исследованного нами фитоценоза в рядах увлажнения, активного богатства почв и температурного режима местообитаний. При этом для каждого типа сукцессионных рядов были выявлены основные изменения в режимах ведущих экологических факторов на разных этапах сукцессий. Так, на первых этапах сукцессий в мезоксерофитных и ксеромезофитных местообитаниях было отмечено возрастание сухости, а в мезогигрофитных и гигрофитных местообитаниях речных долин — увеличение увлажненности на 1–2 ступени. Вместе с тем, изменчивость экологических факторов в ходе послепожарных сукцессий обычно не выходит за пределы амплитуды варьирования в одном и том же типе сукцессионного ряда. Следует отметить, что экологические шкалы повышают надежность выделения и распознавания экологически однородных сообществ, находящихся на разных этапах сукцессий, и позволяют группировать их в определенные типы сукцессионных рядов и сетей.

Ход экологических сукцессий регулируется также системами более высокого структурного уровня, чем биогеоценозы, составляющие иерархию управляющих систем. Иерархическая регуляция сукцессионных процессов осуществляется экологическими условиями ландшафтов, на которые накладываются климатические особенности (температура, осадки и др.) географических районов, затем зональные черты природных зон и т. д. При этом, как отмечает З. В. Каганова (1968: 178), «высшие формы не уничтожают закономерностей, свойственных низшим формам, но как бы надстраиваются над ними, включают их в себя и подчиняют новой форме движения, которая на данном уровне организации является главной».

Таким образом, с позиций системного подхода экологические сукцессии можно рассматривать как целостный биогеоценотический процесс развития и преобразования компонентов биоты в тесном единстве с окружающей средой, а также как дифференцированный процесс, в рамках которого осуществляется специфическое развитие элементов (систем) разных структурных уровней (биоценозов, сообществ растений или животных, популяций, отдельных организмов и т.п.) Специфика сукцессионных преобразований на разных структурных уровнях проявляется в природе составных элементов, характере их внутренних взаимосвязей

и взаимодействий со средой. Все это требует особых методов исследования и анализа для каждого структурного уровня. Вполне очевидно, что популяционная парадигма, связанная с ограничением действующих элементарных единиц только одним популяционным уровнем, сужает рамки изучения сукцессий и решение многих задач. Только изучение процессов жизнедеятельности и развития элементов разных структурных уровней, взаимно дополняющих друг друга, позволяет выявить основные закономерности сукцессионных преобразований и создать в будущем синтетическую теорию сукцессий.

Список литературы

Александрова В. Д. 1964. О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М. С. 501–510. — *Блауберг И. В., Садовский В. Н., Юдин Э. Г.* 1970. Системный подход в современной науке // Проблемы методологии системного исследования. М. С. 7–48. — *Восточноевропейские* леса: история в голоцене и современность. 2004. М. Кн. 1. — 479 с. — *Дымина Г. Д.* 2010. Классификация, динамика и онтогенез фитоценозов (на примере регионов Сибири). Новосибирск. 213 с. — *Заварзин Г. А.* 1995. Смена парадигмы в биологии // Вестн. РАН. Т. 65. № 1. С. 8–23. — *Ильина Т. М.* 2009. Формирование подстилок в пихтово-еловых и широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с. — *Каганова З. В.* 1968. Диалектика взаимодействия уровней организации материи // Проблемы целостности в современной биологии. М. С. 172–193. — *Комарова Т. А.* 1992. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 224 с. — *Комарова Т. А.* 1993. Изменение синузиальной структуры кустарничково-травяного яруса в ходе послепожарных сукцессий // Бот. журн. Т. 78. № 6. С. 86–95. — *Комарова Т. А., Ащепкова Л. Я.* 2000. Разработка региональных экологических шкал и использование их при классификации лесов с участием сосны корейской (Pinus koraiensis) // Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 46. С. 7–72 — *Кремянский В. И.* 1971. Структурные уровни живой материи. М. 295 с. — *Ляпунов А. А.* 1970. О рассмотрении биологии с позиций изучения живой природы как большой системы // Проблемы методологии системного исследования. М. С. 184–226. — *Мордкович В. Г.* 1988. Очерк сукцессионных проблем // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. науки. № 6. Вып.1. С. 13–24. — *Назимова Д. И., Ермоленко П. М.* 1980. Динамика синузиальной структуры при лесовосстановительных сукцессиях в черневых кедровниках Западного Саяна // Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск. Наука. С. 54–87. — *Почвообразование* и особенности биологического круговорота веществ в горных лесах Южного Сихотэ-Алиня. 1993 / Под ред. А. П. Сапожникова. Хабаровск. 269 с. — *Сапожников А. П., Костенкова А. Ф.* 1984. Воздействие пожаров на подстилку в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня и особенности их восстановления // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток. С. 139–147. — *Смирнова О. В., Загольнова Л. Б., Попадюк Р. В.* 1993. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биологии. Т. 54. № 4. С. 438–448. — *Смирнова О. В., Торопова Н. А.* 2008. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биологии. Т. 128. № 2. С. 129–144. — *Сукцессии* животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск. 1981. 263 с. — *Титлянова А. А., Афанасьев Н. А. и др.* 1993. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск. 157 с. — *Чернова Н. М.* Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М. 1977. 200 с. — *Шмальгаузен И. И.* 1961. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 66. Вып. 2. С. 104–134. — *Экосистемы* в критических состояниях. М. 1989. 156 с. — *Begon M., Harper J. L., Townsend C. R.* 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. 3rd ed. Oxford, etc. 1068 p. — *Clements F. E.* 1916. Plant successions. An analysis of the development of vegetation // Carnegie Inst. Wash. Publ. № 242. P. 1–512. — *Connel J. H., Slatyer R. O.* 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // American Naturalist. Vol. 111. P. 1119–1144. — *Drury W. H., Nisbet I. C. T.* 1973. Succession. // J. Arnold Arbor. Vol. 54. P. 331–368. — *Egler F. E.* 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition a factor in old-field vegetation development // Vegetatio. Vol. 4. P. 412–417. — *Horn H. S.* 1975. Forest succession // Sci. Am. V. 232. № 5. P. 90–98. — *Hutchinson G.* 1957. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. Vol. 22. P. 415–427. — *Kim K. N.* 2009. Soil respiration in process of restoration after forest fire on naturally regenerated stands in Far East Russia // Restoration of forest ecosystem functions on different forest zones. Seoul. P. 99–101. — *Lovelock J. E., Margulis L.* 1974. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis // Tellus. Vol. 26. P. 2–10. — *Odum E. P.* 1969. The strategy of ecosystem development // Science. V. 164. P. 262–270. — *Odum E. P.* 1971. Fundamentals of Ecology. 3rd ed. Philadelphia, Pennsylvania. 574 p. — *Whittaker R. H., Levin S.A.* 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. Vol. 12. № 2. P. 117–139.

ВЕХИ РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛЕСНОГО ЦЕНОГЕНЕЗА

А. Г. Крылов

ГОУ ВПО Воронежская государственная лесотехническая академия
394087, Воронеж, ул. Тимирязева, 8. E-mail: bot-fiz.rast@yandex.ru

Ключевые слова: *лесная растительность, лесной ценогенез.*

В. Н. Сукачев (1944) определяет ценогенез как процесс формирования новых растительных ассоциаций либо на основе эволюции видов растений, слагающих сообщества, либо в результате проникновения в сообщества видов, им прежде не свойственных. В первом случае речь идет о филоценогенезе, во втором — селектоценогенезе. Все же иные формы динамики растительности протекают уже на основе ассоциаций, сложившихся в результате ценогенеза. Филоценогенез как автогенный процесс не следует противопоставлять селектоценогенезу — процессу экзогенному, так как внедрение новых видов в непривычные для них

эколого-ценотические условия создает предпосылки для видообразования и селектоценогенез нередко ускоряет филоценогенетические процессы.

Любопытно отметить, что в учебниках по геоботанике теория ценогенеза обычно не рассматривается или лишь затронута. Единственный учебник, в котором всесторонне, с обращением к работам разных авторов изложена теория эволюции растительности — «Введение в геоботанику» А. П. Шенникова (1964). История исследований растительности в эволюционном направлении не анализировалась, хотя отечественная геоботаника в XX в. во многом прояснила картину эволюции лесов Северного полушария Земли. В этом сообщении я пытаюсь ликвидировать отмеченный пробел.

Следует иметь в виду, что наука XIX в. в исследовании растительности развивалась либо в связи с лесоводством, либо в недрах фитогеографии. Лишь в последние два десятилетия XIX в. в отечественной ботанике будущей фитосоциологии и геоботанической фитогеографии предшествуют очень интересные работы А. Н. Краснова, И. К. Пачоского, С. И. Коржинского и П. Н. Крылова. В интересующем нас аспекте особенно яркой и прозорливой была популярная лекция «Тайга с естественноисторической точки зрения» (Крылов, 1898). Ее можно рассматривать как первую веху в истории изучения лесного ценогенеза, о чем писал В. Н. Сукачев в специальной статье на эту тему.

Сюжет лекции-статьи П. Н. Крылова коротко сводится к следующему.

Во-первых, выясняется смысл слова «тайга» и его отношение к сибирским и дальневосточным лесам.

Во-вторых, анализируется видовой состав таежной растительности, в которой обнаруживаются архаичные черты и прежде всего — вечнозеленость древесных растений, некоторых кустарников и многих кустарничков среди высших споровых, голосеменных и цветковых растений из семейств грушанковых и вересковых.

На те же архаичные черты указывает анализ флоры сосновых боров и сфагновых болот, в которых так же обычны вечнозеленые плауны, сосны, вересковые и грушанковые кустарнички. Систематическое родство вечнозеленых и полувечнозеленых представителей тайги, боров и сфагновых болот дало основание для гипотезы о принадлежности этих трех «формаций» к «фации» хвойного леса, возникшего ранее листопадных лесов третичного периода.

Следующий период в познании лесного ценогенеза составил большой цикл работ В. Н. Сукачева, посвященный сменам и эволюции растительных сообществ. Этот период начался в 1910–1920-е гг., когда Сукачев пишет и перерабатывает свое «Введение в фитосоциологию». Далее, в 1930–1940-е гг. он неоднократно обращается к этой проблеме, предлагая свою классификацию динамических процессов и типов сукцессий лесной растительности. В этой классификации филоценогенез рассматривается на ряду с другими типами автогенных сукцессий, а селектоценогенез — в качестве одного из механизмов экзогенных смен фитоценозов. Теорию ценогенеза Сукачев (1944) развивает также в связи с критикой работ ценогенетического толка Е. Н. Синской (1933) и А. И. Лескова (1943) по лесной растительности Кавказа. Следует заметить, что взгляды Сукачева на ценогенез не изменились и в 1950–1960-е гг., о чем свидетельствует большой раздел о динамике лесных биогеоценозов в «Основах лесной биогеоценологии» (Сукачев, 1964).

Вернемся к кавказским работам, на которые обратил внимание Сукачев. Е. Н. Синская проанализировала синузиальную структуру широколиственных и хвойных лесов Кавказа и выяснила ценогенетические особенности разных лесных формаций. Очерчивая круг распространения той или иной кустарниковой или травяной синузии среди хвойных и лиственных лесов, Синская подошла к выявлению ее филоценогенетической или селектоценогенетической природы.

К ценогенезу как основному принципу генетической классификации пихтовых лесов Кавказа обратился А. П. Лесков (1943). Его классификация пихтарников получила жесткую критику в статье В. Н. Сукачева, которого не убедили предположения автора о том или ином ценогенетическом сродстве с пихтой кавказской видов кустарников и трав в разных ассоциациях пихтарников.

Важной вехой в изучении истории неморальной флоры и выработки основных типов широколиственных лесов явился капитальный труд Ю. Д. Клеопова, публикация которого растянулась на половину столетия (Клеопов, 1941, 1990). Проведенный Клеоповым анализ флоры формально относился к широколиственным лесам европейской части СССР, но он потребовал от автора знания неморальной, бореальной и средиземноморской флоры всей Европы, Кавказа, и Малой Азии. Не остались без внимания флоры Сибири, Дальнего Востока и Средней Азии. Идеи Клеопова о путях развития флоры широколиственных лесов Восточной Европы приложимы к лесам иных регионов и иного биоклиматического статуса. К сожалению, мечты Ю. Д. Клеопова написать вторую монографию с анализом широколиственных лесов в геоботанических аспектах и третью монографию по проблеме лесостепи не были реализованы из-за его безвременной кончины.

Трудами А. И. Лескова и Ю. Д. Клеопова по истории лесов Кавказа и Восточной Европы завершился в нашей стране предвоенный период в изучении лесного ценогенеза. Оба ярких ученых оказались жертвами войны. Но в военные годы были опубликованы важные теоретические работы по принципам генетической системы лесных ассоциаций и формаций (Лесков, 1943; Сочава, 1944). Одна статья была опубликована в «Ботаническом журнале», другая, на ту же тему, в журнале «Советская ботаника». В. Б. Сочава этой публикацией открыл большой цикл своих работ по филоценогенетической систематике лесной и нелесной

растительности. Сначала в фокусе его внимания были флорогенез и филоценогенез маньчжурского смешанного леса. Далее он в тех же аспектах анализирует растительность Восточной Сибири и Дальнего Востока, предлагает на основе филоценогенетической систематики разрабатывать легенды карт растительности. Сочава возглавил большой коллектив советских и китайских геоботаников, которые по его принципам в конце 1950-х гг. составили геоботаническую карту бассейна р. Амур. В тот момент политические события помешали опубликовать этот капитальный труд в полном объеме и в среднем масштабе. Советские и зарубежные геоботаники были знакомы с авторским макетом карты по выступлениям В. Б. Сочавы на конференциях, посвященных проблемам картографирования растительности. Мелкомасштабный вариант карты в пределах территории СССР был опубликован лишь в 1969 г. вместе с коллективной монографией «Амурская тайга». Значение этих работ для мировой геоботаники заключается в следующем. В. Б. Сочава плодотворно углубился в проблему филоценогенетической классификации лесной и нелесной растительности, по его принципам разработаны легенды геоботанических карт для ряда регионов Азиатской России, составлены и опубликованы карты в среднем масштабе, разработаны принципы крупно-, средне- и мелкомасштабного картографирования растительного покрова. В. Б. Сочава (1964) предложил классификацию растительности Земли на филоцено- и флорогенетической основе и реализовал ее на обзорной карте.

Не все уровни синтаксонов в равной степени обоснованы филоценогенетически. Так, асссоциации, группы ассоциаций, формации выделяются по эколого-ценотическим принципам Сукачева. По флоро- и отчасти филоценогенетическому единству выделяется важнейшая в генетической классификации единица — фратрия формаций. Фратрии имеют географические названия (манчжурская, берингийская, ангарская) и подчинены типам растительности, которых в системе Сочавы немного. Вся растительность северной Евразии отнесена к следующим типам: арктическому (тундровому), бореальному (преимущественно лесному), неморальному лесному, степному, пустынному. Бореальные леса представлены рядом фратрий формаций.

Неморальная лесная растительность в конце неогена оказалась разделенной на маньчжурскую, кавказскую и европейскую фратрии формаций. Труды В. Б. Сочавы с серией прекрасных карт растительности наглядно показали, как может оказаться актуальным эволюционный филоценотический подход к классификации фитоценозов.

Яркие страницы в изучении происхождения и эволюции таежных лесов вписал в советскую ботанику А. И. Толмачев. Работая на Сахалине, в послевоенные годы, он имел возможность изучить большое разнообразие тайги Сахалина от северных ельников на п-ове Шмидта до елово-пихтовой тайги с преобладанием пихты Майра в юго-восточной части острова. Результатами работы в лесах Восточной Сибири и Дальнего Востока, анализа обширной литературы о горных темнохвойных лесах Азии и Северной Америки явились статьи и интереснейшая монография «К истории возникновения и развития темнохвойной тайги» (Толмачев, 19..). Толмачев обосновал оригинальную концепцию о древнем происхождении тайги в среднегорьях и высокогорьях горных систем Северного полушария Земли в умеренных широтах. Можно отметить, что 12 лет спустя после выхода в свет книги Толмачева его гипотеза была подтверждена палеоботаническими находками Д. Аксельрода в эоценовых породах на северо-востоке Невады в Кордильерах (Axelrod, 1968).

Большая серия работ по истории флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири была написана В. Н. Васильевым на протяжении 1940-х и 1950-х гг. прошлого века с итоговым обзором в сборнике «Материалы по истории флоры и растительности. Вып. 3» (Васильев, 1958). Анализируя флорогенетические элементы области третичных дальневосточных лесов, он выделил 21 тип — от архаичных теплолюбивых папоротников до комплексов видов, связанных дальневосточной тайгой, каменноберезняками и зарослями кедрового стланика. Большое внимание в этом обзоре уделено анализу палеоботанических данных в связи с вопросом об области первоначального развития тургайского комплекса. В этих же аспектах обсуждаются проблемы истории растительного покрова Восточной Сибири и севера Дальнего Востока.

В этот же период — 1950-е гг. — открывается очень важный этап работ в эволюционном геоботаническом аспекте Г. М. Зозулина. Сначала на примере Центрально-Черноземного заповедника в лесах, остепненных лугах и степях зоны лесостепи Зозулин (1955) выделяет «исторические свиты растительности» как удобный инструмент для ценогенетического анализа любых растительных сообществ. Вслед за Ю. Д. Клеоповым Зозулин большое внимание уделяет восточноевропейским лесам, особенно зональным дубравам. Опыт работы в лесостепи был перенесен на леса степной зоны России, которым была посвящена докторская диссертация Г. М. Зозулина (1970).

С помощью анализа палеогеографических данных попытался осветить историю лесов Западной Сибири Г. В. Крылов (1961). Особенно интересны его гипотезы о происхождении и эволюции сибирских сосняков, кедровых и пихтовых лесов, а также березовых формаций и осинников. Историческое развитие темнохвойных формаций и лиственничников Г. В. Крылов связывает с Алтайско-Саянской горной страной, предгорными и горными хребтами Салаира и Кузнецкого Алатау. В этих работах также показана древняя связь южных сибирских сосняков с Казахским мелкосопочником и песчаными ложбинами древнего стока, пересекшими степи Кулунды и Восточного Казахстана. Кроме степных ленточных боров Алтайского Края и Казахстана, известны аналогичные древние степные сосняки в Минусинской котловине, Туве и степях Забайкалья.

В разработанной Ю. Д. Клеоповым (1990) теории анализа лесных и нелесных ценофлор отдельными аспектами анализа является выделение географических, ценотических, генетических, миграционных и других элементов в анализируемой флоре. В его работах мы находим очень строго выполненный географический анализ флоры, некоторые ценоэлементы лишь намечены. Задачу ценотического анализа лесной ценофлоры Горного Алтая на примере лиственничных и кедровых лесов попытался решить автор этого сообщения (Крылов, Речан, 1967). В лесной флоре выделены следующие типы ценоэлементов: боровой, таежный, уремный, неморальный, бореально-лесной, луговой, тундровый, ерниковый, травяно-болотный и приручейный. В ряде сложных типов выделены подтипы. Так, в бореально-лесном различаются собственно лесные элементы, а также лугово-лесной, уремно-лесной и степисто-лугово-лесной подтипы. На 6 подтипов разделен луговой тип. Для более детального анализа типов и подтипов ценоэлементов, выделения ценоэлементов рассчитана сопряженность каждого вида с лесообразующими породами Западной Сибири. Ценоэлементы определены по максимальным и весомым положительным значениям сопряженности. Статистика помогла четко отделить ряд ценоэлементов сосновых, лиственничных, березовых, осиновых, светлохвойно-осиново-березовых и др. не только среди бореально-лесных трав и кустарников, но также среди разнообразных растений луговой экологии.

В результате ценотического анализа лесной флоры возникают вопросы для дальнейшего исследования ценогенеза. Так, ценотический анализ флоры дубовых лесов Южного Сихотэ-Алиня выделил в дубравном ценоэлементе эколого-морфологическую группу ксеромезофитного высокого разнотравья, интерпретировать которую позволила гипотеза о ее селекто- и филоценогенетической связи с флорой древней восточно-азиатской высокотравной прерии (Верхолат, Крылов, 1982). Ее мы не находим в современных биомах Дальнего Востока, но ряд представителей высоких ксеромезофильных злаков и высокого разнотравья, связанных с муссонными травяными экосистемами, ведут свою историю с эоцена и олигоцена. Об этом косвенно свидетельствуют их архаичные черты среди представителей рода или принадлежность к монотипным родам.

В последнее десятилетие меня увлекла задача исследования ценогенеза лесов Кавказа (Крылов, 2006). Собран интересный материал по Северному Кавказу и Западному Закавказью. Но это, возможно, будет новой страницей по истории лесов Кавказа после работ 30-х гг. XIX в. Синской и Лескова.

В заключение необходимо отметить многолетний интерес к истории дальневосточных лесов В. М. Урусова. В конце концов он вылился в солидную монографию о генезисе растительности и прикладном значении знаний об истории растительного покрова (Урусов, 1988). Основной аспект, в котором анализируется материал по неогеновой истории дальневосточной биоты, — влияние крупных палеогеографических событий (трансгрессий, регрессий, тектоники) на изменение макроклимата и растительного мира приокеанических и континентальных регионов Дальнего Востока. Урусов подчеркивает, что актуальная биогеографическая ситуация отстает от динамичных изменений макроклимата. На этом он строит прогнозы по оптимизации лесного хозяйства и зеленого строительства на Дальнем Востоке. Естественно, что столь решительные предложения не следует понимать буквально, без экспериментальной проверки.

Список литературы

Васильев В. Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. Вып. 3. С. 361–457. — *Верхолат В. П., Крылов А. Г.* 1982. Анализ флоры сосудистых растений дубовых лесов Южного Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 29. С. 3–22.— *Зозулин Г. М.* 1955. Взаимоотношение лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном заповеднике // Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника. Вып. 3. С. 102–234. — *Зозулин Г. М.* 1970. Анализ лесной растительности степной части бассейна р. Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. 52 с. — *Клеопов Ю. Д.* 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. Вып. 1. С. 183–256. — *Клеопов Ю. Д.* 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев. 352 с. — *Крылов А. Г.* 2006. Ценогенетические свиты лесной растительности Кавказа // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции. Сухум. С. 283–288. — *Крылов А. Г., Речан С. П.* 1967. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М. 222 с. — *Крылов Г. В.* 1961. Леса Западной Сибири. М. 256 с. — *Крылов П. Н.* 1898. Тайга с естественно-исторической точки зрения // Научные очерки Томского края. Томск. С. 1–15. — *Лесков А. И.* 1943. Принципы естественной системы растительных ассоциаций // Бот. журн. Т. 28. № 2. С. 37–52 — *Синская Е. Н.* 1933. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов // Бот. журн. Т. 18. № 5. С. 370–406; № 6. С. 487–515. — *Сочава В. Б.* 1944. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. ботан. № 1. С. 109–241. — *Сочава В. Б.* 1964. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М. С. 167–173. — *Сочава В. Б.* 1969. Ботанико-географические соотношения в бассейне Амура // Амурская тайга. Л. С. 5–15. — *Сукачев В. Н.* 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. Т. 5. № 4. С. 213–227. — *Сукачев В. Н.* 1964. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М. С. 458–486. — *Толмачев А. И.* 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л. 156 с. — *Урусов В. М.* 1988. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток. 356 с. — *Шенников А. П.* 1964. Введение в геоботанику. Л. 447 с. — *Axelrod D. I.* 1966. The Eocene Copper Basin flora Northeastern Nevada // Univ. Calif. Pub. Geol. Sci. 1966. Vol. 59. P. 1–83.

МЕХАНИЗМЫ РАЗВИТИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

А. М. Крышень

Институт леса Карельского научного центра РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: kryshen@krc.karelia.ru

Ключевые слова: *структура растительных сообществ, устойчивость, взаимоотношения растений, сукцессия.*

> В основе растительного сообщества заложен принцип, имеющий в виду выгоду целого, а не составляющих его элементов.
>
> *Пачоский, 1921. С. 18*

Т. А. Работнов (1973) писал об устойчивости сообществ в случаях закономерных изменений их видового состава, количественного соотношения компонентов и продуктивности при сезонных, флюктуационных и демутационных изменениях. То есть, если происходящие после нарушения в сообществе процессы ведут к восстановлению исходной структуры сообщества, такое состояние следует считать устойчивым. На наш взгляд, подход Т. А. Работнова можно принять, исключив демутации, так как здесь речь идет уже о сукцессиях — закономерных сменах фитоценозов во времени, и в этом случае предпочтительнее использовать понятие «развитие» (Василевич, 1983).

Применяя понятие «механизм», фактически заимствованное из механики, мы тем самым признаемся в том, что пытаемся определить набор взаимосвязанных явлений, определяющих направление развития системы или ее устойчивость. В последнем случае механизм запускается в ответ на внешнее воздействие, и действие его направлено на восстановление исходного состояния.

Восстановление лесной растительности после рубки часто приводят как пример того или иного типа сукцессии. Так, по А. П. Шенникову (1964) — это эндоэкогенетические смены, т. е. изменения структуры сообщества обусловлены изменениями местообитания, которые в свою очередь вызваны жизнедеятельностью сообщества. Как возможная причина эндогенетических смен указывается изменение среды доминантами таким образом, что она становится неблагоприятной для них самих (Раменский, 1971). Анализируя восстановительную динамику лесов на автоморфных почвах, мы не сталкивались с примерами такого механизма смены сообществ. Другим возможным механизмом является изменение среды предыдущими видами таким образом, что она становится доступной для видов последующих стадий (механизм способствования по J. Connel и R. Slatyer, 1977), которые являются, в свою очередь, более сильными конкурентами (Василевич, 1993; Ипатов, Кирикова, 1997, 2000). Подобный механизм кажется логичным особенно при смене лиственных древесных пород хвойными. В то же время на этапе до формирования сомкнутых молодняков все виды, участвующие в формировании сообщества вырубки, произрастают на ней или в непосредственной к ней близости в сходных условиях экотопа. Кроме того, доминанты, определяющие изменения структуры изучаемых сообществ, обладают широкой экологической амплитудой, и изменения условий произрастания, произведенные одним из видов, не могут быть решающими для внедрения в сообщество другого вида. Собственно, и древесные виды с самого начала восстановления присутствуют на вырубке, и им просто требуется время, чтобы выйти из яруса травянистых растений. Безусловно, этот механизм изменения структуры лесного сообщества в большей или меньшей степени присутствует, но не может в полной мере объяснить развитие лесного сообщества. Б. М. Миркин с соавт. (2000) рассматривали сукцессию на вырубке как пример модели толерантности. Суть этого механизма заключается в том, что все участвующие в формировании сообщества виды имеют равные возможности, но остаются и постепенно занимают ведущее положение те, которые наиболее устойчивы к изменениям среды. Наши исследования (Крышень, 2006) показали, что большая часть видов в фитоценозах вырубок занимают локальное или временное положение с низким обилием, и говорить о равных возможностях можно только применительно к ограниченному числу доминантов. Кроме того, при переходе сообщества из одной стадии сукцессии в другую часто происходит смена всего состава доминантов. Так, при формировании древесного яруса на злаковых вырубках восстанавливается покров из кустарничков и лесного разнотравья, а переходный период бывает внешне четко обозначен доминированием марьянника. J. Connell и R. Slatyer (1977) предложили еще один механизм — «торможения» (виды сдерживают развитие других до тех пор, пока сами не ослабнут). С ним согласуются механизмы, основанные на популяционной теории (см., например, Уланова и др., 2008), которые в целом описывают изменения, происходящие на вырубках. Но и они не могут дать ответ на все вопросы. Так, злаки успешно используют одновременно генеративное и вегетативное размножение для расселения на вырубке (Крышень, 2006), такое сочетание делает их популяцию достаточно устойчивой в течение продолжительного времени. Нами были описаны 14-летние березняки, сформировавшиеся на вырубках, где под сомкнутым древесным пологом в напочвенном покрове продолжал доминировать вейник лесной, при этом многие особи находились в генеративном состоянии. Такие ситуации плохо описываются предложенными моделями. То, что все эндогенетические модели сукцессии в той или иной мере

описывают процессы восстановления лесной растительности, не удивительно — это свидетельство того, что механизм сложный, и нельзя его свести к какому-нибудь одному процессу. Исследования взаимоотношений доминирующих видов на вырубках (Крышень, 2006) показали, что результат их конкурентной борьбы зависит от конкретных условий местообитания (см. также Callaway, 1998; Hooper, 1998; Runk et al., 2004; Gaucherand et al., 2006; и др.). И это еще раз подтверждает, что нельзя отрывать исследования растительных сообществ от их местообитаний. Т. А. Работнов (1983) и В. И. Василевич (1983) сукцессию на вырубке приводят в качестве примера экзогенной сукцессии, подчеркивая значимость внешних факторов и катастрофических изменений, «запускающих» механизм развития сообщества. В. Н. Сукачев (1972), рассматривая вырубку в целом в качестве примера экзогенной сукцессии, отмечал, что здесь присутствует и сингенез, и эндогенез, и заключает, что все три процесса, «действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразят и усложняют сукцессии биогеоценозов» (с. 374).

Ранее (Крышень, 1993, 1996, 2007) нами подробно обсуждался вопрос структуры и динамики растительных сообществ на полях лесных питомников. Эти сообщества находятся в состоянии периодических полных или частичных разрушений и в условиях постоянного притока питательных веществ. Здесь механизм поддержания устойчивости и высокой продуктивности сообщества заключался в подборе определенного достаточно широкого набора видов с разными приспособительными реакциями на внешние воздействия и многообразием их (видов) взаимоотношений. Такой способ поддержания устойчивости экосистем общепризнан (Одум, 1975) и во многом согласуется с теорией разделения экологических ниш, справедливость которой, однако, оспаривается применительно к растительным сообществам (Василевич, 1979; Etienne et al., 2007; Гиляров, 2010; Tamme et al., 2010; и др.), в том числе и на ранних стадиях лесовосстановления (Крышень, 2006).

В настоящее время в таежной зоне очень широко распространены вырубки — этап восстановления лесного сообщества, продолжающийся от момента сплошной рубки древостоя до выхода древесных пород из слоя травянистых растений и смыкания их крон. Длительность этого этапа сильно варьирует и составляет от 3–7 лет в средней тайге до 10–15 лет — в северной. Снятие «давления» мощного эдификатора (древесного яруса) приводит к, на первый взгляд хаотичному, движению растений, отмечавшемуся еще А. К. Каяндером (Cajander, 1926) и В. Н. Сукачевым (1930). Действительно, в первые годы видовой состав на отдельных участках вырубок меняется значительно (Крышень, 2006), иллюстрируя феномен «карусели» (Maarel, Sykes, 1997; Маслов, 2001; Otsus, Zobel, 2002; и др.). Однако внешне хаотичные «движения» достаточно быстро выравнивают ситуацию, формируя сообщество с доминированием нескольких видов с близкой экологией. На севере это виды таежных кустарничков (черника, брусника, вереск, редко багульник), к которым в зависимости от условий могут присоединиться луговик извилистый и лесные осоки. В средней тайге, как правило, в разных сочетаниях доминируют злаки (вейники лесной и наземный, полевица тонкая, луговик извилистый), иван-чай, осоки седоватая и буроватая, а также некоторые виды разнотравья (герань лесная, подмаренник, марьянник и ряд других). С механистической точки зрения, представляющей фитоценоз как простую систему взаимодействующих объектов, подобные процессы с трудом поддаются объяснению. Но если допустить, что в результате объединения и совместной жизнедеятельности растений происходит образование нового качества — сообщества (добавить социальный аспект), то целесообразность наличия нескольких высокопродуктивных с широкой экологической амплитудой доминантов становится очевидной (Раменский, 1971). Внешнее воздействие достаточно сильное, чтобы снизить численность и продуктивность одного вида, неминуемо привело бы к длительному кризису монодоминантной системы. Если же механизм развития основан на сосуществовании нескольких не исключающих, а дополняющих друг друга видов, то изменение внешних условий приводит к тонкой и быстрой его настройке путем изменения обилия доминантов. Именно такое устройство можно считать основой механизма устойчивости и развития лесного сообщества на ранних стадиях восстановления после рубки — таким «простым» способом расширяются границы (временные и пространственные) высокопродуктивного состояния системы.

С момента формирования древесного яруса наступает следующий этап развития лесного сообщества, резко усиливается значимость внутреннего фактора развития системы (Крышень, 2006; см. также статью Н. В. Гениковой с соавторами в материалах конференции), он начинает играть ведущую роль в ряду всех факторов, определяющих структуру сообщества. Меняется или, точнее, «перенастраивается» и механизм развития сообщества. В таежной зоне движение к климаксу ведет к внешне упрощенному строению сообщества. Зрительный эффект упрощенности образуется за счет снижения видового разнообразия (Tonteri, 1994; Graae, Heskjær. 1997; Гнатюк и др., 2008). Как уже отмечалось, в северных широтах при недостатке солнечной энергии система уже не может обеспечить свою устойчивость простым, но затратным способом — увеличением видового разнообразия (Одум, 1975). «Усилия» ее сосредотачиваются на обеспечении устойчивости только эдификаторных, наиболее продуктивных в конкретных условиях ценопопуляций. При этом внутренняя структура такой ценопопуляции усложняется за счет возрастной дифференциации, а структура сообщества в целом — за счет мозаичности (Watt, 1947; Носова, 1987; Clark et al., 2003; Piovesan et al., 2005; Kembel, Dale, 2006; Larson, Franklin, 2006; и др.). Многими авторами признается как комплексность условий окон, так и мозаичность фитогенных полей деревьев, обеспечивающих сложную структу-

ру напочвенного покрова (Ипатов, Кирикова, 1981; Георгиевский, 1995; Battles, Fahey, 1995; Kneeshaw, Bergeron, 1998; Vandenberghe et al., 2006; и др.). Таким образом, можно сказать, что с формированием древесного яруса снижается «пластичность» фитоценоза — не очень сильные внешние воздействия не изменяют его состав и строение, но за счет увеличения значимости внутренней структуры фитоценоза повышается его «упругость» — способность быстро восстанавливаться после незначительных нарушений.

Особо необходимо отметить один важный момент — только комплексный (сочетающий эксперимент, математическую обработку данных и долговременные наблюдения) анализ всего материала продемонстрировал многообразие механизмов развития лесного сообщества. Особенно важным является метод долговременных наблюдений на постоянных пробных площадях (Рысин, 2007), часто только он может свидетельствовать о многих процессах, происходящих в лесах (см., например, Маслов, 2007). В отсутствие продолжительных серий наблюдений на постоянных пробных площадях из-за длительности процессов в лесных сообществах о механизмах их устойчивости или развития мы можем судить только по косвенным признакам, или выстраивая временные ряды из большого числа описаний фитоценозов в сходных местообитаниях. Трудоемки и сложны в постановке эксперименты в лесных сообществах, но именно их результаты могут быть критическими в понимании механизмов развития сообщества (Карпов, 1969; Treberg, Turkington, 2010; и др.).

Наши исследования достаточно четко продемонстрировали, что, несмотря на многообразие приспособлений видов растений для совместного существования, в процессе развития лесного сообщества формируется достаточно эффективная самонастраивающаяся система. В основе механизмов такой настройки на ранних стадиях лежит соревнование нескольких доминирующих видов за пространство — интегральный ресурс (Работнов, 1992; Schwinning, Weiner, 1998). С формированием древесного яруса поддержание системы в устойчивом состоянии в таежной зоне обеспечивается за счет внутрипопуляционной изменчивости ограниченного числа наиболее продуктивных видов (в каждом ярусе) и усиления пространственной неоднородности. И даже понимая, что все эти процессы могут совершаться одновременно и многократно усложняться большим количеством растений и их сочетаний (ценоэлементов), мы должны признать, что это, безусловно, очень упрощенное (синоним — механистическое) объяснение, имеющее, однако, право на существование, так как прослеживаются достаточно четкие закономерности, проявляющиеся в строгой последовательности проходимых стадий развития. Необходимо учитывать также, что механизм развития не только меняется во времени, но и всегда привязан к определенному местообитанию — по В. Н. Сукачеву (1972) растения для того и объединяются в фитоценозы, чтобы наиболее эффективно использовать его (местообитания) возможности.

Список литературы

Василевич В. И. 1979. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Бот. журн. Т. 64. № 3. С. 341–350. — *Василевич В. И.* 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л. 247 с. — *Василевич В. И.* 1993. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. Т. 78. № 10. С. 1–15. — *Георгиевский А. Г.* 1995. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Бот. журн. Т. 80. № 4. С. 8–19. — *Гиляров А. М.* 2010. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. Т. 71. № 5. С. 386–401. — *Гнатюк Е. П., Богданов А. В., Геникова Н. В., Крышень А. М.* 2008. Анализ ценофлор зональных типов леса на территории Карелии // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в.: Мат. Всерос. конф. Ч. 4. Сравнительная флористика. Урбанофлора. Петрозаводск. С. 25–28. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* 1981. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. № 3. С. 39–45. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* 1989. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. Т. 74. № 1. С. 14–21. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* 1997. Фитоценология. СПб. 316 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* 2000. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. Т. 85. № 7. С. 92—100. — *Карпов В. Г.* 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. 336 с. — *Крышень А. М.* 1993. Сорная растительность лесных питомников Карелии (взаимоотношения сорных растений и их влияние на сеянцы *Pinus sylvestris* L.). Дис. … канд. биол. наук. СПб. 200 с. — *Крышень А. М.* 1996. Фитоценологические особенности *Spergula arvensis* (Caryophyllaceae) // Ботан. журн. № 10. С. 45–52. — *Крышень А. М.* 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М. 264 с. — *Крышень А. М.* 2007. К вопросу о механизмах устойчивости и развития растительных сообществ // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. Петрозаводск. С. 157–175. — *Маслов А. А.* 2001. Пространственно-временная динамика популяций растений: новый подход к изучению механизмов сукцессии // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методология, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск. С. 129–130. — *Маслов А. А.* 2007. Механизмы динамики лесного сообщества в фазе климакса на примере олиготрофного сосняка пушицево-сфагнового // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. Петрозаводск. С. 349–364. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И.* 2000. Современная наука о растительности. М. 264 с. — *Носова Л. М.* 1987. О горизонтальной структуре сосновых культур на дерново-подзолистых почвах // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. М. С. 5–25. — *Одум Ю.* 1975. Основы экологии. М. 740 с. — *Пачоский И. К.* 1921. Основы фитосоциологии. Херсон. 346 с. — *Работнов Т. А.* 1973. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 78. Вып. 4. С. 67–76. — *Работнов Т. А.* 1983. Фитоценология. М. 296 с. — *Работнов Т. А.* 1992. Является ли объем физической среды ресурсом для растения? // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 5. С. 81–82. — *Раменский Л. Г.* 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 334 с. — *Рысин Л. П.* 2007. Стационарные исследования в геоботани-

ке // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Лекции. Петрозаводск. С. 340–348. — *Сукачев В. Н.* 1930. Руководство к исследованию типов леса. 2-е изд. М.; Л. 318 с. — *Сукачев В. Н.* 1972. Избранные труды. Л. Т. 1. 418 с. — *Уланова Н. Г., Белова И. Н., Логофет Д. О.* 2008. О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: матричная модель динамики популяций вейника и березы, растущих совместно // Журн. общ. биол. Т. 69. № 6. С. 441–457. — *Шенников А. П.* 1964. Введение в геоботанику. Л. 447 с. — *Battles J. J., Fahey T.* 1995. Spatial pattering in the canopy gap regime of a subalpine Abies-Picea forest in the northeastren United States // J. Veg. Sci. Vol. 6. P. 807–814. — *Cajander A. K.* 1926. The Theory of Forest Types // Acta Forestalia Fennica. Vol. 29. P. 1–108. — *Callaway R. M.* 1998. Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA // Oikos. Vol. 82. № 3. P. 561–573. — *Clark D. F., Antos J. A., Bradfield G. E.* 2003. Succession in sub-boreal forests of West-Central British Columbia // J. Veg. Sci. Vol. 14. № 5. P. 721–732. — *Connell J. H., Slatyer R. O.* 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // American Naturalist. Vol. 111. № 982. P. 1119–1144. — *Etienne R. S., Apol M., Emile F. et al.* 2007. Modes of speciation and the neutral theory of biodiversity // Oikos. Vol. 116. № 2. P. 241—258. — *Gaucherand S., Liancourt P., Lavorel S.* 2006. Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species // J. Veg. Sci. Vol. 17. № 4. P. 455–464. — *Graae B., Heskjær V. S.* 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark // Forest Ecology and Management. Vol. 96. № 1—2. P. 111–123. — *Hooper D. U.* 1998. The role of complementary and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // Ecology. P. 704–719. — *Kembel S. W., Dale M. R. T.* 2006. Within-stand spatial structure and relation of boreal canopy and understorey vegetation // J. Veg. Sci. Vol. 17. № 6. P. 783–790. — *Kneeshaw D., Bergeron Y.* 1998. Early response of Abies balsamea seedlings to artificially created openings // J. Veg. Sci. Vol. 9. № 4. P. 543–550. — *Larson J. A., Franklin F. J.* 2006. Structural segregation and scales of spatial dependency in Abies amabilis forests // J. Veg. Sci. Vol. 17. № 4. P. 489–498. — *Maarel E. van der, Sykes M. T.* 1997. Rates of small-scale species mobility in alvar limestone grassland // J. Vegetation Science. Vol. 8. P. 199–208. — *Otsus M., Zobel M.* 2002. Small-scale turnover in a calcareous grassland, its pattern and components // J. Veg. Sci. Vol. 13. № 2. P. 199–206. — *Piovesan G., Di Filippo A., Alessandrini A.* et al. 2005. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth Fagus forest in the Apennines // J. Veg. Sci. Vol. 16. № 1. P. 13–28. — *Runk K., Moora M., Zobel M.* 2004. Do different competitive abilities of three fern species explain their different regional abundances? // J. Veg. Sci. Vol. 15. № 3. P. 351–356. — *Schwinning S., Weiner J.* 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // Oecologia. Vol. 113. № 4. P. 447–455. — *Tamme R., Hiiesalu I., Laanisto L. et al.* 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales // J. Veg. Sci. Vol. 21. № 4. P. 796–801. — *Tonteri T.* 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors // Ann. zool. fennici. Vol. 31. P. 53–60. — *Treberg M. A., Turkington R.* 2010. Facilitation in an unproductive boreal forest understorey community // J. Veg. Sci. Vol. 21. № 4. P. 761–771. — *Vandenberghe C., Frelechoux F., Gadallah F., Buttler A.* 2006. Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? // J. Veg. Sci. Vol. 17. № 4. P. 481–488. — *Watt A. S.* 1947. Pattern and process in the plant community // J. of Ecology. Vol. 35. № 1. P. 1–22.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕСОСТЕПНОГО КОМПЛЕКСА ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В ПРЕДЕЛАХ ВОДОРАЗДЕЛА ВОЛГИ И ДОНА

А. Ю. Кудрявцев

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
440039, Пенза, ул. Ленина, 22–51. E-mail: akydtaks@mail.ru

Ключевые слова: *лесостепной комплекс, простые цепи Маркова.*

Лесостепной комплекс как единое генетическое и эволюционное образование впервые был охарактеризован Н. С. Камышевым (1965). В пределах Окско-Донской низменности он представляет собой систему осиновых кустов и участков луговых степей, а на Среднерусской возвышенности — плодово-кустарниковую степь, морфологически напоминающую саванну тропического пояса (Бережной, Бережная, 2000).

Как отмечает Б. В. Виноградов (1998), пространственно распределенная динамика сложных экосистем наиболее адекватно описывается марковскими моделями. Для составления модели долговременной динамики экосистем необходимо в первую очередь получение достаточно детальной и достоверной разновременной картографической информации о структуре растительности с большими интервалами времени на большой территории (Debussche et al., 1977; Виноградов, 1984; Аавиксо, Кадерик, 1989).

В качестве модельного объекта для исследования структуры растительности лесостепной зоны Поволжья был выбран Островцовский участок заповедника «Приволжская лесостепь», расположенный на юго-западе Пензенской области в верхнем течении р. Хопер. Площадь участка составляет 352 га. Абсолютные высоты колеблются в пределах 200–240 м. Для участка характерна высокая изрезанность территории овражно-балочной сетью. В почвенном покрове преобладают черноземы выщелоченные, среди которых отдельными пятнами встречаются черноземы типичные. Растительность представляет собой сложную мозаику степных, луговых, кустарниковых и лесных сообществ водораздела, овражно-балочной сети и поймы. Особенностью участка является возникновение своеобразных низкоствольных лесов, древостой которых образован видами, обычно формирующими подлесок, — черемухой обыкновенной и кленом татарским.

В 1999–2000 гг. было проведено геоботаническое картирование ключевого участка площадью 30 га, расположенного на водоразделе с преобладанием выщелоченных черноземов. На участке было заложено 7 трансект, общая протяженность которых составила 4.3 км. Вдоль каждой трансекты закладывали примыкающие друг к другу пробные площади размером 10×10 м, на которых проведен сплошной перечет и картирование деревьев и кустарников. Для каждой пробной площади определен видовой состав деревьев, кустарников и трав, средний возраст, высота и диаметр деревьев и кустарников, а также проективное покрытие ($м^2/100м^2$) для каждого вида.

При изучении динамики растительности были использованы аэрофотоснимки 1985 и 1996 гг. масштаба 1 : 10 000, геоботаническая карта участка 1990 г. масштаба 1 : 10 000. Вероятность перехода из одного состояния в другое вычисляли по количеству площадок, состояние которых изменилось за исследуемый период. Для получения данных о пространственно распределенной динамике растительности мы использовали метод составления марковской модели (Виноградов, 1998), ставший довольно традиционным средством описания сукцессий (Джефферс, 1981; Usher, 1992; Aaviksoo, 1993).

На основе методических подходов динамической классификации (Ипатов, Герасименко, 1992; Ипатов, Кирикова, 1999) и с учетом рекомендаций по исследованию динамики растительности (Разумовский, 1999; Логофет, 1999) был построен восстановительный ряд сообществ с участием черемухи, разделенный на возрастные стадии продолжительностью 5 лет. К одной стадии отнесли сообщества, идентичные по составу и состоянию видов, по возрастной стадии развития эдификатора, его жизненности, по сложению в пространстве. Анализ динамики фитосоциологического спектра сообществ в ходе сукцессии осуществлен по системе экоморф, разработанной применительно к условиям степной зоны А. Л. Бельгардом (1950), с учетом дополнений Н. М. Матвеева (1995).

Растительность исследуемого участка была разделена на три основных типа: степи (луговые и кустарниковые), кустарники, низкоствольные леса. Всего по данным 2000 г. выделено 14 категорий состояния растительности: участки луговых степей и остепненных лугов (ЛС) с проективным покрытием деревьев и кустарников менее 10 %; кустарниковые степи (КС) с покрытием кустарников до 25 %, в пределах которых выделены участки с доминированием *Chamaecytisus ruthenicus* (КС Рак), *Amygdalus nana* (КС Мд), *Cerasus fruticosa* (КС Вк), *Prunus spinosa* (КС Т) и *Rhamnus cathartica* (КС Жс); кустарниковые сообщества, образованные миндалем низким (Мд), вишней кустарниковой (Вк), терном (Т), жестером слабительным (Жс), *Euonymus verrucosa* (Брк) и *Viburnum opulus* (Кал); сообщества низкоствольных лесов с доминированием *Padus avium* (Чр) и *Acer tataricum* (Клт).

Анализ графа переходов состояний растительности (рис. 1) показал, что основной тенденцией динамики растительности является заселение деревьями и кустарниками участков луговых степей. При этом не существует строго детерминированного порядка смены формаций. В связи с большой скоростью распространения кустарников в модели возникают так называемые «петли», когда отсутствуют промежуточные этапы переходов, не фиксируемые при данном интервале между съемками. Это явление очень широко распространено на начальных стадиях сукцессии. Вероятность перехода луговых степей в кустарниковые невелика. Наиболее велика вероятность прямых переходов луговых степей в сообщества кустарников, особенно низкорослых (миндаль, вишня), а также в терновники. Вероятность трансформации луговых степей в жестерники невелика, а переходы в формации мезофильных кустарников (бересклет, калина) полностью отсутствуют. В то же время существует вероятность прямого перехода луговых степей в черемушники.

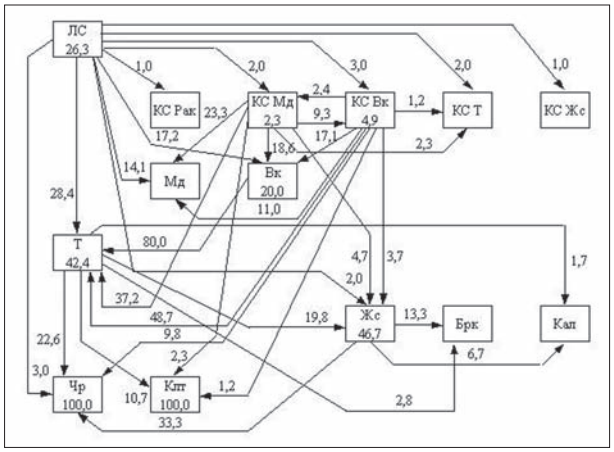


Рис. 1. Граф переходов состояний растительности лесостепного комплекса за 1990–2000 гг.

В квадратах указаны вероятности сохранения за инвентаризационный период, около стрелок — вероятности переходов в другое состояние. ЛС — луговые степи. КС — кустарниковые степи: КС Рак– *Chamaecytisus ruthenicus*, КС Мд — *Amygdalus nana*, КС Вк — *Cerasus fruticosa*, КС Т — *Prunus spinosa*, КС Жс — *Rhamnus cathartica*. Кустарники: Мд — *Amygdalus nana*, Вк — *Cerasus fruticosa*, Т — *Prunus spinosa*, Жс — *Rhamnus cathartica*, Брк — *Euonymus verrucosa*, Кал — *Viburnum opulus.* Низкоствольные леса: Чр — *Padus avium*, Клт — *Acer tataricum*.

Чрезвычайно неустойчивыми за данный период оказались кустарниковые степи. Наиболее велики вероятности их переходов в кустарники. Например, за исследованный период 80 % вишенников перешло в терновники, устойчивость которых значительно выше. Велика вероятность их перехода в черемушники и жестерники, значительно меньше — в татарокленовники. Вероятность трансформации терновников в сообщества мезофильных кустарников (бересклета и калины) незначительна. Еще более устойчивы жестерники. Основное направление их перехода — в черемушники. Велика также вероятность трансформации в сообщества мезофильных кустарников. Низкоствольные леса целиком сохранились в прежнем состоянии. Подобную устойчивость можно объяснить

тем, что возраст черемушников и лесов из клена татарского еще не велик (не превышает 40 лет), и они пока не вступили в стадию распада.

Описаны 6 обобщенных вариантов сукцессионного ряда при переходе от луговой степи к низкоствольным лесам (рис. 2). При построении схемы сукцессии кустарниковая степь была отнесена к луговым степям, поскольку характер травяного покрова на данной стадии практически не отличается от лугово-степного. Это дало возможность упростить схему и сократить количество вариантов сукцессии.

Полный вариант сукцессионного. ряда (рис. 2, а) включает следующие стадии: луговая степь, низкорослые степные кустарники с доминированием миндаля низкого и вишни степной, терновники, жестерники, мезофильные лесные кустарники с преобладанием калины и бересклета бородавчатого и низкоствольные леса из черемухи и клена татарского. При этом сообщества мезофильных кустарников рассматриваются как боковая ветвь ряда, поскольку направление их трансформации неизвестно. Во втором варианте (рис. 2, б) из сукцессионного ряда выпадает стадия жестерников (и мезофильных кустарников), терновники превращаются непосредственно в низкоствольные леса. В третьем варианте (рис. 2, в) выпадают стадии низкорослых степных кустарников и терновников, степные сообщества непосредственно трансформируются в жестерники. Наиболее распространенными можно считать четвертый (рис. 2, г) и пятый (рис. 2, д) варианты, при которых степь, минуя стадию низкорослых кустарников, превращается в терновники. Стадия жестерника в пятом варианте отсутствует. Согласно шестому варианту (рис. 2, е), степная растительность непосредственно трансформируется в низкоствольные леса. Вероятность развития сукцессии по этому варианту невелика.

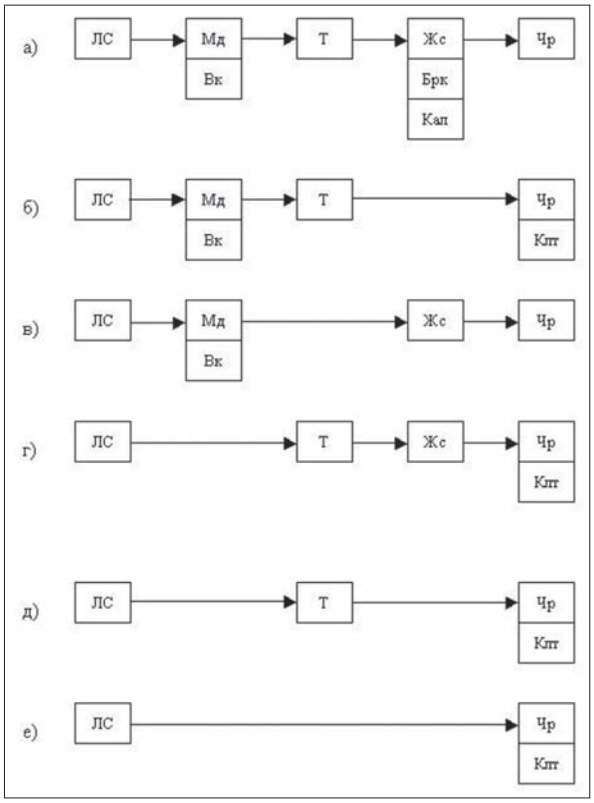


Рис. 2. Варианты восстановительного ряда растительности лесостепного комплекса.
Условные обозначения см. рис. 1.

Изучение восстановительной динамики растительности лесостепного комплекса в условиях абсолютно заповедного режима выявило поливариантность сукцессионного процесса в условиях плакора. В целом схема сукцессии соответствует концепции популяционных узоров, согласно которой климаксовое сообщество можно рассматривать как множество мозаик популяций ключевых видов и связанных с ними мозаик популяций подчиненных видов, циклически развивающихся в спонтанном режиме (Whittaker, 1953; Whittaker, Levin, 1977). Разнообразие вариантов сукцессии связано с тем, что условия экотопа изначально благоприятны для произрастания видов деревьев и кустарников, относящихся к различным экологическим группам. Поэтому динамика растительности во многом определяется возможностями распространения (наличие источников семян, способы распространения, вегетативная подвижность) и особенностями биологии видов (скорость роста, теневыносливость, продолжительность жизни).

На первых стадиях сукцессии преимущество получают виды, способные к интенсивному освоению территории благодаря высокой вегетативной подвижности. Дальнейшее развитие древесно-кустарниковой растительности обусловлено свойствами, определяющими общие размеры растений и длительность удержания занимаемой видом территории (темпы годичного прироста в высоту и продолжительность жизни скелетной оси). Низкорослые степные кустарники довольно быстро сменяются более высокорослыми, которые в свою очередь уступают место низкоствольным деревьям. В сукцессионном ряду можно выделить две стадии с резким изменением состава (6–10 и 26–30 лет) и два периода с постепенным изменением характера растительности (11–25 и 31–40 лет).

Таким образом, детальное рассмотрение сукцессионного ряда, ведущего к формированию лесов с доминированием черемухи, позволяет сделать вывод о том, что восстановительная динамика лесостепной растительности наиболее адекватно может быть описана моделью толерантности (tolerance model) (Connel, Slayter, 1977). Согласно этой модели последовательность видов определяется их биологическими конкурентными особенностями. При этом большое значение имеет скорость распространения зачатков, когда виды с тяжелыми семенами, переносимыми животными, появляются на более поздних стадиях сукцессии (Horn, 1974; Christensen, Peet, 1981).

Список литературы

Аавиксо К. Д., Кадерик Х. Д. 1989. Динамика болотных ландшафтов и достоверность прогноза их развития // Экология. № 4. С. 33–39. — *Бельгард А. Л.* 1950. Лесная растительность юго-востока УССР. Киев. 263 с. — *Бережной А. В., Бережная Т. В, Григорьевская А. Я, Двуреченский В. Н.* 2000. Степи Центрально-черноземной России: про-

шлое, настоящее, будущее. // Вопросы степеведения. Оренбург. С. 70–81. — *Виноградов Б. В.* 1984. Аэрокосмический мониторинг экосистем. М. 320 с. — *Виноградов Б. В.* 1998. Основы ландшафтной экологии. М. 418 с. — *Джефферс Дж.* 1981. Введение в системный анализ: применение в экологии. М. 252 с. — *Ипатов В. С., Герасименко Г. Г.* 1992. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. № 4. С. 3–9. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* 1999. Фитоценология. СПб. 316 с. — *Камышев Н. С.* 1965. К географии, фитоценологии и эволюции лесостепного комплекса // Труды Центрально-Черноземного заповедника. Воронеж. Вып. 8. С. 107–115. — *Логофет Д. О.* 1999. Сукцессионная динамика растительности: классические концепции и современные модели // Экология России на рубеже 21 века. М. С. 70–98. — *Матвеев Н.М.* 1995. Об основных типах ценотической структуры эталонных для степного Заволжья естественных лесов // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах: Межвед. сб. науч. тр. Самара. Вып. 1. С. 29–41. — *Разумовский С. М.* 1999. Избранные труды. М. 560 с. — *Aaviksoo K.* 1993. Changes of plant cover and land use types (1950”s to 1980”s) in tree mire reserves and their neighbourhood in Estonia // Landscape Ecology. Vol. 8. № 4. P. 287–301. — *Christensen N. L., Peet R. K.* 1981. Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont // Forest succession. N. Y. P. 230–245. — *Connel J. H., Slayter R. O.* 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. Vol. 111. № 982. P. 1119–1144. — *Debussche M., Gordon M., Lepart J., Romane F.* 1977. An account of the use of transition matrix // Agro-Ecosystem. Vol. 3. № 1. P. 81–92. — *Horn H. S.* 1974. The ecology of secondary succession // Ann. Rev. Ecol. and Syst. Vol. 5. P. 25–37. — *Usher M. B.* 1992. Statistical models of succession // Plant Succession: Theory and Prediction. Glenn-Levin D. C., Peet R. K. n T. T. Eds. London. P. 215–248. — *Whittaker R. H.* 1953. A Consideration of climax theory: The climax as a population and pattern // Ecol. Monogr. Vol. 23. № 1. P. 41–78. — *Whittaker R. H., Lewin A. S.* 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. Vol. 12. № 2. P. 117–139.

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА И АНТРОПОГЕННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ РЕЧНОГО СТОКА НА ДИНАМИКУ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДОЛИН РЕК

Ж. В. Кузьмина[1], Т. Ю. Каримова[2], С. Е. Трешкин[3], В. М. Феодоритов[1]

[1] Институт водных проблем РАН
119333, Москва, ул. Губкина, 3. E-mail: jannaKV@yandex.ru

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

[3] Отделение мелиорации, водного и лесного хозяйства Россельхозакадемии
117218, Москва, ул. Кржижановского, 15, корп.2, ГСП–7. E-mail: biost@yandex.ru

Ключевые слова: *изменения климата, динамика растительности, пойменные экосистем.*

В настоящее время основными тенденциями климатических изменений на территории большей части Европейской России являются: сокращение амплитуды колебания температуры приземного воздуха (повышение зимой и понижение летом) и повышение среднегодовой ее температуры на фоне увеличения годовой суммы атмосферных осадков и повышения расходов и уровней воды в реках (Шикломанов, Георгиевский, 2003; Кузьмина, 2007; Оценочный…, 2008). Сценарий гумидного потепления в европейской части России наиболее реален и в будущем (Оценочный доклад…, 2008). Потепление и увеличение осадков особенно сильно проявляется в холодное полугодие и способствует изменению сложившихся почвенно-грунтовых условий, как в поймах, так и на водосборных территориях, инициируя там стабилизацию и подъем грунтовых вод, увеличение глееобразования в верхних и средних почвенных горизонтах, что приводит к утрате естественной древесно-кустарниковой растительности (Кузьмина, 2007; Кузьмина, Трешкин, 2010). Климатические изменения в России более существенны по сравнению с общемировыми. По данным сети Росгидромета, потепление в России за последние 100 лет (1907–2006) составило 1.3 °С, в то время как общемировые были почти в два раза ниже — только 0.74 °С.

Для установления «гидроэкологического фона» в южнотаежной зоне России, а также в более южных регионах России были проанализированы многолетние (1925–2009) метеорологические характеристики для 7 метеостанций (Старица, Можайск, Максатиха, Москва, Переяславль-Залесский, Кострома, Тверь), находящихся в непосредственной близости к основному полигону полевых исследований в Северном Подмосковье, а также для 11 метеостаанций Юга России и Украины (Кузьмина, 2007). Было установлено, что для южнотаежной зоны основное потепление происходит в зимнее полугодие, а в сезонном распределении температур максимальные изменения происходят зимой и весной. Холодное полугодие также вносит основную долю в увеличение суммарных осадков, но в сезонном распределении — максимальное повышение увлажнения характерно для зимы и осени. В теплое полугодие, а также в летний сезон, количество осадков остается неизменным. Для более южных территорий России также характерна тенденция потепления, сопровождающаяся увеличением увлажнения территории (Кузьмина, 2007). Потепление характерно для холодного полугодия, а также зимы и весны. При этом происходит значительное повышение абсолютных минимальных температур воздуха, т. е. сокращение заморозков, что характерно и для южнотаежной зоны. При этом повышение увлажнения характерно как для холодного, так и для теплого полугодия, особенно в самых южных регионах страны. Таким образом, установлено, что в зоне южной тайги

Центрального региона климатические изменения носят характер гумидного потепления, которое способствует увеличению заболачиваемости долинных территорий и побережий равнинных водохранилищ и озер, повышению и стабилизации уровня безнапорных грунтовых вод (УГВ), изменению почво-грунтового увлажнения в сторону его повышения и подъему глеевых почвенных горизонтов в более верхние уровни почвенных профилей, как в почвах долин рек, так и в почвах водораздельных территорий. Для Европейской России потепление, сопровождающееся повышением годовых сумм осадков, является положительным фактором. С 1970-х гг. повышение урожайности пшеницы целиком связано с повышением атмосферных осадков (Глобальные…, 2009). Среди положительных моментов потепления в России указывают также увеличение стока рек на большей части России. Однако существуют и негативные моменты. Основное увеличение водности рек происходит в зимний период (Оценочный…, 2008), т. е. тогда, когда отсутствует вегетация растений, а фазы активности животных снижены. При этом основной тенденцией в распределении расходов и уровней воды для рек с естественным стоком, т.е. без влияния регулирования, является сокращение паводков и повышение меженного стока. Таким образом, происходит сокращение амплитуды колебания уровней и расходов воды в реках, что приводит также к уменьшению амплитуды колебания грунтовых вод, особенно в поймах и долинах рек. Эта тенденция перераспределения стока, даже при отсутствии его увеличения, характерна практически для всей территории России (Шикломанов, Георгиевский, 2003). Это приводит к активизации процессов заболачивания в поймах и долинах как зарегулированных, так и незарегулированных рек. При этом большая часть рек как в нашей стране, так и за рубежом, зарегулирована огромным количеством плотин. А основную их долю составляют низконапорные (НГС) гидротехнические сооружения с подпором воды менее 10 м. В Западной Европе НГС составляют до 95 % всех гидротехнических сооружений. Основными факторами и процессами, вызывающими негативные изменения пойменных экосистем при гумидном потеплении климата, а также в результате воздействия любых гидротехнических сооружений, являются: стабилизация режима УГВ в поймах (из-за выравнивания УВ в реках), изменение паводкового затопления (в основном сокращение), повышение (для НГС) или понижение (для средне- и высоконапорных гидротехнических сооружений) общей обводненности поймы, изменение характера и интенсивности почвообразования (повышение или понижение оглеения и/или ожелезнения, увеличение засоления, появление отакыривания и др.). Эти процессы приводят к нарушению структурно-функциональной организации экосистем и развитию сукцессионных смен в растительности. Глубина и скорость трансформации растительности зависит от интенсивности и продолжительности антропогенного воздействия или климатических изменений. В ходе выполнения работы была составлена «Прогнозная схема изменения растительности в поймах рек широколиственной и лесостепной зоны Восточной и Центральной Европы при нарушении обводненности территории», в которой для различных экологических уровней пойм прослежены стадии изменения естественных сообществ из-за климатических или антропогенных (зарегулирование НГС) причин. Создана «Модель динамических связей и характера современного состояния формаций пойменных местообитаний зоны широколиственных лесов и лесостепи», которая отражает все возможные трансформации экосистем в зависимости от поемного и дернового процессов (положения УГВ, режима затоплений, характера и степени ожелезнения и оглеения в почвах), показывает направление и вид сукцессионных изменений, указывает характер образования растительных сообществ (естественный или антропогеннопроизводный, в том числе от гидротехнического воздействия), дает представления о тенденции ареалов пойменной растительности с возможностью долгосрочного прогноза ее трансформаций при климатических изменениях в условиях гумидного варианта потепления климата.

Выбор модельных эталонных полигонов и изучение проявления глобальных и региональных климатических и гидрологических изменений проводились как в зоне широколиственных лесов и лесостепи (1996–2001 гг., Курская обл.), так и в Северном Подмосковье (2009–2010 гг.). Исследовались земли заказников и заповедников бассейнов рек Днепра (реки Сейм, Тускорь, Свапа) и Волги (реки Дубна, Кильма, Павловка, Вьюлка, Сулать), а также территории, подверженные разным гидромелиоративным изменениям (зоны: влияния водохранилищ, углубления и спрямление русла, осушения открытой дренажной сетью и/или закрытым дренажом). В ходе выполнения полевых работ на модельных эталонных полигонах получены многолетние данные натурных наблюдений в разных блоках экосистем, организованных по точкам топо-экологических профилей, заложенных в разных типах пойменных и долинных ландшафтов: А) в нарушенных и слабонарушенных экосистемах (под влиянием прямого антропогенного воздействия); Б) в экосистемах без нарушений режима речного стока (т. е. без косвенного — регионального антропогенного воздействия); В) в экосистемах с различной степенью нарушенности речного стока (т. е. с наличием косвенного — регионального, гидротехнического, антропогенного воздействия). Среди количественных показателей, характеризующих разногодичные и сезонные состояния состава и структуры растительности и экосистем под влиянием флуктуации климата и водного фактора, анализировались: глубина залегания подземных вод; химизм и сумма солей в генетических горизонтах почвенных профилей; проективное покрытие, видовой состав и обилие каждого вида растений в биотопах; состав и численность флоры. Было выявлено, что, несмотря на относительно небольшую площадь и равнинный рельеф, Дубненско-Яхромская низина на севере Подмосковья обладает большим видовым разнообразием флоры и фауны. Здесь насчитывается 471 вид

высших растений, относящихся к 78 семействам, а также 36 видов млекопитающих и 225 видов птиц, среди которых 47 видов занесены в Красные книги России и Московской области и 75 относятся к редким видам.

В ходе выполнения работ было установлено, что в последнее время водность всех объектов гидрографической сети Северного Подмосковья значительно повысилась вследствие климатических изменений и хозяйственной деятельности. Исследования показали, что в долинах этих рек наблюдается повышение грунтового увлажнения, сопровождающееся сменой на низких уровнях поймы ивовых и луговых экосистем на черноольховые и болотные (крупнотравные) экосистемы, а на верхних уровнях пойм и долин — липово-дубовых, елово-дубовых, елово-березовых и еловых лесов зоны южной тайги, на черноольховые и сосновые, нетипичные для зональной растительности экосистемы с формированием почв болотного ряда. Таким образом, было установлено, что вследствие гумидного потепления в зоне южной тайги происходит заболачивание первоначально суходольных лугов верхних пойменных уровней, а также усиление заболачивания ранее осушенных — мелиорированных сельскохозяйственных территорий на водоразделах или на первых надпойменных террасах и в поймах, несмотря на наличие там открытого и/или закрытого (подземного) дренажа. Сегодня, в связи с зональной приуроченностью и прогнозируемым гумидным вариантом потепления климата, типичные широко распространенные ландшафты в северном Подмосковье — водно-болотные угодья, — имеют тенденцию к расширению своей площади.

Для установления влияния климатических изменений и антропогенного преобразования речного стока на растительность и экосистемы в целом разработана система основных показателей эколого-биологической оценки гидрогенной динамики компонентов экосистем (Кузьмина, Трешкин, 2010), среди которых: а) изменение характера залегания уровня грунтовых вод в меженный период по сравнению с первоначальным (учитываются среднемноголетние значения УГВ); б) изменение в характере почвообразовательных процессов (мощность гумусового горизонта, солевой профиль, глубина глеевого горизонта, наличие ожелезнения); в) снижение продуктивности агро- и естественных биоценозов; г) обеднение состава и структуры экосистем: образование маловидовых, монодоминантных и сорнотравных биоценозов, непригодных для с.-х. производства; д) сокращение видового разнообразия естественных ценозов (в 2–5 раз) по сравнению с первоначальным; е) сокращение флуктуационной изменчивости видового состава растительных сообществ (доля постоянных видов растений в нарушенных и переувлажненных экосистемах обычно превышает 70 % от ежегодного и 50 % от многолетнего флористического списка). Начальные изменения в экосистемах при развитии гидрогенной динамики (неогидроморфизма) выявляются по высокой скорости сукцессионных (необратимых) смен растительности и по быстрому изменению флористического состава в первые годы нарушений. Нарушения в ландшафтах под влиянием современного неогидроморфизма могут быть установлены на основе видов растений-индикаторов. Последние различаются по составу в зависимости от: а) гранулометрического состава почвообразующих пород, б) изменений характера залегания УГВ и в) изменений в распределении атмосферного увлажнения (в том числе вероятностного характера поверхностных затоплений). Данный подход к изучению трансформации экосистем под влиянием неогидроморфизма апробирован авторами на конкретных ключевых участках как в зоне широколиственных лесов и лесостепи, так и в зоне южной тайги в разных исходных ландшафтно-экологических условиях.

Анализ собственных полевых данных, литературных и фондовых материалов, представлений и выводов различных научных школ, коллективов и отдельных авторов по проблеме трансформации и прогноза динамики растительного покрова в результате естественных климатических изменений и антропогенных водохозяйственных преобразований показал, что в последние годы в научных кругах европейских школ биологов, геоэкологов и природоохранных организаций большое значение придают качественному прогнозу динамики (трансформации) растительности и, особенно, растительности в долинах и поймах рек в связи с заметными региональными климатическими и гидрологическими изменениями. К сожалению, глобальные климатические модели не дают возможности адекватно оценить будущие изменения в экосистемах конкретного региона, края, района. Решение этой проблемы невозможно без качественного разграничения и разделения проявлений в растительном покрове влияния естественных (климатических) и антропогенных факторов (водохозяйственной деятельности, рекреации, сельского и лесного хозяйства, пожаров, загрязнений от производств и транспорта и др.). Чрезвычайно важно установить тенденции глобальных и региональных естественных (или условно естественных) воздействий и локальных или региональных антропогенных и, особенно, гидротехнических воздействий, поскольку иногда эти изменения носят противоположный характер и должны учитываться в совокупном воздействии на экосистемы, особенно при планировании и создании новых гидротехнических сооружений (Kouzmina et al., 2005). Климатические изменения, создание новых гидротехнических сооружений и регулирование рек на большом протяжении могут привести к полному изменению современного растительного покрова долин и пойм рек, что в свою очередь может привести к изменению структуры сельскохозяйственного использования территорий, к изменению численности и ареалов распространения (а часто к утрате) многих ценных эндемичных, промысловых и редких видов растений и животных, к изменению почвогрунтовых условий прилегающих территорий в будущем (Henrichfreise, 2000; Kouzmina et al., 2005).

Список литературы

Глобальные климатические изменения и прогноз рисков в сельском хозяйстве России. 2009 / Ред. А. Л. Иванов, В. И. Кирюшин. М. С. 402–416. — *Кузьмина Ж. В.* 2007. Анализ многолетних метеорологических трендов на Юге России и Украины // Аридные экосистемы. Т. 13. № 32. С. 47–61. — *Кузьмина Ж. В., Трешкин С. Е.* 2010. Антропогенное изменение пойменных экосистем и их охрана // Использование и охрана природных ресурсов в России. № 5 (113). С. 58–64. — *Оценочный* доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2008. Техническое резюме. М. 89 с. — *Шикломанов И. А., Георгиевский В. Ю.* 2003. Сток рек России при глобальном потеплении климата // Тез. докл. Всерос. конгр. работников водного хозяйства. 9–10 декабря 2003. М. С. 18–19. — *Henrichfreise A.* 2000. Zur Erfassung von Grundwasserstandsschwankungen in Flussauen als Grundlage fuer Landeskultur und Planung–Beispiele von der Donau // Anwendte Landschaftsoekologie. H. 37. S. 13–21. — *Kouzmina J. V., Treshkin S. Y., Avetjan S. A., Henrichfreise A.* 2005. Assessment of consequences change of river flow regime for floodplain ecosystems under building small and middle hydrotechnical constructions // Journal of Hydrology and Hydromechanics. Vol. 53. № 1. P. 3–16.

ИТОГИ 45-ЛЕТНЕГО ИЗУЧЕНИЯ ЗАЛИДОВСКИХ ЛУГОВ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ. ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА А. А. УРАНОВА

Е. И. Курченко[1], И. М. Ермакова[1], Н. С. Сугоркина[1], В. Г. Петросян[2], Ф. А. Маслов[1]

[1] Московский педагогический государственный университет
119882, Москва, Малая Пироговская, 1. E-mail: kurchenko@inbox.ru

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

Ключевые слова: *пойменные луга, мониторинг, моделирование динамики.*

25 января 2011 г. исполнилось 110 лет со дня рождения профессора А. А. Уранова — крупного ученого и выдающегося педагога. В 1924 г. он окончил кафедру геоботаники МГУ, созданную проф. В. В. Алехиным, идеи которого в области фитоценологии и ботанической географии оказали большое влияние на его научное мировоззрение. А. А. Уранов внес существенный вклад в развитие геоботаники, обогатив ее творческой разработкой узловых понятий и проблем (например, проблем о жизненном состоянии видов, о соотношениях числа видов и площадей фитоценозов, о формах сопряженности видов, о фитогенных полях и др.). Одним из первых (в 1935 г.) он использовал в геоботанике количественные методы (модели сопряженности), отражающие разнообразие взаимоотношений растений в фитоценозе. В 1963 г. он был одним из организаторов и научных руководителей межкафедральной Проблемной биологической лаборатории МГПИ им. В. И. Ленина (ныне Учебно-научный биологический центр МПГУ). В лаборатории под руководством А. А. Уранова было определено содержание основных популяционных понятий, разработаны методики изучения ценопопуляций (ЦП) и сформулированы теоретические основы популяционной экологии растений. Обобщения А. А. Уранова в этой области опирались на представления о популяционной жизни растений как динамическом явлении, меняющемся во времени. Им открыты волнообразные изменения плотности и онтогенетической структуры ЦП (Уранов, 1975), что можно рассматривать как проявление энергетических волновых процессов в растительных сообществах. Волновая теория развития ЦП — крупнейшее теоретическое обобщение, которое дает возможность подойти к изучению фитогенных полей ЦП и фитоценозов.

Разработка теоретических основ популяционной жизни растений в Проблемной лаборатории базировалась на изучении ЦП растений в различных фитоценозах. В первые годы существования лаборатории выделились группы лесная, луговая и степная. В настоящее время продолжает работать луговая группа. Объектами изучения служат Залидовские пойменные луга р. Угры (приток р. Оки) в Калужской области (И. М. Ермакова, Н. С. Сугоркина) и Дединовские пойменные луга р. Оки в Московской обл. (В. Н. Егорова). Выбор участков, методы сбора и анализа материала и перспективы исследования были заложены А. А. Урановым.

Залидовские луга расположены в Дворцовском расширении поймы р. Угры и представляют один из наиболее крупных участков сохранившихся естественных пойменных лугов средней полосы европейской части России. Они никогда не подвергались распашке, с давних времен и до 2001 г. использовались как сенокосные, сенокосно-пастбищные и пастбищные угодья, с 2002 г. стали сенокосными. Эти луга можно рассматривать как эталон развития естественной луговой растительности с умеренным антропогенным воздействием. Рельеф поймы слегка волнистый с более или менее глубокими логами и с характерными для поймы частями. Протяженность поперечного профиля поймы в наиболее широком месте — 8 км. Растительность представляет собой полидоминантные, в основном злаково-разнотравные ценозы. В 1990 г. Залидовские луга получили статус охраняемой территории местного значения, а в 1997 г. вошли в состав Национального парка «Угра», который с 2002 г. стал особо охраняемой зоной — биосферным резерватом ЮНЕСКО.

Задачи исследования в первые годы существования лаборатории были направлены на изучение онтогенеза и возрастного (онтогенетического) состава ЦП у растений разных жизненных форм. В этом плане на Залидовских лугах в течение ряда лет на постоянных площадках были исследованы 27 видов: *Festuca pratensis* Huds., *Sanguisorba officinalis* L., *Carum carvi* L., *Heracleum sibiricum* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Taraxacum officinale* Wigg., *Arctium tomentosum* Mill., *Anthriscus sylvestris* Hoffm. (И. М. Ермакова); *Phleum pratense* L. (А. Р. Матвеев); *Medicago falcata* L., *Thalictrum minus* L., *Galium mollugo* L., *G. verum* L., *G. boreale* L., *Phlomis tuberosa* L., *Fragaria viridis* L. (Н. М. Григорьева); *Dactylis glomerata* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (В. Н.Егорова, В. Л. Бологова); *Geranium pratense* L., *G. palustre* L., *G. sylvaticum* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Rhinanthus minor* L. (Н. С. Сугоркина); *Bunias orientalis* L., *Rumex confertus* Willd. (А. М. Былова); *Carduus crispus* L., *C. nutans* L. (О. В. Ковынева). Виды занимают разные фитоценотические позиции: доминанты, содоминанты, ассектаторы.

Анализ возрастных спектров основных ценозообразователей Залидовских лугов при сенокосном использовании выявил разнообразие стратегий популяций, обеспечивающих их длительно устойчивое состояние и замкнутость лугового фитоценоза, близкую к пределу заселенности. Замкнутостью фитоценоза объясняется крайне скудное семенное возобновление у *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Bromopsis inermis.* Устойчивость ЦП обеспечивается благодаря большой продолжительности жизни растений, преобладанию в возрастных спектрах ЦП стареющих особей и редкого семенного возобновления при благоприятных условиях. У *Medicago falcata* также отсутствует семенное возобновление, и популяция возобновляется вегетативным путем. Появляющиеся эпизодически проростки и ювенильные растения встречают жесткую конкуренцию со стороны взрослых особей своего и других видов. У *Dactylis glomerata* имеется семенное возобновление и, благодаря медленному развитию растений, создается возрастная непрерывность популяции.

Дальнейшие многолетние исследования на временных и постоянных площадках ЦП видов, принадлежащих к разным систематическим группам и занимающих разные фитоценотические позиции, позволили выявить 2 основных типа ЦП: 1) стабильные — *Festuca pratensis, Geranium pretense, G. palustre,* 2) динамичные — *Heracleum sibiricum, Carum carvi, Taraxacum officinale, Pedicularis kaufmanii*. Устойчивость ЦП видов со стабильными спектрами обеспечивается долгоживущими онтогенетически старыми особями. Так, стабильность спектров *Festuca pratensis* обусловлена длительным пребыванием растений в старом генеративном и субсенильном состояниях при эпизодическом пополнении молодыми растениями. У двух видов гераней возрастные спектры имеют 2 максимума — на ювенильных-имматурных растениях и старых генеративных-субсенильных растениях и обусловлены ежегодным поступлением молодых семенных особей. Для видов с динамичным типом ЦП характерно постоянное пополнение молодыми особями. Растения характеризуются высокой семенной продуктивностью, приживаемостью значительного числа проростков и большим размахом колебания численности. У этих видов в ЦП преобладают особи прегенеративного периода. I тип свойствен виолентам, патиентам, II — видам с эксплерентными чертами (Ермакова, Сугоркина, 1985, 2011).

Начиная с 1990-х гг., в центре внимания оказались проблемы устойчивости и антропогенного воздействия на растительность луга. В плане этих задач выполнены исследования, посвященные восстановительным процессам растительности луга после стогования (Ермакова, Сугоркина, 1993). Подобные исследования ранее никем не проводились. Установлено, что оставление стогов на лугах на длительный срок приводит к обеднению флористического состава, снижению проективного покрытия и засорению луга. В зависимости от реакции растений на стогование, авторами выделено 6 типов растений и 4 периода восстановительной сукцессии. Восстановление растительности обеспечивается последовательной сменой инвазионных ценопопуляций. Восстановительная сукцессия после снятия стога длится от 4 до 30 лет в зависимости от размера подстожий и местоположения участка.

С 1965 г. по настоящее время на Залидовских лугах И. М. Ермакова и Н. С. Сугоркина проводят мониторинг за модельными участками, которые отражают фитоценотическое разнообразие растительности, положение в рельефе поймы и характер хозяйственного использования (Ермакова, Сугоркина, 2000 и др.). Мониторинг проводится на постоянных и временных площадках на фитоценотическом, популяционном и организменном уровнях. Используется популяционно-онтогенетический метод, метод геоботанических описаний, экспресс-метод оценки состояния луга по видам-индикаторам с помощью балловых шкал, ведутся учеты степени разлива реки, сроки сенокошения и других антропогенных воздействий.

В результате 45-летнего мониторинга Залидовских лугов выявлено сокращение флористического разнообразия на 10–30 видов. По данным 1965–1966 гг. на площадках 100 м² встречалось до 60 видов, в настоящее время — 30–40 (50) видов. Сравнение доминантов в типах растительности 1965–1966 гг. и в последние годы показало, что некоторые виды сохранили свое доминирующее положение, другие перестали быть доминантами или исчезли совсем. В центральной пойме высокого уровня перестала быть доминантом *Festuca rubra*, в прирусловой пойме — *Poa pratensis.* Уменьшилось различие между участками, отнесенными в 1965–1966 гг. по флористическому составу и доминантам к разным типам растительности (Ермакова, Сугоркина, 2000). На растительность луга в наибольшей степени влияет хозяйственная деятельность человека. Так, перевыпас в прирусловой части поймы и установка стогов на длительный срок

в прирусловой и центральной частях поймы приводят к демутационным сукцессионным изменениям растительности. Другие факторы — смена хозяйственного использования, сроки сенокошения, внесение удобрений — способствуют флюктуационным изменениям. Сукцессионные изменения выражаются в выпадении ряда видов и внедрении других, смене доминантов, изменении жизненности особей, обилия, покрытия, численности и возрастного состава ЦП. Флюктуационные — заключаются в обратимых изменениях численности, жизненности особей и ЦП, что приводит к постоянной динамике обилия и покрытия, смене доминантов, но основной состав видов остается относительно постоянным. Кроме сукцессионных и флюктуационных изменений, связанных с антропогенным воздействием, на лугах выявлены естественные долгосрочные сукцессии, связанные с изменением поемности. В последние годы разливы р. Угры стали реже и менее продолжительны. Изменение поемности привело к обеднению луговой флоры, распространению новых сорных видов.

Анализ данных мониторинга позволил определить основные факторы, способствующие устойчивости состава и структуры Залидовских лугов: богатство таксономического состава и видовая насыщенность, разнообразие жизненных форм, высокая сомкнутость травостоя, обеспечивающая замкнутость фитоценоза, полидоминантность, разные фитоценотические позиции растений, сочетание конкурентно-совместимых видов, а также меньшая подверженность доминирующих видов совокупному влиянию других видов. На популяционном уровне — совместное существование ЦП со стабильным и динамичным возрастными спектрами. На организменном уровне — разная продолжительность онтогенеза и отдельных возрастных состояний, способность к временно нецветущему состоянию и состоянию вторичного покоя (Ермакова, Сугоркина, 2000).

В целом, авторы пришли к заключению, что Залидовские пойменные луга — устойчивые, сохраняющие относительно постоянное флористическое разнообразие и структуру при разных типах использования и метеорологических условиях. Наиболее благоприятным для поддержания устойчивости и флористического разнообразия луга оказывается сенокосное использование.

Разработаны следующие методики: метод определения жизненности ценопопуляций; метод многобалльной оценки жизненности особи и его применение для характеристики ценопопуляции; оценка засоренности луга погремком малым; методика экспресс-оценки состояния луговых ценозов (Ермакова, Сугоркина, 2000); обработка экспресс-оценки засоренности лугов; одуванчик лекарственный как индикатор состояния луга; определение жизненных форм луговых растений (Ермакова, Сугоркина, 2011).

Продолжается мониторинг ЦП на постоянных площадках *Festuca pratensis*, *Heracleum sibiricum*, *Pedicularis kaufmannii*, *Taraxacum officinale*, *Sanguisorba officinalis*, *Anthriscus sylvestris*, *Eryngium planum* L., *Arctium tomenotsum*.

С 2000 г. стали привлекаться математические методы для описания динамики флористического разнообразия, процесса демутации подстожий, а также метод автокорреляции по В. И. Василевичу, который позволяет количественно оценить погодичные изменения обилия конкретных видов в общей динамике растительности.

Уникальные данные длительного мониторинга И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной на естественном пойменном лугу послужили материалом для анализа погодичного изменения флористического разнообразия методом построения нелинейных моделей регрессии. В результате на участках пойменного луга выявлен циклический характер динамики. Описаны 3 модели циклических флюктуаций с разными периодами колебания, которые отражают ритмы жизни луговых фитоценозов, находящихся под антропогенным воздействием разной интенсивности: слабом — сенокосное использование, умеренном — сенокосно-пастбищный режим и сильном — пастбищный режим (Курченко и др., 2010). Период колебания на сенокосном участке № 4 составляет 25–26 лет, на сенокосно-пастбищном № 3 — 20 лет (рис.) и на пастбищном № 9 — 8–10 лет. Наиболее близко к естественному ритму функционирования стоит сенокосный участок № 4 с богатым видовым составом и одноразовым сенокошением. Сокращение периода колебания на сенокосно-пастбищном участке № 3 связано с нарушением естественного ритма в связи с выпасом. Здесь чаще происходит внедрение и исчезновение видов. Этот процесс еще больше усиливается на пастбищном участке № 9, и период колебания сокращается до 10 лет. В соответствии с волновой теорией А. А. Уранова (1975)

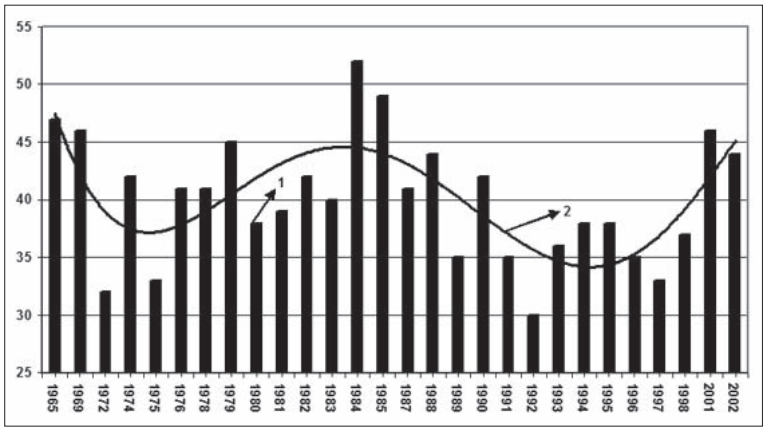


Рис. Число видов и тренд с применением нелинейной модели регрессии на сенокосно-пастбищном участке № 3 в период исследования 1965–2002 гг.

По оси абсцисс — годы мониторинга, по оси ординат — число видов. *1*– число видов на 100 м², *2* — нелинейная модель регрессии.

описанные процессы в фитоценозе результируются из элементарных волновых процессов — пространственно-временной динамики возрастных спектров видовых ценопопуляций как структурных элементов фитоценоза.

Метод автокорреляции основан на выявлении коэффициента автокорреляции между значениями участия вида в соседние годы. В качестве величины участия берётся погодичная оценка обилия вида, которая характеризует изменение его продуктивности. В результате анализа у 10 доминирующих видов разных жизненных форм выявлено 3 типа кривых коэффициентов автокорреляции: I отражает колебания с уменьшением амплитуды; II — колебания с уменьшением максимальных и минимальных значений коэффициентов; III — уменьшение значения коэффициентов по экспоненте. Эти типы могут рассматриваться, как отражение циклических (I тип) и нециклических (II тип) погодичных флюктуаций, а также условных сукцессий (III тип).

Научные результаты, полученные в течение многолетнего мониторинга, легли в основу ряда практических рекомендаций по рациональному использованию природных сенокосов и пастбищ. Для сохранения лугов, в том числе в национальных парках и заповедниках, необходимо проводить регулярное хозяйственное использование. Предпочтительным является одноукосное использование, на отдельных территориях возможно использовать 2-укосное или сенокосно-пастбищное использование. Необходимо проводить сенокосооборот, разделив весь луг на части, и ежегодно менять сроки сенокошения каждого участка, так как ранний покос позволяет освободить луга от многих сорных видов, а поздний дает возможность обсеменяться многим растениям. Оптимальный срок сенокошения, при котором получают самое богатое питательными веществами сено и достаточно большой урожай, совпадает с началом цветения овсяницы луговой — около середины июня. Необходимо регулярно проводить уход за лугами: не оставлять скошенное сено в рулонах или рассыпанное после сенокошения. Весной следует убирать мусор, принесенный водой, проводить подкормку лугов, особенно в годы без половодий и при интенсивном использовании. Не устраивать палов, так как они ведут к повреждению дернины и распространению сорных видов. Чрезмерная пастбищная нагрузка приводит популяции к регрессивному состоянию и способствует увеличению численности популяций луговых сорняков.

Список литературы

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. 1985. Динамичность и устойчивость видовых ЦП на естественных лугах Калужской области // Динамика ценопопуляций растений. М. С. 63–82. — *Ермакова И. М.,Сугоркина Н. С.* 1993.Сукцессивные процессы на пойменных лугах при стоговании // Бюл. МОИП Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 88–99. — *Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.* 2000. Мониторинг луговой растительности в пойме реки Угры // Бот. журн. Т. 85. № 12. С. 50–57. — *Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.* 2011. Жизненные формы растений Залидовских лугов Калужской области // Бот. журн. Т. 96. № 3. С. 316–341. — *Курченко Е. И., Петросян В. Г., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С.* 2010. Многолетняя динамика пойменного луга: количественная характеристика флористического разнообразия // Бот. журн. Т. 95. № 7. С. 911–923. — *Уранов А. А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 2. С. 7–34.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОЛЕНЬИХ ПАСТБИЩ ОСТРОВА КОЛГУЕВ И ЕГО ДИНАМИКА

О. В. Лавриненко[1], И. А. Лавриненко[1, 2], Т. М. Романенко[1]

[1] ГНУ «Нарьян-Марская сельскохозяйственная опытная станция Россельхозакадемии»
166000, Нарьян-Мар, ул. Рыбников, 1А. E-mail: lavrino@mail.ru, nmshos@atnet.ru

[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: lavrinenkoi@mail.ru

Ключевые слова: *о-в Колгуев, оленьи пастбища, лишайниковые сообщества.*

О-в Колгуев (площадь 500 тыс. га) характеризуется благоприятными условиями для развития оленеводства (отсутствие хищников, гнуса, достаточная кормовая база, короткие пути сезонной миграции, мягкие зимы и др.), которое появилось здесь во второй половине XIX века. Численность домашних оленей и соответственно пастбищная нагрузка с того времени существенно варьировали. В начале 1910-х гг. число оленей достигало 15–20 тыс. особей. Такое большое поголовье было несоизмеримо с естественными ресурсами острова, что быстро привело к истощению оленьих пастбищ и вынужденному сокращению популяции. Впоследствии численность оленей то возрастала (в 1960-е гг. доходила до 10 тыс.), то, в годы бескормицы от гололедных явлений, падала до 3–4 тыс. По данным Управления сельского хозяйства Ненецкого округа с 1970-х гг. поголовье оленей поддерживалось на уровне 5–6.5 тыс. Однако, поскольку олени на острове находятся «на вольном выпасе», все стада собрать на кораль не удавалось никогда, и реального подсчета не проводилось. По данным Нарьян-Марской сельхозстанции, организовавшей коральные работы в 2010 г., было учтено 7.5 тыс. голов, принадлежащих колхозу, 500 частных оленей и, кроме того,

около 2 тыс. одичавших животных, которые, по словам ненцев, выпасаются на острове уже более 20 лет. Таким образом, на сегодняшний день реальная численность оленей на острове превышает официальную почти в 2 раза.

В XX веке кормовыми ресурсами оленеводства в Ненецком округе занимались крупнейшие геоботаники Севера — В. Д. Александрова (на Новой Земле), В. Н. Андреев (Большеземельская тундра, п-ов Канин), Ф. В. Самбук, А. А. Дедов (Тиманская, Малоземельская и Большеземельская тундры), К. Н. Игошина (Приуралье).

На о-ве Колгуев флору и растительность оленьих пастбищ изучали И. А. Перфильев (1928), А. И. Толмачев (1930), И. Д. Богдановская-Гиенэф (1938), З. Н. Смирнова (1938), Г. И. Карев (1956), В. В. Уткин (1971). Почти все исследователи указывали на истощение кормовых ресурсов на значительной части острова и особенно ягельных пастбищ.

Еще в 1928 г. И. А. Перфильев писал про о-в Колгуев: «Несмотря на то, что ягельных пастбищ на острове мало, пастьба стад регулируется самоедами-оленеводами по старым принципам: отводом каждому самоедскому хозяйству определенных мест пастьбы, без учета явлений вытеснения лишайников высшими растениями и особенно морошкой, с чем, по-видимому, самоеды знакомы. Вся ягельная тундра в южной половине острова объедена оленями, и я ни разу не видел ягелей выше 2–2.5 см от основания. Ягеля здесь всюду выкормлены». После геоботанического обследования Колгуева в 1930 г. З. Н. Смирнова (1938) отмечала: «В равнинной и холмистой части острова не сохранилось чисто лишайниковых ценозов. Под влиянием почти столетнего выпаса лишайниковые покровы уступили место мохово-лишайниковым, причем, часто ценные в кормовом отношении сменились плохо поедаемыми или даже накипными лишайниками. При достаточном количестве летних пастбищ зимними пастбищами остров плохо обеспечен. Таковыми являются мохово-лишайниковые группировки Песчанского района». И. Д. Богдановская-Гиенэф (1938), обследовав остров в 1936 г., писала, что «лишайниковый покров почти никогда не достигает значительного проективного покрытия; покрытие в 45–55 % можно считать максимальным (на болотных грядах и буграх). В кустарничково-моховой тундре оно колеблется в пределах 3–10 %». Материалами В. В. Уткина (1971), старшего научного сотрудника Нарьян-Марской сельхозстанции, проводившего исследования на о-ве Колгуев, показано, что во второй половине прошлого столетия в растительном покрове произошли существенные изменения: площадь лишайникового покрова сократилась почти в 3 раза, зато значительно увеличилась доля травяно-кустарничковых пастбищ.

Остров целиком сложен четвертичными отложениями, основная часть которых представлена моренными и бореальными суглинками и глинами. На юге и западе на низких террасах господствуют бугристые торфяники. В 2005 и 2007 гг. мы проводили экспедиционные работы в северо-восточной части Колгуева (оз. Песчанка, нижнее течение р. Песчанки и Песчаные сопки, высота 50–70 м). Эта территория интересна тем, что здесь на поверхность выходят флювиогляциальные и морские пески, имеющие в целом на острове ограниченное распространение. Растительные сообщества, распространенные на песчаном субстрате на пологих и крутых склонах сопок, представляют собой особо ценные ранневесенние отельные пастбища с высоким запасом лишайниковых кормов. В то же время, именно здесь в начале 1970-х гг. было открыто Песчаноозерское нефтяное месторождение, которое в 1985 г. было введено в эксплуатацию. В настоящее время в аренде у нефтедобывающих компаний находится 29 тыс. га земель, и, таким образом, значительная часть лишайниковых пастбищ, приуроченных к песчаным почвам, выведена из пастбищеоборота. Уменьшение площади лишайниковых пастбищ привело к усилению пастбищных нагрузок на других территориях острова. В настоящее время фактическая площадь пастбищ, за вычетом бескормных контуров, составляет 369 тыс. га.

В данной работе мы ограничились рассмотрением видового состава только лишайниковых сообществ и выявили его динамику с 1930-х гг., сравнив наши описания с описаниями З. Н. Смирновой (1938) и И. Д. Богдановской-Гиенэф (1938).

Сообщества с доминированием в напочвенном покрове лишайников — кустистых кладоний (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*) и флавоцетрарий (*Flavocetraria nivalis*) на о-ве Колгуев, как и на всей территории Ненецкого округа, приурочены к песчаным и торфяным почвам (Лавриненко, Лавриненко, 2010). На плоских вершинах, и пологих склонах песчаных сопок развиты кустарничково (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Salix nummularia*)-лишайниковые тундры, часто с полигональным микрорельефом и мозаичной горизонтальной структурой. На плоских и низких буграх в плоскобугристо-мочажинных и полигональных болотах — кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*)-мохово-лишайниковые сообщества с обилием *Rubus chamaemorus*. Мы выполнили 27 описаний в сообществах с доминированием лишайников: 14 — на песках и 3 — на торфяных буграх. Размер пробной площадки 4×4 м, при описании выявляли полный видовой состав сосудистых и споровых растений, использовали шкалу обилия-встречаемости Браун-Бланке: r — единично; + — менее 1 %; 1 — 1–5 %; 2a — 6–12 %; 2b — 13–25 %; 3 — 26–50 %; 4 — 51–75 %; 5 — 76–100 %.

З. Н. Смирнова большую часть ассоциаций мохово-лишайниковой группы на песчаных почвах описала, как и мы, в районе Песчаных сопок и р. Песчанки. Ею было выполнено 18 описаний, пробная площадь не указана, использована 8-бальная шкала обилия. Флористический состав конкретных описаний, выпол-

ненных автором, позволяет предположить, что пробная площадь была довольно большой. Так, если описание было выполнено на склоне, то оно могло захватить и нижние нивальные участки. Этим можно объяснить присутствие в некоторых описаниях сообществ мохово-лишайниковой группы на песках таких видов, как *Sibbaldia procumbens*, *Omalotheca supina*, *Vaccinium myrtillus*, *Diphasiastrum alpinum*, *Nephroma arcticum* и некоторых других.

И. Д. Богдановская-Гиенэф работала на всем острове, включая район р. Песчанки, однако она приводит не конкретные описания лишайниковых сообществ с их привязкой к географическому пункту, а для каждой ассоциации дает среднее из 4–11 описаний обилие видов (по 6-бальной шкале) и среднее покрытие жизненных форм. Всего ею было выделено 4 ассоциации с доминированием лишайников на песчаных почвах (кустисто-лишайниковая формация) и 4 — на торфяных буграх (мохово-кустисто-лишайниковая и накипно-лишайниковая формации). Конкретные описания этим автором были выполнены на однородных участках поверхности небольшой площади. Так, на ровных или слегка повышенных участках микрорельефа с мелкими западинами и ложбинами стока ею описан комплекс из 2-х ассоциаций — кладониевая ассоциация со сферофорусом на плоских поверхностях и цетрариелловая (*Cetrariella delisei*) — в понижениях микрорельефа.

Однако при всем различии подходов к описанию, группа константных видов (без учета видов с константностью I и II) в сообществах с доминированием лишайников, описанных З. Н. Смирновой, И. Д. Богдановской-Гиенэф и нами, во многом сходна (см. табл.).

Таблица

Константные виды сообществ с доминированием лишайников на песчаных склонах и плато и плоских торфяных буграх о-ва Колгуев по данным разных авторов

Вид	Кустарничково-мохово-лишайниковые тундры на песке			Морошково-кустарничково-мохово-лишайниковые сообщества на торфе	
	Лавриненко, Лавриненко, 2010	Смирнова, 1938*	Богдановская-Гиенэф, 1938*	Лавриненко, Лавриненко. 2010	Богдановская-Гиенэф, 1939*
Проективное покрытие, %:					
общее	70–100	70–100		99–100	96–100
кустарники				0–5	0–5
кустарнички	10–60	10–25		20–30	10–15
травы	<1–5	<1–20		15–25	10–40
мхи	5–35	25–60		10–35	25–50
лишайники	20–80	10–75	30–40	35–40	45–55
Кустарники					
Betula nana	.	.	.	I^{2a}	$IV^{+–2a}$
Кустарнички					
Vaccinium vitis-idaea	$V^{+.1}$	$IV^{2a–3}$	$V^{1–2a}$	$V^{1–2b}$	V^{2a}
Empetrum hermaphroditum	$V^{r–2b}$	$III^{r.1}$	$III^{1.2a}$	V^{2b}	$V^{2a–3}$
Arctous alpina	$V^{+–3}$	II^{+}	I^{+}	.	.
Salix herbacea	$II^{+–2b}$	$V^{1–3}$	$V^{1–2b}$	.	.
S. nummularia	$V^{+–3}$	$IV^{+–3}$	.	.	.
Vaccinium uliginosum	.	.	.	$III^{+–2a}$	$IV^{+.1}$
Травы					
Festuca ovina	$IV^{+.1}$	$V^{r–2a}$	$IV^{1–2b}$	.	.
Luzula confusa	$III^{r,+}$	$V^{1–2b}$	III^{2a}	.	.
Carex arctisibirica	$III^{r–1}$	$V^{r–2b}$	IV^{1}	.	.
Silene acaulis	$II^{r,+}$	$III^{r,+}$	$III^{+.2a}$	.	.
Tanacetum bipinnatum	$II^{r,+}$	II^{1}	$IV^{+–2a}$	.	.
Armeria scabra	$III^{r–1}$	I^{+}	I^{+}	.	.
Rubus chamaemorus	$I^{r.1}$	$IV^{r–2b}$	$III^{+.1}$	$V^{2a.2b}$	$V^{2b.3}$
Bistorta vivipara	I^{r}	$III^{r–2b}$	I^{1}	.	.
Equisetum arvense	.	$V^{r–2b}$	$IV^{1.2a}$	.	.
Deschampsia alpina	.	$V^{r–2b}$	I^{+}	.	.
Petasites frigidus	.	$III^{r–2a}$	$III^{+.1}$	.	.
Poa arctica	.	$II^{r–2a}$	$III^{+.1}$	.	.
Stellaria peduncularis	.	$III^{r–2a}$	I^{1}	.	.
Poa alpigena	.	$III^{+.1}$	.	.	.
Luzula wahlenbergii	.	.	.	$V^{r,+}$	II^{1}
Eriophorum vaginatum	.	.	.	III^{+}	$III^{+.1}$
Лишайники					
Cladonia arbuscula	$V^{+–3}$	$V^{2a–3}$	$V^{1–2b}$	$V^{2a.2b}$	$V^{2a–3}$
C. rangiferina	$V^{r–2b}$	$V^{+–2b}$	$V^{+–2b}$	$V^{1.2a}$	$V^{1.2a}$
Flavocetraria nivalis	$V^{+–4}$	$V^{+–4}$	III^{2a}	$V^{+–2a}$	$V^{2a.2b}$
Cladonia gracilis ssp. *elongata*	$V^{r–1}$	$V^{+–3}$	$V^{1–2a}$	$V^{+.1}$	$V^{1.2a}$
Ochrolechia frigida + *O. androgyna*	$V^{+–3}$	$V^{1–3}$	$V^{1–2b}$	$V^{1–3}$	$V^{+–3}$
Cetraria islandica ssp. *crispiformis*	$V^{+–2a}$	$V^{r–2a}$	$V^{1–2a}$	$V^{+.1}$	$V^{1.2a}$

Окончание таблицы

Sphaerophorus globosus	V^{r-2b}	V^{r-2b}	$III^{1.2b}$	V^{+-2a}	$V^{+.1}$
Alectoria nigricans	V^{+-2a}	III^{r-1}	I^{1}	$V^{r,+}$	IV^{+}
Flavocetraria cucullata	V^{r-1}	IV^{r-2a}	III^{+}	V^{+}	V^{+}
Cladonia uncialis	IV^{r-1}	V^{r-2b}	I^{1}	V^{+}	$IV^{+.1}$
C. amaurocraea	IV^{+-2a}	I^{1}	III^{1}	$V^{+.1}$	.
C. bellidiflora	$III^{r,+}$	V^{r-1}	IV^{1}	$V^{+.1}$	$V^{+.1}$
C. stellaris	$I^{r,+}$	III^{r-3}	V^{+-3}	I^{r}	$IV^{+.1}$
C. coccifera	$IV^{r-,+}$	.	$IV^{+.1}$	$V^{r,+}$	$V^{+.1}$
Bryocaulon divergens	$V^{r,+}$	$II^{+.1}$	.	I^{r}	$IV^{+.1}$
Stereocaulon alpinum	IV^{r-1}	V^{r-2a}	$III^{+.1}$	.	.
Thamnolia vermicularis	V^{r-1}	IV^{r-1}	III^{+}	.	.
Cetrariella delisei	IV^{r-1}	IV^{r-1}	IV^{+-2a}	III^{r}	.
Cladonia pyxidata	III^{r}	V^{r-2a}	.	.	.
Psoroma hypnorum	III^{r}	$III^{+.1}$	.	.	.
Cladonia pleurota	II^{r}	V^{+-2a}	.	V^{+}	.
Cetraria aculeata	III^{r-1}	$III^{1.2a}$	.	.	.
*Nephroma arctic*um	.	III^{r-2a}	$III^{+.1}$	.	.
Peltigera scabrosa	.	IV^{r-2a}	.	.	.
Omphalina hudsoniana	.	.	.	$V^{r,+}$	II^{1}
Cladonia subfurcata	.	.	.	$V^{r,+}$	.
Cladonia squamosa	.	.	.	$III^{+.1}$	.
Ochrolechia inaequatula	.	.	.	III^{+}	.
Cladonia sulphurina	.	.	.	III^{+}	.
Cladonia crispata var. *cetrariiformis*	.	.	.	$III^{r,+}$	.
Tuckermanniopsis inermis	.	.	.	III^{r}	.
Мохообразные					
Polytrichum hyperboreum	IV^{r-1}	III^{2a}	$III^{2a.2b}$	.	.
Racomitrium lanuginosum	$IV^{r,+}$	III^{r-1}	I^{2b}	.	.
Dicranum congestum	$III^{+.1}$	V^{1-3}	V^{1-2b}	V^{+-2b}	.
Hylocomium splendens	$I^{+.1}$	III^{r-1}	$III^{1.2a}$	.	.
Polytrichastrum alpinum	$IV^{+.1}$	III^{+-2a}	.	.	.
Dicranum elongatum	III^{+-2a}	III^{1-3}	.	V^{2a}	V^{1-2b}
Ptilidium ciliare	II^{+}	III^{1}	.	.	.
Gymnomitrion corallioides	IV^{+-2b}	.	.	.	.
Sanionia uncinata	.	III^{r-1}	III^{2a}	.	.
Pleurozium schreberi	.	V^{r-1}	.	III^{+}	.
Bryum sp.	.	IV^{r-1}	.	.	.
Polytrichum strictum	.	.	.	V^{2a}	V^{1}
Sphenolobus minutus	.	.	.	$V^{+.1}$	IV^{+}
Печеночники	.	.	.	V^{+}	V^{+-2a}
Sphagnum balticum	.	.	.	$III^{1.2a}$	I^{+}
Polytrichum juniperinum	.	.	.	III^{+}	.
Aulacomnium palustre	.	.	.	III^{+}	.

Примечание. * — 8 и 6-бальную шкалу обилия перевели в шкалу Браун-Бланке

Видовой состав лишайниковых сообществ, сформированных на песках, достаточно богат — нами выявлено 123 вида, из них половина (62) — лишайники, 35 — сосудистые и 24 — мохообразные. В одном описании — от 27 до 47 видов. Кустарнички (*Empetrum hermaphroditum, Arctous alpina, Salix nummularia*) растут куртинами, трав мало (наиболее постоянна *Festuca ovina,* реже встречаются *Luzula confusa, Armeria scabra* и *Carex arctisibirica*), в лишайниковом покрове доминируют или кустистые кладонии (*Cladonia arbuscula, C. rangiferina*) или, в менее укрытых снегом местообитаниях, — *Flavocetraria nivalis*, в нарушенных выпасом — *Sphaerophorus globosus* и виды *Ochrolechia*. Покрытие лишайников сильно варьирует, но может достигать 80 % при высоте кустистых кладоний — 4–6 см, флавоцетрарий — до 4 см.

В описаниях этих сообществ, выполненных З. И. Смирновой, всего выявлено 96 видов, число сосудистых и мхов сопоставимо с нашим (23 и 42), а лишайников — в 2 раза меньше (29). И. Д. Богдановская-Гиенэф привела не полные списки видов — всего 60. В отличие от наших описаний, в 1930-е гг. геоботаники в данном типе сообществ отмечали большее присутствие и покрытие травянистых растений (кроме выше перечисленных это — *Equisetum arvense, Deschampsia alpina, Poa arctica, Petasites frigidus, Tanacetum bipinnatum*), из кустарничков — *Salix herbacea* (в наших описаниях больше *Arctous alpina*), в напочвенном покрове высокого обилия достигали дикрановые и политриховые мхи, из лишайников чаще и иногда с высоким обилием встречалась *Cladonia stellaris*. З. И. Смирнова для этого типа сообществ приводила покрытие лишайников 10–75 % (в зависимости от выбитости пастбищ), при их высоте — не больше 5 см, И. Д. Богдановская-Гиенэф — 30–40 %, при высоте — от 2–3 см (стравленные) до 4.5–6 см.

В лишайниковых сообществах на торфяных буграх флористический состав менее богат, чем на песках — всего нами выявлено 57 видов, из них больше половины (31) — лишайники, 10 — сосудистые и

17 — мохообразные. В одном описании — 36–44 вида. Покрытие лишайников также меньше, чем в сообществах на песках — до 40 %, высота кладоний — 2–4 см. И. Д. Богдановская-Гиенэф приводит 31 вид (7 — сосудистых, 6 — мохообразных и 18 — лишайников) и, несмотря на меньшее видовое богатство, флористический состав очень близок к выявленному нами. В травяно-кустарничковом ярусе всегда и с высоким обилием присутствуют *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum, Vaccinium vitis-idaea*, реже и с меньшим обилием *Luzula wahlenbergii, Eriophorum vaginatum* и *Vaccinium uliginosum*. В напочвенном покрове из лишайников преобладают кустистые кладонии и охролехии, из мхов — дикранумы и политрихумы. В описанных И. Д. Богдановской-Гиенэф ассоциациях покрытие лишайников — 45–55 %, высота ягеля — 2–4 см.

Анализ состава и структуры лишайниковых сообществ, обследованных геоботаниками в 1930-х гг. и нами в 2000-х гг. (прежде всего, высокое обилие *Sphaerophorus globosus* и *Ochrolechia*, кустарничков — на песках, морошки и мхов — на торфе), позволяет заключить, что на Колгуеве сохраняется очень высокая пастбищная нагрузка. При этом в 1930-е гг. она, возможно, была даже выше, чем в настоящее время, о чем можно судить по бóльшему разнообразию и обилию в лишайниковых сообществах злаков и разнотравья, которые поселяются на пятнах свободного субстрата. Уменьшение запасов ягеля приводит к изменению питания оленей в снежный период. Так, если в середине XIX века для оленьих пастбищ Ненецкого округа было характерно высокое содержание ягеля в рационе оленя зимой (70–90 %), то уже в 60–70-х гг. XX века оно упало до 35–47 %, остальное составляли зеленые корма, мхи и прочее (Уткин, 1971; Андреев, 1974). По данным Нарьян-Марской сельхозстанции, в 1990 г. в рубцах колгуевских оленей в марте содержалось уже 70–80 % зеленого корма, в основном сухих злаков.

Ограниченное распространение лишайниковых (зимних, ранневесенних и позднеосенних) пастбищ по-прежнему является лимитирующим фактором для успешного развития оленеводства на острове. В то же время, мы можем отметить, что на территории Песчаноозерского месторождения на некоторых участках, выведенных в 1980-х гг. из пастбищеоборота, лишайниковый покров восстановился (покрытие лишайников — до 80 %, при высоте ягеля 6 см). В то же время часть пастбищ здесь полностью и безвозвратно уничтожается в результате планирования склонов и вершин сопок бульдозерной техникой, разработки песчаных карьеров и отсыпки грунта под площадки буровых скважин и дороги.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 10-04-01114-а) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Список литературы

Андреев В. Н. 1974. Некоторые вопросы рационального использования оленьих пастбищ // Тр. НИИСХ Кр. Севера, Т. 20. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* 1938. Природные условия и оленьи пастбища острова Колгуева // Тр. Ин-та Полярного земледелия. Сер. оленеводство. Л. Вып. 2. С. 7–162. — *Карев Г. И.* 1956. Корма и пастбища северного оленя. М.; Л. 100 с. — *Лавриненко О. В., Лавриненко И. А.* 2010. Анализ ценофлор лишайниковых сообществ на востоке европейской части Российской Арктики // Мат. Всерос. конф. с междун. участием, посвященной памяти Л. В. Бардунова «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии» Иркутск. С. 127–131. — *Перфильев А. И.* 1928. Материалы к флоре о-вов Новой Земли и Колгуева. Архангельск. 74 с. — *Смирнова З. Н.* 1938. Растительные ассоциации о. Колгуев // Бот. журн. Т. 23. № 5– 6. С. 413–462. — *Толмачев А. И.* 1930. Флористические результаты Колгуевской экспедиции Института по изучению Севера в 1925 г. // Тр. Полярной Комиссии. Л. Вып. 2. С. 5–50. — *Уткин В. В.* 1971. Использование оленьих пастбищ в Ненецком национальном округе. Сб. по оленеводству. Научн. труды ВАСХНИЛ,

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПАЛЕОСООБЩЕСТВ И ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСОВ В СВЯЗИ С ПЕРЕМЕЩЕНИЕМ БЕРЕГА БЕЛОГО МОРЯ В ГОЛОЦЕНЕ

Н. Б. Лаврова[1], Т. С. Шелехова[1], В. В. Колька[2], О. П. Корсакова[2]

[1] Институт геологии Карельского научного центра РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: lavrova@krc.karelia.ru

[2] Геологический институт Кольского научного центра РАН
184209, Мурманская обл., Апатиты, ул. Ферсмана, 14. E-mail: kolka@geoksc.apatity.ru; korsak@geoksc.apatity.ru

Ключевые слова: *диатомовые комплексы, спорово-пыльцевые спектры, палеосообщества.*

Прибеломорская низменность протягивается полосой шириной 30–100 км вдоль Беломорского побережья в пределах нижнего яруса рельефа на абсолютных отметках от 0 до 110 м и характеризуется высокой горизонтальной и низкой вертикальной расчлененностью рельефа. Территория находится в северотаежной подзоне таежной зоны, причем по региональной дифференциации растительного покрова выделяется Прибеломорский округ, образующий самую восточную часть северной тайги. Большую часть Прибеломорья занимают болота (70–80 % площади) (Елина и др., 2000). На остальной части округа преобладают сосновые зеленомошные, сфагновые и лишайниковые леса, в меньшей степени распространены ельники зелено-

мошные и сфагновые и березовые леса, часть которых естественного происхождения, часть — вторичного (Яковлев, Воронова, 1959).

Целью наших исследований было изучение относительного перемещения уровня Белого моря в голоцене, на основе литологического и микропалеонтологического изучения (спорово-пыльцевой, диатомовый анализы) донных осадков малых озер, расположенных на разных гипсометрических уровнях, а также радиоуглеродного датирования интервалов переходных зон между морскими и современными озерными осадками.

Ранее (Колька и др., 2005) в разрезах донных осадков озер беломорского побережья, на основе литологических и микропалеонтологических характеристик, выделены 5 генетических фациальных разновидностей донных осадков, отражающих различия в условиях осадконакопления.

Это осадки фации позднеледникового приледникового озера (I); осадки фации переходной зоны от пресноводных условий к морским условиям седиментации (II); осадки фации, соответствующей морским условиям (III); осадки фации переходной зоны от морских к озерным отложениям (IV); осадки фации пресноводного озера (V). Используя комплекс сопряженных микропалеонтологических методов для изучения непрерывной регрессивной последовательности от морских (фация III) до озерных (фация V) осадков в двух разрезах донных осадков северной части Прибеломорской низменности, удалось установить особенности развития диатомовых и спорово-пыльцевых комплексов в переходной зоне (фация IV). Изучены разрезы безымянного озера с отметками 57.3 м над современным уровнем моря (н.у.м.) в районе пос. Энгозеро (разрез Энгозеро) и озера Малое Коржино (66.9 м н.у.м.) в районе пос. Кузема (разрез Кузема).

Разрез Энгозеро (N 65º47′26′′, E 034º12′48′′), мощностью 3 м, представлен морскими песками и алевритами (интервал от поверхности воды в озере 7.50–7.19 м), переходным интервалом (7.19–6.97 м), где совместно встречаются алевриты и органический материал, и интервалом озерной гиттии (6.97–4.50 м).

Разрез Кузема (N 65°22′53′′, E 033°43′11′′) имеет мощность 1.8 м. Низы разреза (3.50–3.29 м) сложены морскими алевритами, интервал 3.29–3.15 м — это переходная зона с алевритом и органическим материалом, а верхи разреза (3.15–3.29 м) — озерная гиттия.

В отложениях переходной зоны разреза Энгозеро диатомовый комплекс представлен главным образом мезогалобами и галофилами, сумма которых вначале составляет более 65 %, затем снижается до 20 %. Процентное соотношение галофилов и мезогалобов почти одинаково, выявлено по 29 мезогалобов и галофилов. Снизу вверх по отрезку переходной зоны уменьшается число мезогалобов и возрастает роль галофилов, указывая на опреснение водоема. Основные доминанты переходной зоны: мезогалобы *Diploneis smithi* (Breb.) Cl., *D. smithi* var. *pumilla* (Grün) Hust., *Mastogloia elliptica* (Ag.) Cleve, *M. smithi* Thwaites; галофилы *Cocconeis placentula* Ehr., *Cyclotella meneghingiana* Kütz., *Epithemia sorex* Kütz., *Navicula rhyncocephala* Kütz., *N. cryptocephala* Kütz., *N. pupula* Kütz., *N. radiosa* Kütz. Таким образом, видно, что морские условия седиментации (фация III) сменяются озерными (фация V) постепенно. Основные доминанты переходной зоны разреза Кузема — мезогалобы *Diploneis smithi*, *D. smithi* var. *pumilla*, *Mastogloia elliptica*, *M smithi*, *Navicula cruciculoides* Brockmann, *N. peregrina* (Ehr.) Kutz., *Pleurosygma* sp. и др.; галофилы *Cyclotella meneghingiana*, *Epithemia sorex*, *Navicula rhyncocephala*, *N. cryptocephala*, *N. radiosa*, *Nitzschia denticula* Grunov, *N. angustata* (W. Sm.) Grün, *Fragilaria virescense* var. *subsalina* Grün. и др. Разнообразие данных видов и их численность гораздо выше, чем в предыдущем разрезе. Следовательно, соленость вод во время формирования зоны была выше. Различие в солености морских вод можно объяснить тем, что озеро Малое Коржино отделилось от моря в бореальное время (8540±400 С 14), когда климат был сухим и наметилось его значительное потепление.

Для спорово-пыльцевых спектров морских отложений разрезов Энгозеро и Кузема характерно доминирование пыльцы древесных пород. Отмечается преобладание и некоторое нарастание вверх по разрезу пыльцы *Betula* sect. *Albae,* вклад пыльцы других древесных пород весьма скромен. Свои позиции, как в первом, так и во втором разрезе теряют *Betula nana*, *Ericales*, *Artemisia*, *Chenopodiaceae*. Примечательно, что в морских отложениях разреза Энгозеро встречена пыльца типичных представителей перигляциальной флоры: *Hippophae rhamnoides* и *Ephedra*, галофитов *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia herbacea* — обычных компонентов спорово-пыльцевых спектров позднеледниковых отложений Карелии, тогда как в спектрах разреза Кузема присутствуют лишь галофиты *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia herbacea.* Количество пыльцы *Cyperaceae* и *Poaceae* в спорово-пыльцевых спектрах морских отложений в разрезах Энгозеро и Кузема соответственно равно ~5–7 % и 10 %. Таксономический состав трав группы *Varia* и спор в морских отложениях разрезов практически одинаков. В группе *Varia* с наибольшей частотой и постоянностью встречается пыльца *Apiaceae*, *Asteraceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae*, *Boraginaceae*, *Primulaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*, *Polygonaceae*, среди спор — *Polypodiaceae, Equisetum*, *Bryales*, *Lycopodiaceae*.

Отличительными особенностями состава спорово-пыльцевых спектров морских отложений разреза Энгозеро является более низкое содержание пыльцы древесных пород и присутствие пыльцы перигляциальной флоры. Озеро Малое Коржино (разрез Кузема) расположено сейчас на более высоких отметках (абс. отм. 66.9 м), то есть оно освободилось от влияния моря раньше (согласно датировке — в середине бореала), чем безымянное озеро (разрез Энгозеро) с отметкой 57.3 м. Вероятно, своеобразие условий (эда-

фических, топографических) вблизи этого озера позволило столь долго сохраняться этим реликтам ледниковой эпохи в благоприятных для них местообитаниях.

При регрессии Белого моря в депрессиях рельефа на побережье образовывались озера, в которых некоторое время (пока уровень моря располагался близко к порогу стока из этой депрессии) формировались осадки переходной зоны (фация IV). Палинологический анализ этих отложений позволил выявить особенности изменения растительных палеосообществ. Отступание моря привело к образованию значительных участков суши, вызвало снижение уровня грунтовых вод, что способствовало активному распространению растительности: на освободившейся от морских вод территории начали расселяться ерниковые, кустарничковые палеоценозы, за которыми следовали пионерные породы — ольха и береза, а затем и сосна.

В спорово-пыльцевых спектрах осадков фации переходной зоны от морских к озерным отложениям также преобладает пыльца *Betula* sect. *Albae*, отражая на региональном уровне преимущественную роль березы в лесах, на локальном — зарастание березой, как пионерной породой, осушенных территорий. Объединяющим фактором для спорово-пыльцевых спектров палинозон, соответствующих переходным зонам от морских к озерным осадкам в изученных разрезах, являются именно локальные компоненты спектров: пыльца *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia europaea*, *Aster*-type, *Plantago*, кривые которых выклиниваются к верхней границе палинозон. Заметные изменения происходят с пыльцой *Cyperaceae* и *Poaceae***.** В палиноспектрах переходной зоны разреза Энгозеро наблюдается пик пыльцы *Poaceae* (около 50 %), которому предшествует некоторое увеличение пыльцы *Cyperaceae*. В палинозоне, соответствующей переходной зоне разреза Кузема, также отмечается возрастание пыльцы *Cyperaceae*, в то время как рост *Poaceae* выражен незначительно. Состав пыльцы травянистых группы *Varia* в отложениях, переходных от морских к озерным, сопоставим с таковым, зафиксированным в морских отложениях изучаемых разрезов. Следует отметить схожесть состава спорово-пыльцевых спектров морских и переходных от морских к озерным отложений рассматриваемых разрезов и разреза Чупа, палинологическое изучение которого пока не завершено.

Экологические условия побережья очень динамичны, они определяются такими факторами, как приливно-отливная деятельность моря, величина и характер засоления. Именно засоленность грунтов обуславливает произрастание на них специфичных видов. Можно с большой долей вероятности утверждать, что именно эти факторы оставались неизменными на протяжении тысячелетий, определяя состав растительности. На наш взгляд, при реконструкции растительности в данном случае вполне применимы актуалистические модели. Приморские луга описаны М. А. Раменской (1958, 1983), Т. К. Юрковской (1993), Н. В Заславской (2007). Растительность морских побережий на засоленных грунтах образована настоящими галофитами или видами, выносящими большее или меньшее засоление. По данным Н. В. Заславской (2007), на западном побережье Белого моря на засоленных местообитаниях отмечено 99 видов растений — облигатные, факультативные виды и гликофиты. Луга так называемого низкого уровня располагаются в верхней части литорали и ежедневно затопляются приливом, причем нередко растения полностью скрываются под водой. Здесь обитают виды, приспособленные к жизни на сильнозасоленных почвах (галофиты). К этой группе растений относятся солеросы (*Salicornia europaea, S. pojarkovae*)*,* подорожник морской (*Plantago maritima*), триостренник морской (*Triglochin maritimum*), астра морская (*Tripolium vulgare*) и некоторые другие. Наиболее густые и высокие травостои (до 30 см) образует осока обертковидная (*C. subspathacea*)*.* На песчаных и каменистых грядах расселяются колосняк песчаный (*Leymus arenarius*), лебеда голостебельная (*Atriplex nudicaulis*)*,* мертензия морская (*Mertensia maritima*), гонкения раскидистая (*Honckenya peploides*). На втором уровне преобладают виды злаковых (среди них *Phragmites australis)*, встречаются лигустикум шотландский (*Ligusticum scoticum*), гляукс морской (*Glaux maritima*). На третьем уровне, не испытывающем регулярного влияния морской воды, изредка подтопляется корневая система. Господствуют злаки и разнотравье: лютики (*Ranunculus polyanthemos, R. repens, R. sceleratus*)*,* гусиная лапка (*Potentilla anserina*)*,* щавель пирамидальный *(Rumex thyrsiflorus*) и др.

Нами были изучены субрецентные спорово-пыльцевые спектры из поверхностных отложений зоны, затопляемой во время прилива. Спорово-пыльцевые спектры образцов представлены спектрами лесного типа, во всех доминирует пыльца *Betula pubescens.* Не останавливаясь на подробном описании палиноспектров, отметим, что среди пыльцы трав первые позиции занимают *Poaceae* и *Cyperaceae*, в спектрах одного из образцов к ним примыкает пыльца *Chenopodiaceae,* среди которой определена пыльца *Chenopodium album, Salicornia europaea, Atriplex nudicaulis*. Обнаружена пыльца семейств *Caryophyllaceae, Brassicaceae, Primulaceae, Apiaceae, Fabaceae, Rosaceae, Ranunculaceae, Polygonaceae, Liliaceae,* рода *Plantago,* а также *Aster*-type. Интересно, что если количество пыльцы каждого из перечисленных семейств незначительно (1–3 пыльцевых зерна), то в некоторых образцах зафиксировано более 20 пыльцевых зерен, принадлежащих *Aster*-type.

Таким образом, в спорово-пыльцевых спектрах палинозон переходных зон находят отражение первые этапы естественного процесса образования озер на территории, постепенно освобождающейся от моря. Большая часть пыльцы семейства *Cyperaceae*, вероятно, продуцируется видами облигатных осок, произрастающих на ярусе, ежедневно заливаемом морской водой. Пыльца *Poaceae* принадлежит облигатным и факультативным видам семейства, занимающим ярус, который изредка подтопляется морской водой. Повышение доли пыльцы *Cyperaceae,* а затем *Poaceae* в переходной зоне обусловлено следующим: при от-

ступании моря увеличивается площадь мелководий, на которых распространяются осоковые и злаковые палеосообщества, что, по всей вероятности, и происходит при освобождении котловины озера Безымянное. При отступании моря из котловины озера Малое Коржино галофитные злаковые палеосообщества не получили широкого распространения, они впоследствии замещались тростниковыми ценозами в уже полностью пресноводном водоеме. Мощность переходного слоя в отложениях этого озера позволяет предположить, что воздымание суши было более длительным, и медленное распространение злаковых, произрастающих на втором ярусе приморских лугов, не привело к столь резко выраженному пику пыльцы, как в спорово-пыльцевых спектрах отложений безымянного озера в районе пос. Энгозеро. Тем не менее, можно допустить, что столь разное поведение пыльцы *Poaceae* в переходных зонах обусловлено и особенностями приморских экотопов, в частности рельефа или субстрата.

Как уже отмечалось выше, в составе палинозон, выделенных в морских отложениях и отложениях, переходных от морских к пресноводным, разрезов Кузема и Энгозеро, постоянно встречается пыльца *Atriplex nudicaulis, Salicornia herbacea, Plantago,* а также пыльца, по своим морфологическим особенностям принадлежащая типу *Aster.* Этот тип включает пыльцу видов из родов *Aster, Solidago, Bellis, Erigeron*, но с остальным комплексом пыльцы и спор по экологии и по географическому распространению наиболее совместим только один вид — *Tripolium vulgare.* Пыльца рода *Plantago,* по нашему мнению, принадлежит виду *Plantago maritima*, для определения пыльцы этого вида, а также для определения пыльцы *Aster*-type были использованы атласы-определители (Куприянова, Алешина, 1972, 1978; Moore et al., 1991), эталонная коллекция Института геологии КарНЦ РАН, а также пыльца, полученная из гербарного материала Института леса КарНЦ РАН.

В процессе опреснения водоема уменьшается и засоленность грунтов, делая местообитания непригодными для галофитов. Пыльца *Atriplex nudicaulis, Salicornia herbacea, Plantago, Tripolium vulgare* постепенно исчезает из спектров. По мере опреснения водоема, появляется водная и прибрежно-водная растительность пресных водоемов, а также колонии водорослей *Pediastrum*. Флористический состав водной растительности довольно беден, что, вероятно, определяется северным положением разрезов.

Таким образом, сценарии изменения растительных палеосообществ и диатомовых комплексов при перемещении береговой линии Белого моря имеют общие черты и особенности, обусловленные экологическими факторами. Для более детальных реконструкций требуются дополнительные исследования.

Список литературы

Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К. 2000. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск. 242 с. — *Заславская Н. В.* 2007. Флора и растительность засоленных приморских экотопов западного побережья Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 24 с. — *Колька В. В., Евзеров В. Я., Мёллер Я. Й., Корнер Д. Д.* 2005. Послеледниковые гляциоизостатические поднятия на северо-востоке Балтийского щита // Новые данные по геологии и полезным ископаемым Кольского полуострова. М. С. 15–25. — *Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* 1972. Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР. Т. 1. Л. 171 с. — *Куприянова Л. А.,Алешина Л. А.* 1978. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. *Lamiaceae–Zygophyllaceae*. Л. 184 с. — *Раменская М. А.* 1958. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск. 400 с. — *Раменская М. А.* 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. 216 с. — *Юрковская Т. К.* 1993. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск. С. 8–36. — *Яковлев Ф. С., Воронова В. С.* 1959. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск. 190 с.

ПЯТИЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ В ЗАПОВЕДНИКЕ «БАСТАК»

Е. С. Лонкина[1], П. В. Крестов[2]

[1] ФГУ «Заповедник «Бастак»
679014, Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 69 а. E-mail: lonkina83@mail.ru

[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159. E-mail: krestov@biosoil.ru

Ключевые слова: *мониторинг, пробная площадь, динамика, сухостой, естественная прогалина.*

Мониторинг состояния растительного покрова в заповедниках — одно из приоритетных направлений научных исследований, проводимых на особо охраняемых природных территориях.

В 2002 г. на территории заповедника «Бастак», расположенного в южной части Дальнего Востока, на северо-востоке Еврейской автономной области, проведена закладка 6 постоянных пробных площадей (ПП) лесной растительности в поясе широколиственно-хвойных лесов — наиболее богатой растительной формации заповедника. Выбор формаций не случаен, так как на территории заповедника широколиственно-кедровые леса располагаются на северной границе своего распространения и, в связи с этим, обладают высокой уязвимостью.

Пробные площади представляют собой квадратные или прямоугольные участки растительного покрова площадью от 0.5 до 1 га. По углам ПП маркированы столбами. Для удобства сбора информации площади поделены на квадраты со стороной 10 м (площадки). Все площадки по углам также размечены металлическими вешками. Все площади имеют точную топографическую привязку, координаты определены с помощью GPS-навигатора, а квадраты нумерованы. Для каждой ПП составлена карта размещения деревьев, проекций крон и естественных окон древостоя, проведены измерения основных таксационных показателей древостоя (высота, диаметр, проекция крон, высота начала крон и т. д.). Подрост и кустарниковый ярус описаны, а количественные характеристики приведены для каждой парцеллы, отмеченной на каждой площадке. Травяно-кустарничковый ярус подробно описан по парцеллам, определено количественное соотношение видов, синузиальная структура закартирована.

В 2007 г. силами сотрудников заповедника проведена ревизия ПП. В данном сообщении представлены результаты переописания ПП № 1 и дана характеристика основных трендов изменения лесных сообществ.

Постоянная пробная площадь № 1, размером 100×100 м, расположена в северо-восточной части заповедника, средней части горы Чернуха на высоте 311 м над ур. моря. Координаты угла № 1: широта 49°5.0697′, долгота 133°3.0806′. Участок отведен в кедровнике с елью и пихтой разнотравном. Почва бурая лесная, средней мощности. Древостой многоярусный. На рисунке (вклейка IV, 1) показано размещение основных древесных пород, слагающих первый древесный ярус. Ими являются кедр корейский (*Pinus koraiensis*), ель аянская (*Picea ajanensis*), липа амурская (*Tilia amurensis*), ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica*), береза желтая (*Betula costata*). Второй древесный ярус представлен пихтой белокорой (*Abies nephrolepis*), кленами мелколистным (*Acer mono*), зеленокорым (*A. tegmentosum*), желтым (*A. ukurunduense*) и ильмом лопастным (*Ulmus laciniata*). В целом, для насаждения характерно групповое размещение деревьев.

В 2002 г. в составе древостоя участвовало 10 древесных пород. Формула насаждения: 5П1К1Км1Кж1Я1Бж.

Несмотря на небольшой период наблюдений (5 лет), общий облик сообщества пробной площади сильно изменился (вклейка IV, 2).

В 2007 г. видовой состав древесного яруса не изменился, насаждение по-прежнему сформировано 10 породами, однако формула древостоя выглядит следующим образом: 4П1К1Км2Кж1Я1Бж. Резко увеличилось количество сухостойных деревьев пихты (рис., *1*). Кроме того, увеличилась доля участия в составе кленов желтого, зеленокорого, ясеня маньчжурского, что объясняется быстрым ростом данных пород на фоне изреживающегося полога пихты. Для пробной площади, как и в 2002 г., характерно групповое размещение деревьев. Световое окно, отмеченное в 2002 г., зарастает широколиственными породами: ясенем маньчжурским, ильмом лопастным, кленом желтым, липой амурской.

Помимо изменений в пространственном размещении древостоя, произошли изменения и его таксационных показателей. Нами проанализировано распределение по ступеням толщины по диаметру для пихты белокорой (рис., *1*), клена мелколистного (рис., *2*), клена зеленокорого (рис., *3*), клена желтого (рис., *4*), березы желтой (рис., *5*), ясеня маньчжурского (рис., *6*), ели аянской (рис., *7*), кедра корейского (рис., *8*), липы амурской (рис., *9*) и ильма лопастного (рис., *10*).

Для пихты белокорой характерно уменьшение числа особей (рис., *1*). Для пробной площади характерно увеличение числа тонкомерных деревьев (диаметр от 4 до 10 см). Вероятно, это связано с переходом особей из поколения подроста во взрослый древостой. Для крупных особей (диаметром 28 см и выше) отмечается уменьшение их числа, что подтверждает усыхание пихты.

Для клена мелколистного характерно увеличение числа деревьев с диаметром 20 см и выше (рис., *2*). Наибольшее число деревьев имеют диаметр ствола 20 см. Большинство сухостойных деревьев имели диаметр 28 см. В целом, наблюдается плавный переход из одной ступени толщины в другую и увеличение общего числа особей за счет перехода из поколения подроста во взрослый древостой.

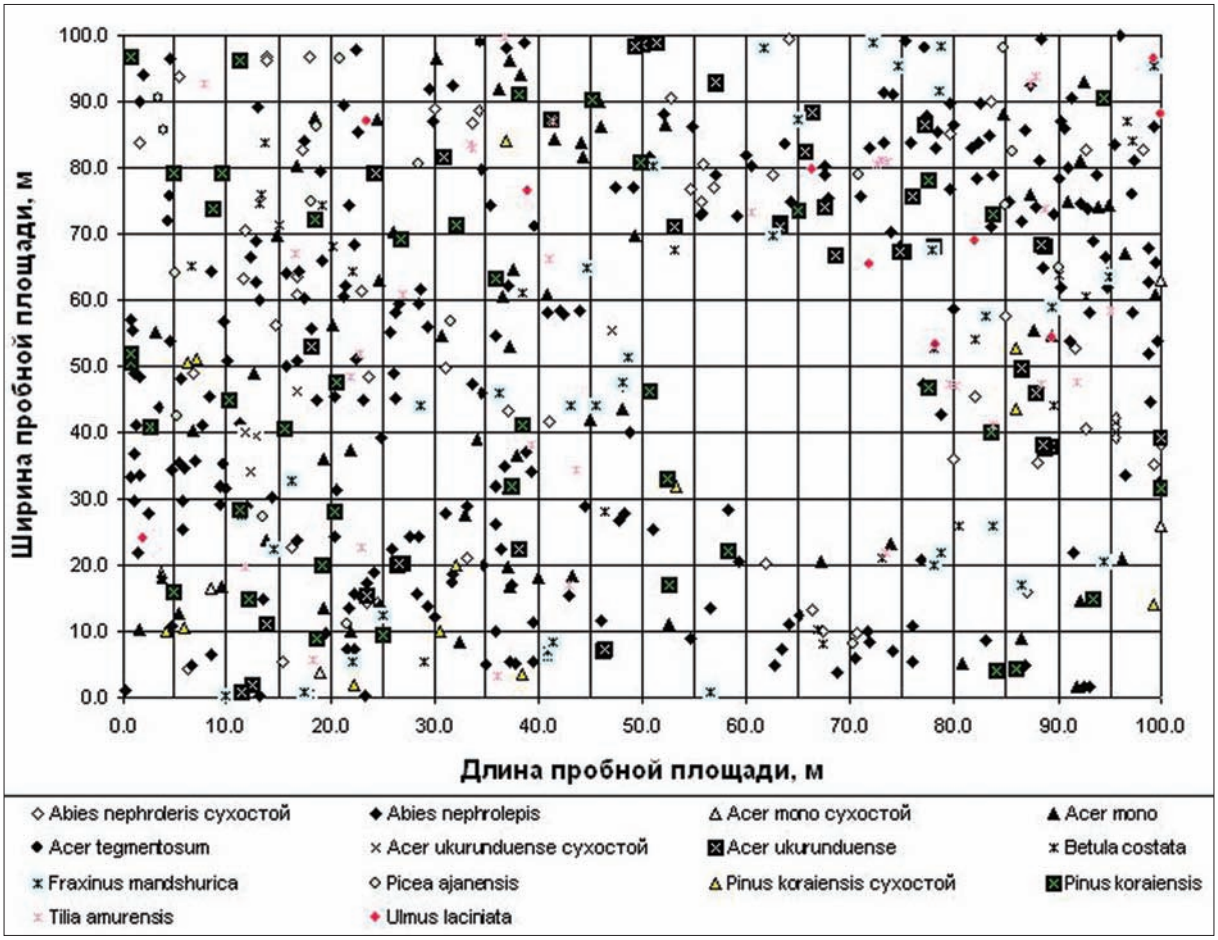
Клен зеленокорый представлен особями с диаметром от 8 до 20 см (рис., *3*). Большинство особей имеют диаметр ствола 8 см. При диаметре ствола более 20 см наблюдается усыхание деревьев. В целом, на пробной площади общее число особей увеличилось с 5 (2002 г.) до 12 (2007 г.). Значительное увеличение ценопопуляции клена зеленокорого связано с переходом особей из поколения подроста в древостой.

Клен желтый представлен особями с диаметром от 4 до 28 см (рис., *4*). Наибольшее количество особей имеют диаметр ствола 8 см. В целом, на пробной площади общее число особей увеличилось с 15 (2002 г.) до 49 (2007г.). Значительное увеличение ценопопуляции клена желтого связано с переходом особей из поколения подроста в древостой. Для клена желтого характерен плавный переход из одной ступени толщины в другую.

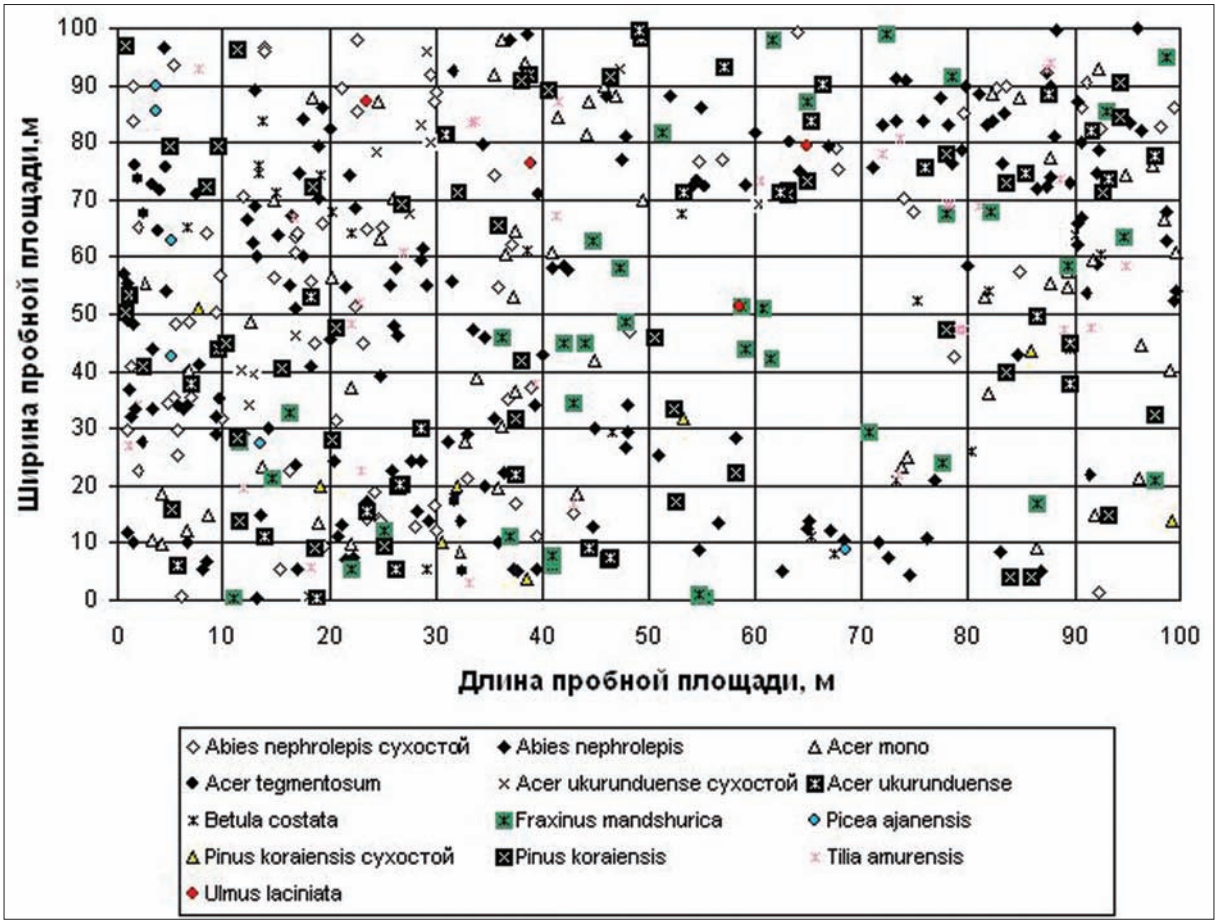
Береза желтая представлена особями с диаметром от 8 до 72 см (рис., *5*). Наибольшее количество особей имеют диаметр ствола 40 и 44 см. В целом, на пробной площади общее количество деревьев увеличилось незначительно (на 4 особи). В 2007 г. не было отмечено особей с диаметром ствола 20–24 см. Возможно, это связано с усыханием особей с данным диаметром. Кроме того, наблюдается резкий переход из одной ступени толщины в другую.

Ясень маньчжурский представлен на пробной площади особями с диаметром от 8 до 60 см (рис., *6*). Наибольшее количество особей имеют диаметр ствола 8, 12, 20 и 32 см. В целом, на пробной площади об-

1



2



Распределение деревьев на постоянной пробной площади № 1 в 2002 г.
К ст. Е. С. Лонкиной, П. В. Крестова (с. 135–138).

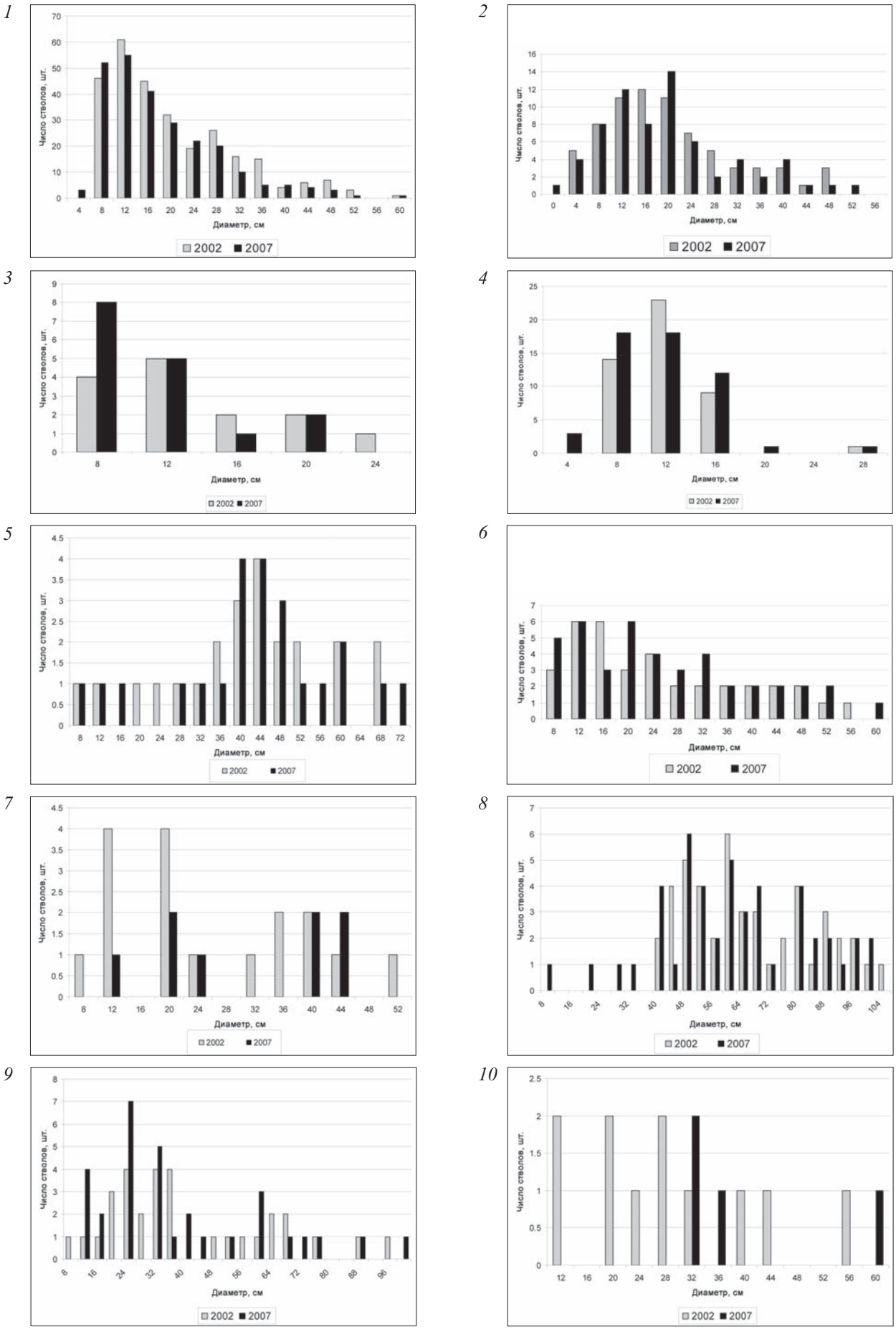


Рис. Распределение особей по диаметру.

1 — пихта белокорая, *2* — клен мелколистный, *3* — клена зеленокорый, *4* — клен желтый, *5* — береза желтая, *6* — ясень маньчжурский, *7* — ель аянская, *8* — кедр корейский, *9* — липа амурская, *10* — ильм лопастный.

щее количество деревьев значительно увеличилось, с 13 (2002 г.) до 42 (2007) особей. Возможно, это связано с отсутствием конкуренции со стороны других пород при зарастании прогалины на пробной площади. Кроме того, наблюдается плавный переход из одной ступени толщины в другую.

Ель аянская представлена на пробной площади особями с диаметром от 12 до 44 см (рис., *7*). Наибольшее количество особей имеют диаметр ствола 20, 40 и 44 см. В 2007 г. на пробной площади не отмечены особи с диаметром 8, 32, 36 и 52 см. Общее число особей уменьшилось с 17 (2002 г.) до 6 (2007 г.).

Кедр корейский представлен на пробной площади особями с диаметром от 8 до 104 см (рис., *8*). Наибольшее количество особей имеют диаметр ствола 48 и 64 см. В целом, на пробной площади общее число особей уменьшилось незначительно – с 56 (2002 г.) до 50 (2007 г.). В ценопопуляции наблюдается плавный переход из одной ступени толщины в другую, а также переход особей из поколения подроста в древостой. В 2007 г. в насаждении не отмечено особей с диаметром ствола 80 и 104 см.

Липа амурская представлена особями с диаметром от 16 до 100 см (рис., *9*). Наибольшее количество особей имеют диаметр ствола 24, 32 и 64 см. В целом, на пробной площади общее число особей осталось неизменным и составляет 31 дерево. В 2007 г. в ценопопуляции наблюдается отсутствие особей с диаметром 8, 24, 64 и 96 см. Возможно, это связано с усыханием данных деревьев либо с переходом особей и одной ступени толщины в другую.

Ильм лопастный представлен особями с диаметром от 32 до 60 см (рис., *10*). В 2007 г. на пробной площади отсутствовали особи с диаметром ствола 12–30 и 40–56 см. Наибольшее количество особей имеют диаметр ствола 32 см. В целом, на пробной площади общее число особей уменьшилось с 13 (2002 г.) до 4 (2007 г.). Возможно, это связано с усыханием данных деревьев.

По результатам проведенной работы можно сделать следующие выводы:

1. Зарастание естественных прогалин происходит за счет широколиственных пород.

2. Для древостоя характерно: а) массовое усыхание пихты белокорой, наблюдающееся на всей площади; б) уменьшение количества кедра корейского и ели аянской; в) резкое усиление ценопопуляций широколиственных деревьев.

3. Практически для всех пород отмечен плавный переход из одной ступени толщины в другую.

СОВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА ЭКОТОНА МЕЖДУ ЛЕСОСТЕПЬЮ И СТЕПЬЮ УКРАИНЫ

Ю. И. Малая, Т. В. Фицайло

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

Ключевые слова: *экотон*, *профиль*, *лесная*, *степная и кустарниковая растительность.*

Экотон являет собой промежуточную территорию между двумя экологически разными, по соседству расположенными экохорами (в нашем случае — это природные зоны по В. Б. Сочаве (1968)). Объединяя особенности двух природных зон, на данной территории формируются специфические условия. Идеей нашего исследования стала диагностика границы между Лесостепью и Степью, на примере Правобережья Украины, определение особенностей распространения зональных и интразональных (кустарники) типов растительности на эколого-ценотических профилях, и как результат — определение структуры экотона.

На территории проложено 3 профиля в восточной, центральной и западной частях региона исследования, общей протяжностью 6.5 км.

Профиль № 1 (рис. 1) проложен в восточной части территории в окрестностях р. Днепр (восточная часть Кировоградской, северная часть Днепропетровской областей). В области Приднепровского плато наблюдается весьма сильное развитие эрозионных процессов, обуславливающих образование большого количества балок и оврагов, в которых сосредоточены лески байрачного типа; в лесостепной части произрастают ясенево-дубовые леса (**1**[1] — ass. ***Lamio purpureo-Carpinetum*** nov. prov., **10** — ***Lamio purpureo–Carpinetum anemonetosum*** nov prov, **11** — ***Scillo sibiricae-Carpinetum*** nov. prov.); в степной зоне леса представлены липово-ясеневыми дубравами (**11**). Кустарниковые ценозы замещают байрачные леса, занимая отвершки оврагов и балок, а также подовидные понижения. Для лесостепной части характерны боярышниковые ценозы (**4** — ***Agrimonio eupatoriae–Crataegetum leiomonogynae*** Fitsailo 2005, **8** — ***Swido sanguinei–Crataegetum leiomonogynae*** Fitsailo 2005, **9** — community ***Crataegus leiomonogynae + Sambucus nigra***), для степной — боярышниковые ценозы, в которые внедряются степные кустарники (**4**, **13** — community ***Crataegus leiomonogynae + Spirea crenata+Cerasus fruticosa***, **16** — ***Sambuco-Prunetum*** Doing 1962). Степная растительность лесостепной части представлена луговыми (**2** –***Thymo marschalliani–Caricetosum praecocis*** var. ***Vicia tetrasperma*** Korotchenko, Mala, Fitsailo 2009), дерновинно-злаковыми (**3** — ***Salvio nemorosae–Festucetum valesiacae*** Korotchenko et Diduch 1997, **5** — ***Botriochloetosum ischaemii*** (Krist. 1937) I. Pop 1977, **7** — ***Festuco valesiacae–Stipetum capillatae caricetosum praecocis*** Korotchenko, Fitsailo 2003) и разнотравно-

[1] Цифра — номер синтаксона, который используется далее в тексте и в рис. 1–4.

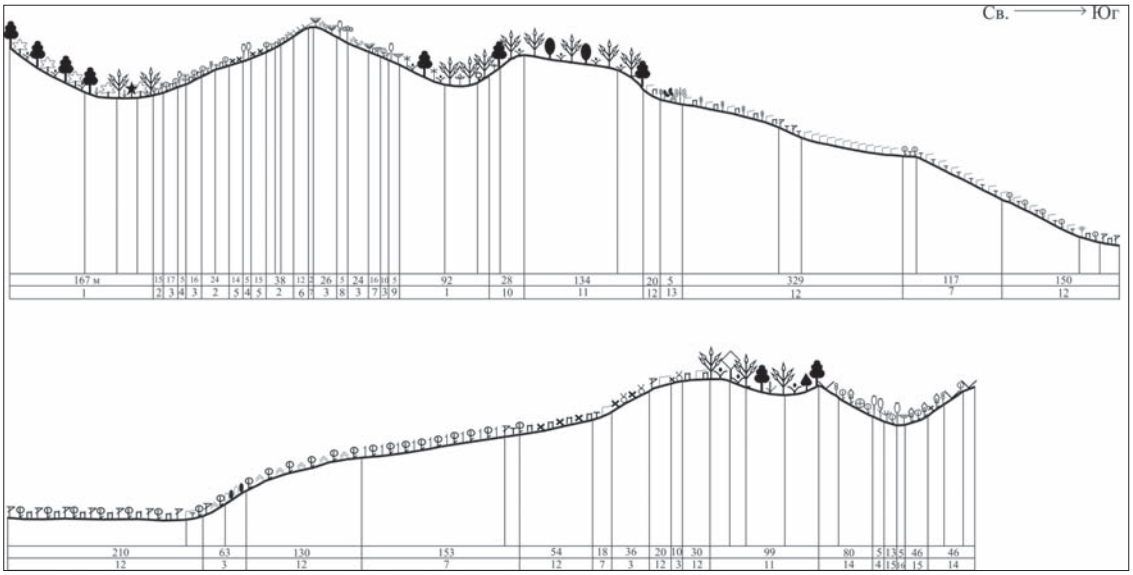


Рис. 1. Эколого-ценотический профиль изменения лесной, кустарниковой и степной растительности в зависимости от изменения рельефа в окрестностях р. Днепр.

На рис. 1–3: на профиле верхний ряд цифр обозначает протяженность сообщества, м; нижний — синтаксона (см. в тексте).

1 — Quercus robur, *2 — Q. pubescens*, *3 — Fraxinus excelsior*, *4 — Populus tremula*, *5 — Acer campestre*, *6 — A. platanoides*, *7 — A. tataricum*, *8 — Carpinus betulus*, *9 — Tilia cordata*, *10 — Ulmus glabra*, *11 — U. carpinifolia*, *12 — Pyrus communis*, *13 — Corylus avellana*, *14 — Viburnum lantana*, 15 — *Crataegus praearmata*, *16 — C. fallacina*, *17 — C. leiomonogyna*, *18 — Rosa rubiginosa*, *19 — Prunus spinosa*, *20 — P. stepposa*, *— Rhamnus cathartica*, 21 — *Cerasus fruticosa*, 22 — *Elaeagnus argentea, 23 — Swida sanguinea*, *24 — Sambucus nigra, 25 — Ligustrum vulgare*, *26 — Cotynus coggygria*, *27 — Spiraea hypericifolia*, *28 — S. crenata*, *29 — Chamaecytisus austriacus*, *30 — C. ruthenicus, 31 — Genista tinctoria*, *32 — Caragana frutex*, *33 — Amygdalus nana*, *34 — Carex digitata*, *35 — C. pilosa*, *36 — C. praecox*,*37 — C. humilis*, *38 — Calamagrostis epigeios*, *39 — Stipa lessingiana*, *40 — S. capillata*, *41 — S. pennata*, *41 — S. tirsa*, *42 — S. pulcherrima*, 43 — *Melica nutans*, *44 — M. transsilvanica*, *45 — Phleum phleoides*, *46 — P. pratense*,47 — *Poa nemoralis*, *48 — P. angustifolia*, *49 — P. compressa*, *50 — Bromopsis inermis*, *51 — Koeleria cristata*, *52 — Elytrigia repens*, *53 — Festuca valesiaca, 54 — F. gigantea*, *55 — F. pseudovina*, *56 — F. pratensis*, *57 — Bromus japonicum*, 58 — *B. squarrosus*, *59 — Anisantha tectorum*, *60 — Botriochloa ishcaemum*, *61 — Cleistogenes bulgarica*, *62 — Milium effusum, 63 — Hierochloa odorata*, *64 — Anthryscus sylvestris*, *65 — Torilis japonica*, *66 — Stellaria holostea*, *67 — Aegopodium podagraria*, *68 — Salvia nutans*, *69 — S. nemorosa*, *70 — Medicago romanica*, *71 — Thymus marschallianus*, *72 — T. dimorphus*, *73 — Teucrium chamaedrys*, *74 — Mercurialis perrenis*, *75 — Aegonychon purpureo-caeruleum*,76 — *Galium verum*, *77 — Filipendula vulgaris*, *78 — Fragaria viridis*, 79 — *Potentilla arenaria*, *80 — Crinitaria villosa*, *81 — Sedum acre*, *82 — Convallria majalis*, *83 — Adonis vernalis*, *84 — Astragalus dasyanthus*, 85 — *Linum hirsutum.*

типчаково-ковыльными (6 — ***Stipetum lessingianae*** Soó 1948) степями, степная часть представлена дерновинно-злаковыми, которые широко распространены, (**3**, **7**, **12** — ***Festuco valesiacae–Stipetum capillatae*** Sill. 1931, **15** — ***Salvio nemorosae–Festucetum valesiacae*** var. ***Teucrium pollium*** Korotchenko, Mala, Fitsailo 2009), и разнотравно-типчаково-ковыльными (**14** — ***Astragalo austriaci–Salvinetum nutantis*** Korotchenko et Diduch 1997) степями.

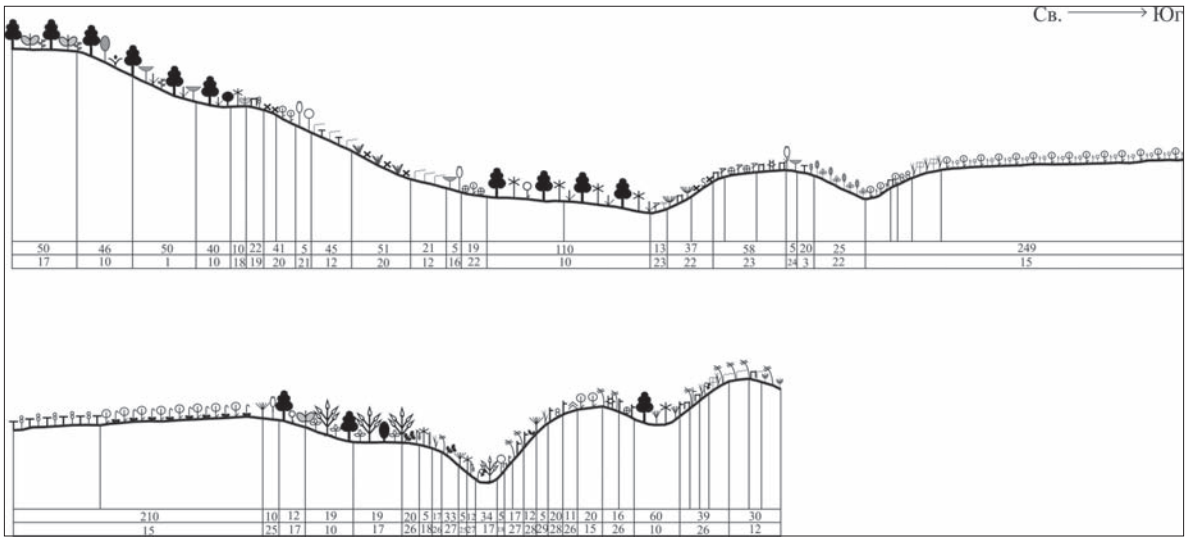


Рис. 2. Эколого-ценотический профиль изменения лесной, кустарниковой и степной растительности в зависимости от изменения рельефа в окрестностях р. Южный Буг.

Профиль № 2 (рис. 2) базируется в окрестностях р. Южный Буг (северная часть Николаевской обл.). Лесная растительность формируется преимущественно во впадинах, трещинах, ложбинах, только на севере р-на исследования леса занимают плато и пологие склоны и формируют достаточно большие лесные массивы, в лесостепной части произрастают татарскокленово-дубовые леса (**1**, **10**, **17** — ***Lamio purpureo–Carpinetum anemonetosum*** var. ***Viburnum lantanae*** nov. prov.), в степной части природные леса (**10**, **17**) занимают небольшие территории, поселяясь в ложбинах, где хорошо сформирована почва. Кустарниковая растительность образовывает опушки, произрастает на разных частях склонов и представлена сообществами с *Prunus stepposa*, *P. spinosa* и *Ligustrum vulgare* (**16**, **18** — ***Ligustro vulgaris–Aceretum tatarici*** Fitsailo 2007, **21** — ***Rhamno–Prunetum stepposae*** Fitsailo 2006, **24** — ***Ligustro-Prunetum*** R. Tx. 1952), в степной части кустарники представлены сообществами с *Acer tataricum* и *Cotinus coggygria* (**18**, **25** — ***Acero tatarici–Cotinetum coggygrae*** var. ***Spirea crenata*** Fitsailo 2007, **29** — ***Acero tatarici–Cotinetum coggygrae*** Fitsailo 2007), они замещают лесную растительность, которая в данном районе не распространена часто, в связи с недостаточной сформированностью почвы на гранитах. Степная растительность в лесостепной части преимущественно представлена сообществами с *Stipa capillata* (сухие местообитания) и *Poa angustifolia* (влажные), на более нарушенных участках преобладает *Festuca valesiaca* (**3**, **12**, **19** — ***Teucrio pannonicae–Stipetum capillatae*** Diduch, Korotchenko 2000, **20** — ***Stipetum capillatae*** Dsiubaltowski 1925, **22** — ***Medicago romanicae–Poetum angustifoliae*** Tkachenko, Movchan et V. Sl. 1987, **23** — ***Salvio pratensis–Poetum angustifoliae*** Korotchenko et Diduch 1997), в степной части появляются кустарниковые степи (**26** — ***Vinco herbaceae–Caraganetum fruticis*** Korotchenko et Diduch 1997), ксерофитные полуоткрытые сообщества с *Kochia prostrata* (**28** — ***Agropyro pectinato–Kochietum prostratae*** Zolyomi 1958 corr. Soo 1959) и дерновинно-злаковые степи с *Festuca valesiaca* (**12, 15**).

Профиль № 3 (рис. 3) локализирован в окрестностях границы с Молдавией (северная часть Одесской обл.). Главной особенностью лесной растительности данного региона является то, что она формируется в большей степени на плато (лесостепная часть), формируя большие лесные массивы, и к югу, локализируется на некрутых склонах и днищах балок, образуя небольшие «островки» лесов. Леса в лесостепной части представлены татарскокленово-дубовыми, ясеневыми и редко липово-дубовыми лесами с *Aegonychon purpureo-caeruleum* (**10**, **17**) и лесами с *Quercus pubescens* (**31** — ***Quercetum pubescenti-roboris*** (Zolyomi 1957) Michalko et Diatko 1965), леса степной части региона представлены ясеневыми лесами с *Acer tataricum* (**10**) и остатками лесов с *Quercus pubescens* (**31**). Кустарниковые сообщества в лесостепной части образованы *Prunus stepposa* (**24**, **32** — ***Pruno stepposae–Aceretum tatarici chaerophyllotosum temulaea*** Fitsailo 2007), в степной части — представлены сообществом *Crataegus leiomonogyna* (**38** — community ***Crataegus leiomonogyna + Elaegnus argentea***) и *Prunus stepposa* (**24**). Степная растительность в лесостепной части встречается только небольшими участками на склонах балок и представлена луговыми (**22**, **27** — ***Stipetum pennatae*** K. Jovanovic 1956), дерновинно-злаковыми с *Stipa pulcherrima*, *S. capillata* и *Carex humilis* (**20**, **30** — ***Plantagini stepposae–Stipetum pulcherrimae*** V. Sl. 1995, **33** — ***Festuco valesiacae–Caricetum humilis*** Klika (1931) 1936) и ксерофитными (**6**) степями. Для степной части характерны доминирование ксерофитных, разнотравно-типчаково-ковыльных степей (**6**, **14**, **19**, **35** — ***Stipetum lessingianae*** var. ***Lathyrus tuberosus*** Korotchenko, Mala, Fitsailo 2009, **36** — ***Thymo marschalliani–Crinitarietum villosae*** Korotchenko et Diduch

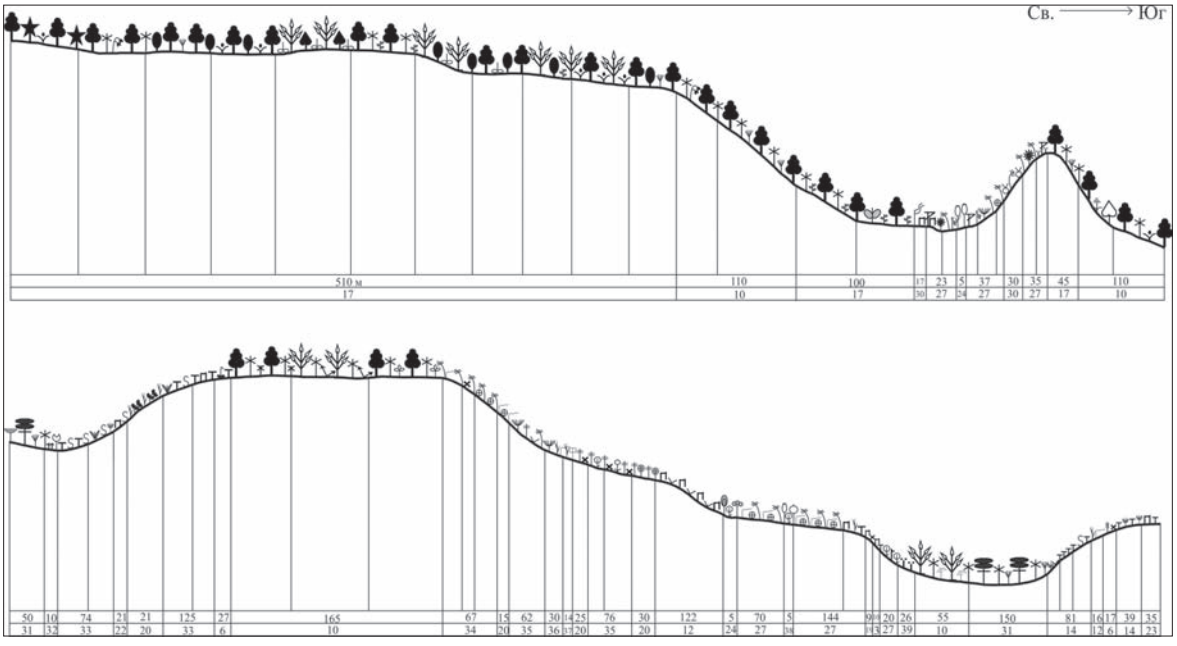


Рис. 3. Эколого-ценотический профиль изменения лесной, кустарниковой и степной растительности в зависимости от изменения рельефа в окрестностях границы с Молдавией.

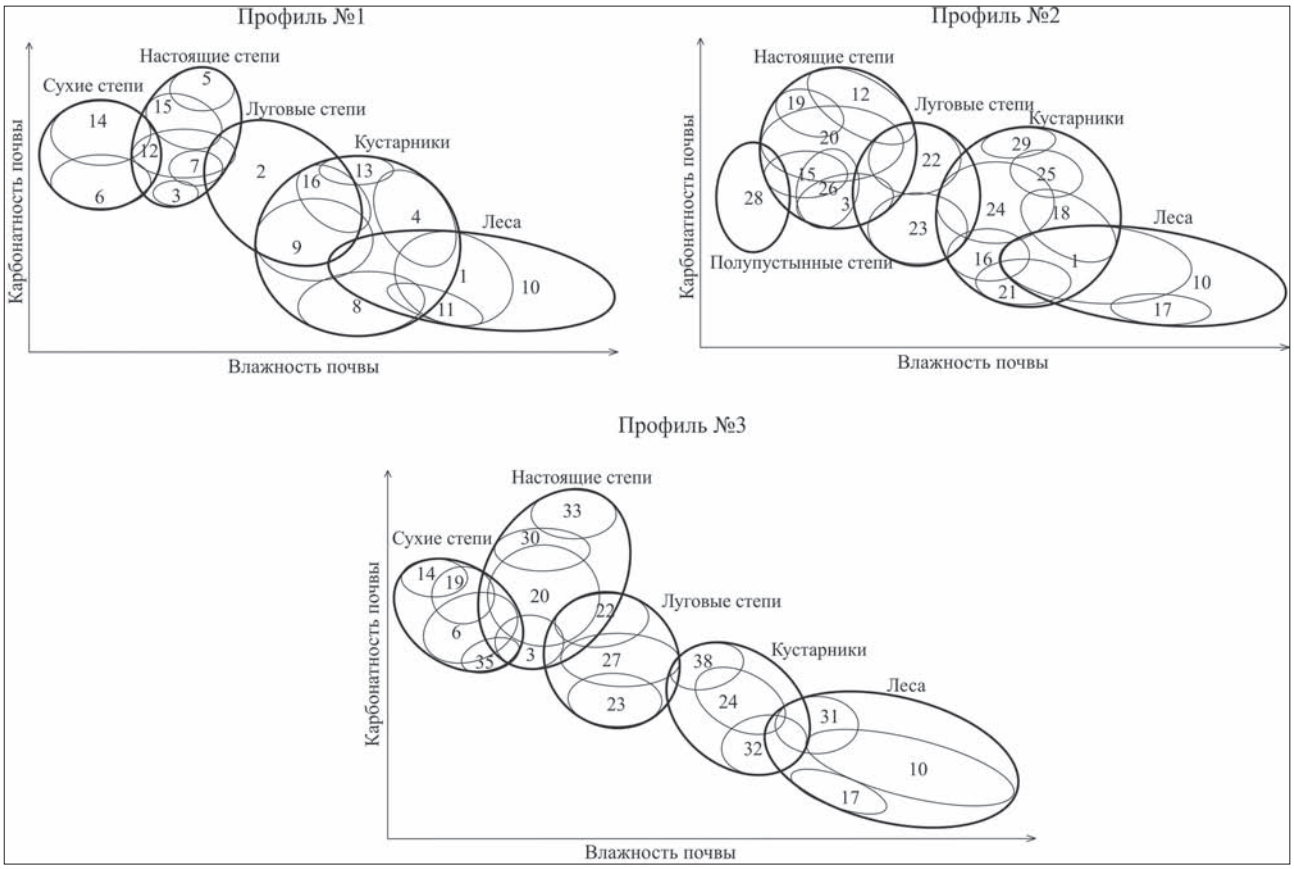


Рис. 4. Матрицы экотопической дифференциации лесной, кустарниковой и степной растительности в координатной плоскости изменения влажности и карбонатности почвы.

По осям абсцисс — влажность почвы, *по осям ординат* — карбонатность почвы. Жирной линией обозначен общий ареал, тонкой — ареал определенного синтаксона. Цифры соответствуют номерам синтаксонов (см. в тексте и на рис. 1–3).

1997); дерновинно-злаковые степи со *Stipa capillata* (**3**, **12**, **20**, **34** — ***Stipetum capillatae stipetosum pennatae*** Kukovitza, Diduch, Shelyag-Sosonko, Abduloeva 1998) и *Festuca valesiaca* на нарушенных местообитаниях (**3**), на более увлажненных экотопах распространены луговые степи союза ***Fragario viridis–Trifolion montani*** Korotchenko et Diduch 1997 (**23**, **27**), кустарниковые степи с *Caragana frutex* представлены союзом ***Artemisio marschalliani–Elytrigion intermediae*** Korotchenko et Diduch 1997 (**37** — ***Melico transsylvanicae–Lembotropetum nigricantis*** var. ***Stipa lessingiana*** Korotchenko, Mala, Fitsailo 2009).

По каждому профилю мы провели экотопическую дифференциацию лесных, кустарниковых и степных сообществ (рис. 4) в зависимости от изменения показателей определяющих экологические факторы (влажность и карбонатность почвы). Матрица для профиля № 1 иллюстрирует следующее изменение растительности в зависимости от уменьшения влажности почвы: леса → кустарниковые сообщества → луговые степи → настоящие степи → сухие степи. Широкая амплитуда характерна для луговых степей, что связано с формированием данных сообществ на участках склонов некрутых балок с аккумуляцией влаги, что является следствием того, что профиль № 1 проложен в регионе, который очень расчленен глубокими, широкими балками. Для профиля № 2 характерно следующее изменение растительности в зависимости от уменьшения увлажненности почвы: леса → кустарниковые сообщества → луговые степи → настоящие степи → полупустынные степи. Профиль № 2 проложен по берегам р. Южный Буг, почвы здесь плохо сформированы, так как подстилаются гранитами, как следствие этого широкую амплитуду имеют кустарниковые сообщества и настоящие степи, что формируются на плакоре. Матрица для профиля № 3 иллюстрирует следующую зависимость изменения растительности от уменьшения количества влаги в почве: леса → кустарниковые сообщества → луговые степи → настоящие степи → сухие степи. Для профиля № 3 характерны широкие плато, где формируется лесная растительность, амплитуда которой расширяется в связи с произрастанием в этом районе лесов с *Quercus pubescens*, степная растительность формируется на нешироких балках, как результат, широкой амплитудой характеризуются настоящие степи.

Таким образом, определив пространственную, горизонтальную и вертикальную структуру экотона, используя фитоценотическую классификацию растительности и определив местоположение синтаксонов на профилях, установив зависимость изменения растительности от изменения экологических факторов, можно утверждать, что кустарниковые сообщества и сообщества луговых степей являются переходными от лесостепных к степным биомам.

Список литературы

Коротченко І. А., Дідух Я. П. 1997. Степова рослинність південної частини Лівобережного Лісостепу України. II. Клас *Festuco-Brometea* // Укр. фітоцен. зб. Сер. А. Вип. 1(6). С. 20–39. — *Коротченко І. А., Мала Ю. І., Фіцайло Т. В.* 2009. Синтаксономія степової рослинності крайнього півдня Правобережного Лісостепу України // Наук. Зап. НАУКМА. Біологія та екологія. Т. 93. С. 54–69. — *Коротченко І. А., Мала Ю. І., Фіцайло Т. В.* 2009. Синтаксономія степової рослинності крайньої півночі Правобережного Степу України // Біологічні системи. Т. 1. № 1. Київ. С. 73–84. — *Коротченко І. А., Фіцайло Т. В.* 2003. Степова рослинність Київського плато // Наук. Зап. Києво-Могилянської академії. Т. 21. Біологія та екологія. С. 20–35. — *Фіцайло Т. В.* 2007. *Lamio purpureae–Acerion tatarici* — новий союз класу *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961 // Вісник Львівського ун-ту. Сер. Біол. Вип. 43. С. 115–125.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СУКЦЕССИОННЫХ СИСТЕМАХ ПРИМЕНИТЕЛЬНО К РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗОНЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МНОГОЛЕТНЕЙ МЕРЗЛОТЫ

Ю. С. Малышев

Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1. E-mail: amadeo81@mail.ru

Ключевые слова: *растительность, сукцессионные системы, многолетняя мерзлота.*

В условиях глобальных изменений климата особую важность приобретает прогноз ожидаемых изменений растительного покрова, в основании которого лежит вскрытие долговременных тенденций развития растительных сообществ. Существенная зонально-секторная коррекция влияния глобальных климатических изменений делает необходимым региональную детализацию прогностических построений. Последнее не отменяет правомерности разработки общих схем, приложимых к анализу и прогнозу трансформаций растительного покрова широкого круга территорий.

К настоящему времени уже опубликовано значительное число работ, рассматривающих сценарии грядущей динамики растительного покрова бореальной зоны Евразии. Однако такие подходы не учитывают всего спектра его системной организованности, что ограничивает аналитическое и интерпретационное поле прогнозных построений. Направленность инновационных, вызванных климатическими изменениями, трансформаций растительного покрова будет существенно зависеть от характера спонтанной динамики фитоценозов, т. е. от сложившейся системы первичных и восстановительных сукцессий. В связи с этим неотъемлемой составляющей прогнозно-ориентированного анализа динамики растительного покрова выступают сукцессионно-системные построения в русле представлений С. М. Разумовского (1981), И. Б. Кучерова (1995), В. В. Жерихина (2003), Г. Д. Дыминой (2010), рассматривавших сукцессионные системы как природные гомеостаты.

Практически любые данные современных натурных исследований дают лишь косвенные свидетельства происходивших ранее процессов. Поэтому неизбежно приходится широко привлекать результаты изучения ситуаций-аналогов на удаленных от района исследований территориях. В анализе вековых смен характеристики операциональных единиц растительного покрова и всего комплекса условий их существования должны быть огрубленными, показывающими по крупным этапам изменения «образов» растительности и ведущих факторов ее развития. Здесь достаточно оперировать доминирующими видами древесных растений и их жизненным состоянием, характеристиками эдификаторной роли ярусов растительности, факторным доминированием, последовательностью переходов состояний растительных комплексов и т. д.

Базовым при изучении сукцессионной динамики растительного покрова, несмотря на определенную логическую небезупречность, остается рассмотрение стадий сукцессий как рассредоточенного по пространству времени, т. е. как возможный ряд коренных и производных состояний одной и той же точки территории. В решении проблем воссоздания долговременных трендов изучение экологических рядов становится одним из основных источников информации. Причем особую роль играют пространственное положение, соседство, территориальная выраженность различных типов растительных сообществ, их состояний, условий формирования и даже их пространственная конфигурация. При этом воссоздание долговременных направлений трансформации растительных сообществ требует привлечения широкого контекста физико-географических условий их развития.

Геосистемная концепция применительно к закономерностям динамики природных систем имеет в своем арсенале два взаимосвязанных обобщения — в виде представлений об эпиассоциации, эпифации и эпитаксонах в более широком смысле (Сочава, 1968, 1972, 1978 и др.) и факторально-динамических рядах (Крауклис, 1979). В геоботанике проблематика, связанная с экологическими сукцессиями, прошла период бурных дискуссий по широкому кругу вопросов (моно- и поликлимаксовые модели, причины и классификация сукцессий и т. д.), которые к исходу ушедшего столетия постепенно затихли, поскольку по основным блокам спорных вопросов были найдены устраивавшие многих специалистов (конвенциональные) ре-

шения. К настоящему моменту сформировался определенный разрыв между концептуальными основами, отражающими динамику природных систем в геосистемной парадигме и теории экологических сукцессий в геоботанике и экологии. Назрела необходимость приложения усилий в направлении ассоциирования физической географией современных наработок и обобщений геоботаников и палеонтологов, а также внесения корректив в существующие схемы экологических сукцессий с геосистемных позиций. Так, построения С. М. Разумовского могут быть развиты и расширены. Речь идет о том, что предложенные им схемы справедливы лишь для случаев постепенного сужения факторных полей экотопов в процессе сукцессионного развития растительных сообществ и не охватывают такие варианты развития ситуации, когда проявляются эффекты факторного передоминирования (Малышев, 2005).

В общем виде сукцессионная система представляет собой пучок центростремительных траекторий развития растительных сообществ, сходящихся к определенному «узловому» состоянию (состояния — «ловушки»), заданному характером абиотического факторного комплекса и спецификой флоры и биоценотического фона природного района. Совершенно очевидно, что главным условием формирования сукцессионной системы является достаточная продолжительность периода, в течение которого средовой факторный комплекс удерживается в каких-то приемлемых пределах, либо нескачкообразно меняется в сторону усиления роли отдельных факторов. Такие условия могут создаваться на тех участках территории, которые условно называются зонами «относительного геоморфологического покоя», поскольку стагнация, покой рельефа способствует выявлению динамического потенциала некоторых компонентов ландшафта (вызреванию почв, формированию сукцессионных систем растительности и т. д.). При этом пространственно-временные параметры такого рода «окон возможностей» должны соответствовать характерному пространству-времени формирования сукцессионной системы определенного зонально-секторного (провинциального) типа. Для формирования и прохождения своего цикла развития отдельными стадиями первичных и вторичных сукцессий необходимо время, исчисляемое десятками лет. Характерное время парциальных сукцессионных систем (Малышев, 2005) уже исчисляется сотнями лет. Становление же всех конвергентных «креодов» развития (в данном случае вполне уместно использование понятия из арсенала биологии развития, предложенного К. Уоддингтоном (1970; см. также: Озернюк, 1992) и формирование узловых сообществ совокупных сукцессионных систем регионального уровня требует уже как минимум первых тысяч лет.

В процессе решения сложной задачи воссоздания долговременных динамических тенденций в растительном покрове, кроме непосредственных наблюдений и изучения опубликованных материалов и обобщений, весьма продуктивно может быть использован метод ситуационных (процессуальных) аналогий с анализом и сопоставлением всего мыслимого комплекса прямых и косвенных свидетельств за и против предварительных построений. Именно контекстуальность, «логика контекстов» характеризует в настоящее время системную методологию. Построение схем долговременной динамики растительных сообществ в русле концепции сукцессионных систем С. М. Разумовского для зон распространения многолетней мерзлоты (ММ) тесно связано с удачным выбором модельных территорий. В зонах сплошного распространения низкотемпературной ММ картина сукцессионной динамики растительных сообществ выглядит более очевидной, менее разнообразной, скрывающей определенные потенциальные тенденции во взаимодействии растительного покрова и ММ. Более полную картину можно выявить, изучая эти вопросы в зонах, где наряду со сплошной ММ широко представлены зоны островной, «вялой» мерзлоты. Именно широкий спектр пограничных состояний дает богатую пищу для динамических построений, позволяющих более глубоко понять долговременные тенденции развития растительного покрова, роль в них ММ и механизмы их возможной трансформации в случае глобальных изменений климата. На районном (секторном) уровне благодаря наличию широкого набора экотопических условий и растительных сообществ наиболее информативна природная ситуация в крупных межгорных котловинах. Именно исходя из этих соображений, в качестве модельной территории взята Верхнеангарская котловина (Северное Забайкалье), для днища которой, представляющего собой своеобразный «перевернутый» вариант плакора, построена общая схема сукцессионного развития растительных сообществ (Малышев, 2007).

Верхнеангарская котловина относится к большим межгорным впадинам Станового нагорья. Ее площадь составляет 3800 км^2, средняя высота днища — 540 м, средняя относительная высота бортов — 1950 м. Климат котловины характеризуется как резко континентальный. Среднегодовая температура воздуха –4.5–6.6°, сумма температур выше 10° — 1473–1547, среднегодовое количество осадков — 314–327 мм. Абсолютный минимум температуры воздуха — 56–57 °С, максимум — 36–37°С. Характерны температурные инверсии, определяющие значительные различия между котловиной, окружающими ее склонами и водораздельными частями хребтов. Высота снежного покрова в котловине невелика — в среднем за год 34–39 см (от 17 до 66 см).

Почвенный покров котловины подробно охарактеризован В. А. Кузьминым (1976 и др.). Здесь широко развиты подзолистые (под лиственничниками) и слабоподзолистые (под сосняками) почвы. В поймах и на низких аллювиальных равнинах значительное развитие получают мерзлотные, мерзлотные болотные, торфянистые и торфяно-глеевые, а также слоистые («невыработанные») почвы. Под разнотравно-вейниковыми лугами вокруг многочисленных озер, на низких надпойменных террасах формируются луговые мерз-

лотные почвы. В более благоприятных местоположениях на конусах выноса, древних террасах, днищах долин горных речек и ручьев распространены дерновые лесные почвы, местами подбуры.

Флора котловины представлена в работе М. М. Ивановой (1978), подробные характеристики преобладающих типов растительных сообществ приводятся в статье В. А. Поварницына (1937). Поймы в котловине заняты главным образом осоково-вейниковыми и разнотравно-злаковыми лугами, а при избыточном увлажнении — осоково-хвощовыми, осоковыми и пушицево-осоковыми болотами. Вдоль русел рек развиты леса из лиственницы (*Larix gmelinii [daurica]*), тополя (*Populus suaveolens*), ив, осины (*Populus tremula*), берез, ели (*Picea obovata*), чозении (*Chosenia arbutifolia*). Лиственничники разного типа занимают в котловине около 70 % лесопокрытой территории, сосняки (*Pinus silvestris*) — около 20 %. На высоких надпойменных террасах произрастают лиственничные и сосновые леса. Последние занимают наиболее дренированные и теплые территории на песчаных террасо-увалах. Подгорные шлейфы и склоны северной экспозиции покрыты в основном лиственничниками, южной экспозиции — сосняками. Верхние части склонов и выположенные участки хребтов заняты горными тундрами. Учитывая палеогеографические реконструкции, можно предполагать, что облик растительного покрова, близкий к современному, сформировался в последние 2–5 тыс. лет.

Верхнеангарская котловина входит в зону прерывистого распространения многолетнемерзлых пород (ММП). Горное обрамление характеризуется сплошным распространением ММП с большей ее мощностью и более низкими температурами (Некрасов, Климовский, 1978; и др.), тогда как днище котловины отличается значительными зонами отсутствия ММП, многочисленными таликами, меньшей мощностью и температурой мерзлых почвогрунтов, что вызывает их более высокую лабильность (так называемая «вялая мерзлота»). По нашим наблюдениям, особенно близкое залегание ММП и меньшая скорость и глубина протаивания наблюдается в горных тундрах (на высотах 1400 м и более), под лиственничниками на древних террасах и марями. Отсутствует многолетняя мерзлота под сосняками на склонах и террасах, а также под ельниками высокой поймы и смешанными лесами долин горных речек и подгорных шлейфов (см. также: Поварницын, 1937). Учитывая возможность очень глубокого зимнего промерзания почвогрунтов (до 4–6 м), в некоторых местоположениях могут формироваться перелетки.

Основными факторами долговременно́й динамики растительного покрова высоких пойм, надпойменных террас и выположенных частей конусов выноса в Верхнеангарской котловине являются взаимоотношения древесного полога, мохового покрова и многолетней мерзлоты. К такому выводу склоняют как наблюдения на продольных и поперечных профилях речных долин, анализ физико-географических публикаций по району, так и опыт изучения ситуаций-аналогов, описанных для иных регионов (Уткин, 1965; Тыртиков, 1969; Поздняков, 1986; Петелин, 1990; Зимов, Чупрынин, 1992; Леса…, 1997; Лесные…, 2002; и др.). Переход с течением времени эдификаторной роли к моховому покрову ведет к усилению средообразующей роли многолетней мерзлоты и постепенному угнетению древесного яруса. Применительно к растительным сообществам обсуждаемых участков котловины это приводит к смене лиственничников субоптимального развития, ельников, смешанных, а отчасти и сосновых лесов лиственничниками ограниченного и редуцированного развития, которые по истечении достаточно длительных промежутков времени часто переходят в мари (Малышев, 2005, 2007). Последние являются «узловыми» сообществами (своего рода суперклимаксом). Именно низкобонитетные сфагновые лиственничники, которые занимали в первой трети XX в. в котловине около 60 тыс. га (15–20 % площади под лиственничными лесами), В. А. Поварницын (1937) считал «заключительной ассоциацией».

Несмотря на определенное противоречие со сложившейся понятийной базой, для обозначения привычных сукцессионных серий было предложено наименование «парциальные сукцессионные системы», для всей сукцессионной системы — «совокупная сукцессионная система», а для финального сообщества — «узловое сообщество» и «суперклимакс» (Малышев, 2005, 2007). В содержательном плане последние представляют собой узел в контексте представлений об аттракторах в нелинейной динамике систем (как притягивающих точек в рамках набора центростремительных траекторий развития сообществ). В этом же смысле справедливо наименование суперклимакс, поскольку в данном случае оно используется для обозначения финальных стадий долговременного развития растительных сообществ, имеющих надставочную природу по отношению к парциальным климаксам.

В пользу предложенной схемы можно привести целый ряд косвенных данных, в совокупности увеличивающих её аргументированность. Среди них признаки относительной кратковременности существования ельников (положение в ландшафтах, монотонность и однородность древостоя и т. д.), филоценогенетической эфемерности сосняков (их мнимокоренная природа по В. С. Михееву (Байкал, 1993) и определенной неустойчивости лиственничников как самодостаточного ценоза (тенденции к формированию их по сценарию режима ограниченного и даже редуцированного развития) (подробнее см.: Малышев, 2007).

Приведенная схема, разумеется, несет в себе элементы гипотетичности, иллюстрирует лишь преобладающие смены с участием основных лесообразующих пород и не может быть приложимой ко всем участкам территории днища котловины. Очевидно, что для реализации глубоких трансформаций растительных сообществ необходимы весьма значительные промежутки времени, длительность которых, однако, не следует и переоценивать.

Анализ проблемы долговременной динамики растительных сообществ выявляет неполноту в относительно устоявшихся схемах экологических сукцессий. В них не предусмотрен механизм включения в сложившийся средовой факторный комплекс некоторых новых факторов с последующим его передоминированием, что вызывает по сути «сукцессию-2», что справедливо применительно к обширным зонам распространения многолетней мерзлоты. В обобщающих публикациях такие аспекты часто не акцентированы. Схемы и механизмы сукцессий прорисовываются, исходя из неявного допущения, что в процессе сукцессионного развития растительных сообществ средовой факторный комплекс не претерпевает перестроек, по сути, эндогенного плана. Это и позволяет сделать вывод о неполноте существующих схем в концепции экологических сукцессий, во всяком случае, применительно к обширным зонам распространения многолетней мерзлоты. На этом в свое время акцентировал внимание и Д. А. Петелин (1990) на примере первичных сукцессий растительных сообществ долин горных рек хребта Тукурингра. При этом весьма важно, что обозначенные тенденции в полной мере не соответствуют характерным чертам ни первичных, ни вторичных сукцессий. Необходимость внесения корректив с геосистемных позиций в такие схемы представляется совершенно очевидной.

Вскрытие предыстории формирования растительных сообществ, их динамической и ценогенетической связности обеспечивает более развитое понимание современной ситуации и дает основания для более уверенного прогноза развития растительного покрова. Это особенно касается прогнозирования последствий для бореальных лесов глобальных изменений климата, которые способны инициировать как «развал» сукцессионных систем и формирование новых креодов развития растительных сообществ, так и усиление описываемых здесь тенденций (Малышев, 2007). Своевременное прогнозирование такого рода изменений, выявление их региональной специфики представляет значительный фундаментальный и прикладной интерес.

«Попустительство отбора» (Мейен, 1987) имеет вполне явное выражение в формировании сукцессионных систем. Это приводит в благоприятных условиях (одним из которых является достаточное время формирования) к расширению спектра исходных и промежуточных растительных сообществ, а также к появлению узловых сообществ, часто выходящих за классификационные рамки, типологическую систему подчиненных сообществ. Судя по определениям мари, отраженным в специальных словарях, они имеют промежуточный характер, свидетельствующий об определенной недовыработанности и, тем самым, их относительной филоценогенетической молодости. В пользу этого вывода свидетельствует их комплексность, отсутствие специфических фаунистических сообществ и уязвимость к антропогенным воздействиям, а также то, что можно именовать ценопассионарностью — повышенной «агрессивностью» в процессе завоевания новых территорий или возврата ранее занятых ими после антропогенных нарушений.

Межгорные котловины Северного Забайкалья отличаются повышенным разнообразием экотопических условий, поэтому для многих северотаежных районов подобные схемы сукцессий могут выглядеть гораздо проще, и в условиях сложнорасчлененного рельефа в сукцессионно-системном виде может быть представлена лишь некоторая часть площади, занятой растительным покровом, причем в ряде районов такие площади могут быть весьма небольшими. Принципиальная же структура динамических трендов может быть очень похожей, различаясь в деталях. В общей направленности развития ландшафтов разных районов распространения ММ наблюдается конвергенция — нарастание мохового покрова, переход к доминированию сфагновых мхов, появление многолетнемерзлого водоупора, ограничивающего корнеобитаемый слой и меняющего характеристики тепловлагообеспеченности почвогрунтов. Характеристика же растительных сообществ сукцессионных рядов в разных районах и местоположениях в части видовой спецификации, набора парциальных сукцессий и облика узловых сообществ может существенно различаться.

Для длительного самоподдержания совокупных сукцессионных систем необходима основа в виде некоторого разнообразия парциальных сукцессионных систем. Некоторые же из них, унаследованные от предыдущих эпох, постепенно переходя в русло развития в направлении узловых сообществ, могут сокращать свою площадную представленность вплоть до полного исчезновения. В ряде случаев развитие совокупной сукцессионной системы может приводить к сокращению её «питательной среды». Поэтому тенденция к вырожденности может быть признана характерной чертой эволюции сукцессионных систем такого типа.

Концепция сукцессионных систем в настоящее время становится точкой роста в изучении динамики растительного покрова. Динамические построения необходимы для решения широкого круга фундаментальных и прикладных проблем. Вскрытие тенденций, формирование общих схем долговременного развития растительного покрова природных районов в перспективе может значительно усилить эвристический потенциал методов изучения прошлой, оценки настоящей и прогнозирования будущей динамики природных систем. Все это склоняет к тому, чтобы ставить вопрос о необходимости разработки и реализации специальной программы, направленной на изучение описанного феномена на выделенных для этого репрезентативных природных полигонах в целях создания обобщающих схем долговременной динамики растительных сообществ различных районов бореальной зоны.

Список литературы

Байкал: Атлас. 1993. М. 160 с. — *Дымина Г. Д.* 2010. Классификация, динамика и онтогенез фитоценозов (на примере регионов Сибири). Новосибирск. 213 с. — *Жерихин В. В.* Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М. 2003. 542 с. — *Зимов С. А., Чупрынин В. И.* 1992. Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование. М. 160 с. — *Иванова М. М.* 1978. Флора Верхнеангарской котловины // Флора Прибайкалья. Новосибирск. С. 174–242. — *Крауклис А. А.* 1979. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск. 233 с. — *Кузьмин В. А.* 1976. Почвы котловин байкальского типа. Иркутск. 144 с. — *Кучеров И. Б.* 1995. Сукцессионная система растительности и методы ее изучения. Проблема сукцессионного статуса вида // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: Принципы и методы. СПб. С. 115–135. — *Леса* Красноярского Заполярья. 1997. Новосибирск. 208 с. — *Лесные* экосистемы Енисейского меридиана. 2002. Новосибирск. 356 с. — *Малышев Ю. С.* 2005. Многолетняя мерзлота как фактор детерминации структуры и продуктивности растительного покрова бореальной зоны // Матер. третьей конф. геокриологов России. Т. 2. М. С. 276–282. — *Малышев Ю. С.* 2007. Теоретические и методические основы изучения долговременных тенденций развития растительных сообществ. Долговременные сукцессии таежных растительных сообществ // Географические исследования Сибири: В 5 т. Т. 2. Ландшафтообразующие процессы / Отв. ред. В. Б. Выркин, Е. Г. Нечаева. Новосибирск. С. 24–34, 90–112. — *Мейен С. В.* 1987. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. Т. 48. № 3. С. 291–309. — *Некрасов И. А., Климовский И. В.* 1978. Вечная мерзлота зоны БАМ. Новосибирск. 120 с. — *Озернюк Н. Д.* 1992. Механизмы адаптаций. М. 272 с. — *Петелин Д. А.* 1990. Основные направления первичных сукцессий в долинах горных рек хребта Тукурингра // Экологическая ординация и сообщества. М. С. 183–196. — *Поварницын В. А.* 1937. Почвы и растительность бассейна реки Верхней Ангары // Бурят-Монголия (почвенно-ботанический, лесоводственный и охотоведческий очерки Северо-Байкальского района). М.; Л. С. 7–132. — *Поздняков Л. К.* 1986. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск. 192 с. — *Разумовский С. М.* 1981. Закономерности динамики биоценозов. М. 231 с. — *Сочава В. Б.* 1968. Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Вып. 20. Иркутск. С. 12–22. — *Сочава В. Б.* 1972. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. Л. С. 3–18. — *Сочава В. Б.* 1978. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск. 320 с. — *Тыртиков А. П.* 1969. Влияние растительного покрова на промерзание и протаивание грунтов. М. 192 с. — *Уоддингтон К. Х.* 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены. М. С. 11–38. — *Уткин А. И.* 1965. Леса Центральной Якутии. М. 208 с.

ДИНАМИКА ЗАПОВЕДНЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРА РУССКОЙ РАВНИНЫ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

А. А. Маслов

Институт лесоведения РАН
143030, Московская обл., п/о Успенское, ул. Советская, 21. E-mail: am-pyrola@mail.ru

Ключевые слова: *сукцессии, изменение климата, природная динамика.*

Вопрос о естественной динамике условно-коренных лесов центра Русской равнины до сих пор остается одним из самых дискуссионных в геоботанической и лесной литературе последних десятилетий (Рысин, 2009). Особую актуальность этот вопрос приобретает в условиях изменения климата конца XX – начала XXI в.

На протяжении 30 лет в заповедных лесных участках Московской области на постоянных пробных площадях ведется работа по мониторингу природной динамики растительности (Маслов, 2009). Разработанная база данных по динамике древостоев, подроста, подлеска и нижних ярусов обновляется с частотой 1–5 лет. Достоверность выявления сукцессионных трендов обеспечивается большими размерами выборки.

Анализ накопленных многолетних данных позволяет нам дать предварительные ответы на следующие вопросы. 1) В чем заключаются характерные изменения климата региона последних десятилетий? 2) Где (в каких типах леса) мы наиболее ярко наблюдаем ответный отклик растительности на изменение климата? 3) Как меняются в ходе сукцессий видовой состав и структура сообществ?

Автогенные смены в составе древостоев. Соотношение древесных пород в ходе природной динамики заповедных лесных сообществ медленно изменяется в пользу позднесукцессионных видов. В условиях центра Русской равнины к таким видам относятся ель (в более бедных) и липа (в самых богатых) условиях экотопа. Сосна в сосняках и ельниках бореального типа повсеместно представлена популяциями регрессивного типа, подрост отсутствует, однако низкие величины отпада обусловливают высокую устойчивость и длительно производный характер сосняков (рис. 1). Ель в сосняках бореального типа имеет инвазионный тип популяций, переходящий в нормальный тип. Успешность возобновления ели в бореальных сосняках и ельниках во многом определяется крайне низкой величиной отпада деревьев.

Изменения климата. Характерной особенностью климата центра Русской равнины являлись периодически повторяющиеся (примерно раз в 10 лет) экстремальные зимы. В результате экстремальных зим происходила масштабная гибель деревьев ясеня, клена, а также лещины.

Во второй половине XX в. экстремальные зимы случались все реже и реже. Последняя такая зима «с морозом за –40°» наблюдалась в 1978/79 г. Таким образом, в европейской части России наблюдается потепление климата, особенно сильное с конца 1980-х гг. (Груза, Ранькова, 2001). Одновременно с существенным увеличением безморозного периода (на 39 дней с 1948 по 1998 г.) наблюдается увеличение общего количества осадков.

«Чувствительность» типов леса. Изученные лесные сообщества располагаются в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Наиболее существенные изменения видового состава и структуры фитоценозов обнаружены в группе кисличных типов леса, где изначально в составе сообществ были представлены группы бореальных, субнеморальных и неморальных видов, наблюдалось максимальное видовое разнообразие и наименьшая концентрация доминирования (Маслов, 1998). Потепление климата, отсутствие экстремальных зим благоприятствуют неморальным компонентам сообществ по сравнению с бореальными. Не обнаружено явных сукцессионных трендов в зональном сообществе неморального липо-ельника волосистоосокового. В бореальных (черничных, чернично-сфагновых) типах леса растительность реагирует только на увеличение количества осадков, что проявляется в росте сфагнумов и других влаголюбивых видов.

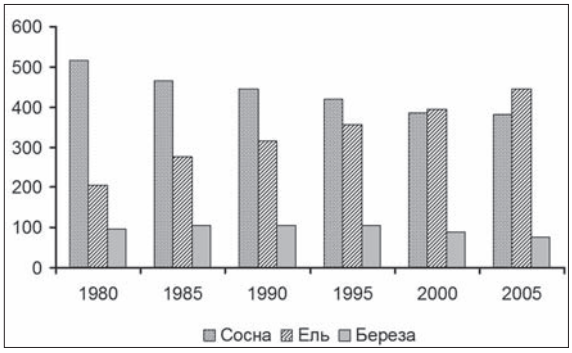


Рис. 1. Динамика числа стволов на 1 га в сосняке-черничнике.

По вертикальной оси — число стволов, шт.; по горизонтальной оси — годы.

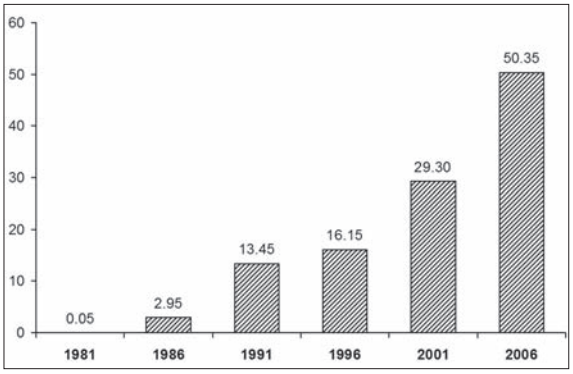


Рис. 2. Динамика корневой встречаемости (%) зеленчука (*Galeobdolon luteum*) в условно-коренном 100-летнем ельнике-кисличнике (количество учетных площадок N = 2000).

По вертикальной оси — встречаемость, %; по горизонтальной оси — годы.

Изменения видового состава и структуры сообществ. В субнеморальных (неморально-кисличных) еловых лесах отчетливая реакция растительности на изменения климата проявляется в разрастании и формировании сплошного яруса из лещины. Одновременно с формированием яруса из лещины в кисличных типах леса появляется подрост клена. В нижних ярусах кисличных типов леса уменьшается роль видов олиготрофной группы черники-брусники, но возрастает роль видов евтрофной группы копытня и папоротников. Так, зеленчук (*Galeobdolon luteum*) за 25 лет наблюдений из единично представленного вида превратился в доминирующий вид ельника-кисличника, достигнув встречаемости 50 % (рис. 2). Увеличивают свое участие в кисличных ельниках и такие неморальные виды, как цирцея (*Circaea alpina*) и медуница (*Pulmonaria obscura*). В результате сукцессии возрастает богатство почвы доступным азотом, что было показано с помощью индикации по шкалам Элленберга.

В типично бореальных сообществах сосняков и ельников чернично-зеленомошной, чернично-сфагновой групп типов леса обнаружен процесс медленного (но постоянного и статистически достоверного) увеличения роли сфагновых мхов. Так, в сосняке-долгомошнике число площадок, занятых сфагнумом (*Sphagnum fallax* и *S. girgensohnii*), за 25 лет увеличилось вдвое — с 38 до 76 %. Увеличилась также встречаемость *Aulacomnium palustre* и осоки шаровидной (*Carex globularis*). В сосняке-черничнике встречаемость *Sphagnum girgensohnii* возросла с 3.7 до 8.3 %; увеличилась роль сфагнумов в ельнике-черничнике и ельнике чернично-сфагновом.

О том, что условия современного климата благоприятствуют процессам заболачивания, свидетельствует пример сосняка лишайниково-зеленомошного (Маслов, 2002). Здесь, наряду со снижением роли лишайников, увеличением роли брусники, черники (*Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus*), мы наблюдаем процессы первичного поселения сфагнума (*S. girgensohnii*). Появление латок сфагнума, их постепенное разрастание зафиксировано на постоянных трансектах не в понижениях микрорельефа, а на пологих вершинах, частично ранее покрытых лишайниками.

Таким образом, в условиях центра Русской равнины в природных лесах на заповедных территориях продолжаются автогенные и климатические сукцессии. Следствием климатических изменений является процесс неморализации в нижних ярусах и увеличение численности широколиственных древесных видов в подлеске и подросте. Современный климат в центре Русской равнины благоприятствует процессам мезофитизации, неморализации и заболачивания, несмотря на засухи 1999 и 2002 гг. и относительно суровую зиму 2005/2006 гг.

Работа частично поддержана грантом Президента РФ для государственной поддержки ведущих научных школ РФ НШ-6959.2010.4.

Список литературы

Груза Г. В., Ранькова Э. Я. 2001. Изменение климатических условий европейской части России во второй половине XX века // Влияние изменения климата на экосистемы. М. С. I. 9–I. 16. — *Маслов А. А.* 1998. Динамика фитоценоэкологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра Русской равнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. № 2. С. 34–43. — *Маслов А. А.* 2002. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном // Лесоведение. № 2. С. 23–29. — *Маслов А. А.* 2009. Мониторинг эталонных лесных экосистем в заповедных лесных участках // Мониторинг природного наследия. М. С. 21–37. — *Рысин Л. П.* 2009. Сукцессионные процессы в лесах центральной части Русской равнины // Успехи современной биологии. Т. 129. № 6. С. 578–587.

СУКЦЕССИИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ НА ПОБЕРЕЖЬЕ И ОСТРОВАХ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Г. В. Матяшенко

Учреждение РАН Институт геохимии им. А. П. Виноградова СО РАН
664033, Иркутск, ул. Фаворского, 1. E-mail: mag@igc.irk.ru

Ключевые слова: *сукцессии первичные и вторичные, озеро Байкал.*

Озеро Байкал, включенное в Список мирового наследия ЮНЕСКО, расположено почти в центре Азии, занимает площадь 31500 кв. км, имеет береговую линию около 2000 км и 30 коренных и больше десятка намывных островов. Естественные процессы (изменение климата, сход селей) и мощное влияние деятельности человека (атмосферное загрязнение, частые пожары, рубки, выпас, рекреационное использование, горнодобывающая промышленность) вызывают значительные изменения в растительном покрове на побережье и островах оз. Байкал. Здесь наблюдаются первичные и вторичные сукцессии растительного покрова.

Первичные сукцессии — часть общего процесса динамики растительности. К ним относятся смены, протекающие на первично обнаженном субстрате.

На побережье Байкала имеются участки растительного покрова, нарушенные карьерными выработками, селями и оползнями. Так, восстановление растительного покрова на заброшенной в 1959 г. карьерной выработке на берегу Байкала вдоль Кругобайкальской железной дороги идет двумя путями. У подножья склона (уклон до 3º) к настоящему времени сформировался молодой, 45-летний сосновый лес с редким травяным покровом, без выраженного подлеска.

На крутой части склона (30–40º), где продолжаются эрозионные процессы и происходит постоянная подвижка субстрата, формируются пионерные травяно-кустарничковые сообщества с единичными экземплярами подроста сосны обыкновенной. Процессы восстановления растительности здесь очень замедлены и займут длительный срок, поэтому желательно проводить рекультивационные работы для закрепления склонов и придания эстетичного вида этим территориям.

Северный макросклон хр. Хамар-Дабан (2350 м над ур. м.) характеризуется высокой селеактивностью и селеопасностью. Район между реками Слюдянка и Мысовая — наиболее увлажненный участок побережья озера Байкал. Годовое количество осадков — до 1000 мм, а в отдельные годы и выше, особенно в гольцах. Селевые потоки зарождаются высоко в горах и ниже обильно пополняются рыхлыми песчано-глинистыми и грубообломочными продуктами разрушения, вынесенными со склонов. При экстремальных ливнях в этом районе возникают грязекаменные потоки. Последние катастрофические сели сошли во второй половине июля 1971 г. Они образовались на большей, чем прежде, территории (Агафонов, 1975). Они сошли не только по долинам рек, логам, но и на ровных участках крутых склонов. Сели обладают большой разрушительной силой. Растительный и почвенный покров при сходе селевых потоков уничтожается полностью.

Тополевые леса приурочены к долинам рек, впадающих в оз. Байкал, образуют узкие ленты среди темнохвойной тайги (Епова, 1962; Дутина, 1969). Длительное существование их обусловлено эдафическими условиями, к которым тополь душистый хорошо приспособлен, периодически сходящими селями, меняющимся руслом рек.

Характерной особенностью первичных сукцессий является длительность их протекания. В данном случае смена сообществ последовательных стадий сукцессионного ряда произошла за довольно короткий срок и охвачена нашими наблюдениями. Хотя последняя стадия еще не достигла климаксового состояния. На это потребуется более длительный срок. Первоначальное выделение стадий сукцессионного ряда на селях осуществлялось подбором серийных сообществ на различных участках. Одновременно для стационарных исследований был выбран ключ Голанский, на котором была полностью уничтожена растительность и почвенный покров. На выходе днище достигало ширины 100 м, а вглубь хребта простиралось до 3 км. Начиная с 1973 г. сукцессионные процессы изучались прямым методом, т. е. отмечалась смена растительных сообществ во времени. Эта смена имела 4 основных стадии: 1 — пионерные (открытые) группировки, 2 —

травяно-кустарниковая, 3 — ольховая (душекиевая), 4 — тополевый лес. Рассмотренный сукцессионный ряд является обобщенной генеральной схемой формирования растительности на селях района.

1. Пионерные (открытые) группировки. Исследования проведены в 1973 и 1974 гг. Было заложено и закартировано 4 фиксированных поперечных профиля и серия постоянных пробных площадей. Так как исследования были начаты через год после схода селевого потока, то за счет обсеменения с окружающих территорий уже появились группировки растений, включающие до 15 видов в разных комбинациях: *Calamagrostis langsdorffii* Link, *Poa sibirica* Roshev, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Erigeron politus* Fries, *Equisetum palustre* L. Уже встречались 1–2-летние сеянцы и всходы кустарников: *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Salix rorida* Laksch., *Ribes nigrum* L., *Rubus sachalinensis* Level. и древесных пород: *Populus suaveolens* Fisher, *Betula platyphylla* Sukaczev. Мохообразные представлены *Marchantia polymorpha*, *Polytrichum commune* и др.

2. Травяно-кустарниковая стадия. Описания проведены 25 августа 1977 г. Видовой состав растительной группировки более разнообразен и относится к нескольким жизненным формам. В травяном покрове доминируют злаки: *Calamagrostis langsdorffii*, *C. obtusata* Trin., *C. epigeios* (L.) Roth, *Milium effusum* L., *Melica nutans* L., *Poa sibirica*. В разнотравье продолжают произрастать спонтанные виды, но появились лесные виды: *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Gymnocarpium dryopteria* (L.) Newm. Проективное покрытие — 30–40 %, местами ниже. В кустарниковом ярусе появилась *Salix caprea* L. Сомкнутость 0.4–0.6. Высота душекии 1–2 м, тополя — 2.0–2.5 м. Моховой покров не выражен. Продолжают появляться всходы тополя, березы, душекии, ивы.

3. Ольховая (душекиевая) стадия. Описание проведено 16 августа 1990 г. Доминирующая роль душекии с сомкнутостью крон до 80–90 % сказывается на составе и структуре этих сообществ. Сильное затенение и образование на субстрате покрова из слабо разлагающихся листьев привели к практически полному вытеснению травянистого покрова (проективное покрытие до 5 %) и препятствуют прорастанию семян. Кроме ивы, другие кустарники угнетены или выпали из сообщества. Высота душекии 6 м, диаметр стволов 5–7 см, и их может быть до 100 шт. на 1 м^2. Тополь уже набрал силу. Его возраст 15–17 лет, диаметр стволов до 15 см, высота 10 м.

4. Заключительная стадия — тополевый лес. Описание сделано 20 августа 2009 г. Практически сформированное растительное сообщество с явно выраженной структурой и видовым составом: разнотравно-душекиевый тополевый лес. Возраст лесообразующей породы — 24–26 лет, диаметр стволов — 18 см, высота — 14–16 м, сомкнутость крон — 0.6. На площадке 4×4 м — 8 деревьев. В травяном покрове — 14 видов. Моховой покров не выражен.

В некоторых местах побережья озера и на о-ве Ольхон встречаются эоловые пески. На песчаных дюнах на о-ве Ольхон первичное формирование растительности начинается с открытых группировок. Однако пионеры-однолетники, преимущественно верблюдки, не являются началом сукцессии, так как мощный процесс перевевания песка идет постоянно, и такие поверхности неустойчивы и часто меняются (Wiedevann et al., 1982). Устойчивый покров слагается видами, переносящими засыпание песком, способными формировать придаточные корни, образуя своеобразные ярусы на разной глубине: *Carex sabulosa* Turcz. ex Kunth, *Festuca rubra* subsp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvelev, *Bromopsis korotkiji* (Drobov) Holub. По мере прекращения подвижности дюн начинает увеличиваться количество видов, появляются многолетники со значительным проективным покрытием: *Oxytropis lanata* (Pall.) DC., *Chamaerhodos grandiflora* (Pall. ex Schult.) Bunge, *Silene jeniseensis* Willd. s.str., *Astragalus olchonensis* Gontsch. Покров из этих растений приостанавливает перевевание песка, и на следующей стадии идет формирование сообществ с доминированием *Thymus baicalensis* Serg. В состав сообществ также входят *Rheum rhabarbarum* L., *Scrophularia incisa* Weinm., *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol., *Aconogonon angustifolium* (Pall.) Hara. На придельтовых песчаных островах, часто подтопляемых, становление растительного покрова идет за счет других видов. На самом большом о-ве Ярки, длиной около 13 км, существующим много веков, до сих пор не сформировался сплошной покров из-за постоянного развевания песка и частого подтопления низкой его части.

В данный исторический период наибольшее влияние на растительный покров побережья и островов Байкала оказывают не природно-экологические, а антропогенные факторы. Поэтому повсеместно по разным причинам происходят вторичные сукцессии. При вторичных сукцессиях почвенный покров часто сохраняется, а иногда остаются и зачатки растений, что ускоряет процесс формирования растительных сообществ. Восстановление идет только за счет естественных процессов.

Лесная растительность в большей степени повреждена пожарами и рубками. Светлохвойные леса при благоприятных условиях восстанавливаются по схеме: разнотравье, производные березовые и, реже, осиновые леса. При восстановлении темнохвойных лесов на побережье озера после пожаров прослеживается ряд: разнотравье, часто с господством иван-чая, березы, кедр. Только спустя некоторое время единично появляются всходы ели и пихты. Продолжительность сукцессии соответствует предельному возрасту лесообразующей породы. Этот срок часто увеличивается из-за повторных пожаров, уничтожающих подрост.

Атмосферные выбросы предприятий также вызывают динамические процессы в растительном покрове. С 1965 г. в центральной части хр. Хамар-Дабан на побережье Байкала появился целлюлозно-бумажный

комбинат (БЦБК), который явился мощным фактором, влияющим на растительный покров огромной территории. В первую очередь подвергаются воздействию атмосферных выбросов БЦБК ценозообразователи — древесные породы. Сильно страдает сибирский кедр (*Pinus sibirica* Du Tour), отмечается сильное поражение молодой хвои (ожоги), приводящее к ее гибели и преждевременному опаду. У молодых кедров формируется рыхлая древесина, и деревья становятся недолговечными. Химические элементы атмосферных выбросов вовлекаются в жизненные процессы растений, накапливаются в вегетативных и генеративных органах (Белоголова и др., 2000).

Перспективным направлением рационального использования природных комплексов водоемов является организация отдыха и туризма на их побережье, т. е. рекреационное использование. Одним из достопримечательных мест на Байкале, использующимся в этих целях, является бухта Песчаная. Это грандиозное творение природы. Полукруг бухты, протяженностью более километра, с чудесным пляжем, ограничен двумя скалами — Малая Колокольня с юга и Большая Колокольня с севера. Это одно из излюбленных мест отдыха, известное по всей России и за рубежом. Господствующей ассоциацией в районе бухты является остепненный разнотравный сосновый лес с примесью лиственницы, березы и кедра. Рассчитанная нами допустимая норма использования этой территории составляет 1–2 чел/га, в действительности нагрузка составляет 27–33 чел/га.

Неумеренная рекреационная нагрузка ведет к усиленной девастации (вытаптыванию), происходит деградация растительного покрова, а в некоторых местах его полное уничтожение. Особенно страдает травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы, разрушается почвенный покров. Наблюдениями на постоянном геоботаническом профиле отмечается постоянное расширение полосы вдоль берега, оцениваемой как пятая стадия дигрессии, при которой восстановление растительности становится невозможным или потребует огромных затрат и длительного времени. При рекреационном использовании прибрежных лесов необходимо проводить обустройство территории, так как проведенные опыты по ротации участков показали, что начавшийся процесс восстановления растительного покрова за десятилетие, при повторном использовании уничтожается полностью за сезон

Степи, или их фрагменты, на побережье и островах близки к забайкальским степям дауро-монгольского типа. Чаще встречаются разнотравно-житняковые степи. Значительное распространение имеют ковыльные, низкоразнотравные, холоднополынные. Фрагментарно, на небольших площадях, представлены алтайскоовсецовые и тонконоговые сообщества, а также их петрофитные варианты. Эти степи находятся на крайней западной границе ареала забайкальских степей, поэтому представляют значительный научный интерес.

Наибольшее распространение степи имеют на о-ве Ольхон, самом большом острове Байкала. Он является одним из замечательных и своеобразных уголков озера. Его длина 72 км, ширина 10–15 км, площадь 730 кв. км. Рельеф острова гористый, высшая его точка — гора Жима (1297 м над ур. м.). Это самое сухое место во всем Прибайкалье. Годовое количество осадков не превышает 200 мм, что, в сочетании с сильными северо-западными ветрами, определяет на острове полупустынный ландшафт. На острове лес и степь разделяют между собой господство. В северо-западной части остров покрыт горными степями, а с противоположной стороны — южной тайгой. Степная растительность острова используется как естественные пастбища и при неумеренном выпасе деградирует, замещается холоднополынными сообществами. Изменение растительного покрова при длительном использовании бывает столь значительным, что часто приобретает необратимый процесс.

Распаханные участки степей восстанавливаются после прекращения пахоты. Сначала формируются пионерные группировки со спонтанным набором видов, в том числе и сорных (Никитин, 1983). Затем, со 2–3-го года появляются виды, свойственные окружающей растительности. Первые этапы формирования ценозов идут быстро, затем процесс сильно замедляется. Даже заброшенные столетие назад участки вспаханной степи по видовому составу еще до сих пор отличаются от коренной растительности, хотя визуально выделить их сейчас бывает трудно, но они очень легко определяются по аэрофотоснимкам и почвенным разрезам.

Небольшие площади занимают остепненные разнотравно-злаковые луга, фрагментарно встречаются разнотравно-вейниковые луга. Особо следует отметить антропогенную трансформацию луговых фитоценозов (утугов). Издавна их огораживали для защиты от скота, вносили постоянно удобрения в виде навоза, проводили снегозадержание. Это способствовало внедрению степных видов, которые в более благоприятных для них условиях вытесняют луговые виды.

На изолированном участке суши, о-ве Ольхон, за счет интенсивной многовековой деятельности человека произошли значительные изменения в растительном покрове. Многие синантропные виды проникли на остров давно, внедрившись в естественные фитоценозы или образуя деградированные группировки. Синантропизация растительного покрова приводит к обеднению флористического состава, усилению позиции апофитов и антропофитов, снижению продуктивности и стабильности.

Многовековая хозяйственная деятельность человека способствовала внедрению в состав растительных сообществ синантропных видов растений (Горчаковский, 1999). За счет распашки, сенокошения и выпаса, ввоза на остров семян и сена с других территорий произошла замена естественных коренных растител-

ных сообществ производными и синантропными (Тихомиров, 1927, 1930; Шурова, Матяшенко, 1985). Это привело к обеднению их флористического состава, уменьшению разнообразия, упрощению структуры, снижению продуктивности и стабильности.

Исследованы участки, прилегающие к населенным пунктам и приуроченные к нарушенным сообществам соснового леса с высокой степенью девастации. Выявлено 33 вида травянистых растений, из которых 11 — антропофиты, 3 — апофиты. На участках с менее выраженной девастацией, переходящих в сосновый лес, обнаружено 50 видов, из них 12 анторопофитов и 6 апофитов. На границе населенных пунктов и во дворах с нарушенным почвенным покровом, состоящем из суглинка, встречается 29 видов, включающих наибольшее количество антропофитов — 21, апофитов — 6.

Для о-ва Ольхон апофитами являются *Potentilla bifurca* L., *Stellaria dichotoma* L., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Arabis pendula* L., *Thermopsis lanceolata* R. Br., *Geranium sibiricum* L., *Linaria buriatica* Turcz. ex Ledeb., *Panzeria lanata* (L.) Bunge, *Artemisia palustris* L. Однако в населенных пунктах не выявлено американских сорных видов *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter ex Britton и *Hordeum jubatum* L. С огородными культурами, которыми на острове начали заниматься в позапрошлом веке, проникли такие кенофиты как *Sinapis arvensis* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Erodium cicutarium* (L.) L'Herit, *Polygonum convolvulus* L., *Potentilla norvegica* L., *P. supina* L. Антропофиты, занесенные на о-в Ольхон давно, можно считать археофитами, к ним относятся *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Urtica cannabina* L., *U. dioica* L., *Rumex acetosella* L., *Polygonum aviculare* L., *Chenopodium album* L. и др.

Растительный покров о-ва Ольхон в настоящее время испытывает очень сильную антропогенную нагрузку, приводящую к трансформации и деградации отдельных фитоценозов. На острове отмечено около 400 видов сосудистых растений. Среди них встречаются интересные растения-реликты арктоальпийской флоры, сохранившиеся с ледникового периода: *Dryas oxyodonta* Juz., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Oxytropis tragacanthoides* Fisch., *O. trihpylla* (Pall.) Pers. На литорали растет третичный реликт *Raniospermum subvillosum* Lehm. На острове в составе фитоценозов, особенно на каменистых местообитаниях, отмечен целый ряд эндемичных видов: *Astragalus olchonensis* Gontsch., *Corydalis impatiens* (Pall.) Fisch., *Erigeron baicalensis* Botsch., *Oxytropis peschkovae* M. Pop., *O. popoviana* Peschkova, *Taraxacum baicalense* Schischk. В наиболее увлажненном месте острова на северо-западном склоне горы Жима находится реликтовый ельник. Все эти виды приурочены к определенным растительным сообществам, и сохранить их можно, только если эти сообщества будут сохранены. Для этого необходимо организовать постоянный мониторинг и выделить заповедные зоны в пределах Прибайкальского природного национального парка.

Список литературы

Агафонов Б. П. 1975. Сели в Байкальской впадине (типизация, распространение, прогноз и влияние на Байкал) // Водные ресурсы. № 3. С. 95–109. — *Белоголова Г. А., МатяшенкоГ. В., Зарипов Р. Х.* 2000. Биогеохимическая характеристика природных и техногенных экосистем Южного Прибайкалья // Экология. № 4. С. 263–269. — *Горчаковский П. Л.* 1999. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург. 156 с. — *Дутина О. П.* 1969. Динамика ассоциаций тополевых лесов в бассейне рек юго-восточного побережья озера Байкал. // Изв. Биолого-географич. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те. Иркутск. Том 21. С. 341–350. — *Епова Н. А.* 1962. К характеристике тополевых лесов (*Populus suaveolens* Fisch.) юго-восточного побережья озера Байкал // Изв. Восточно-Сибирского отд. Геогр. о-ва СССР. Иркутск. Т. 60. С. 39–55. — *Никитин В. В.* 1983. Сорные растения флоры СССР. Л. 454 с. — *Тихомиров Н. К.* 1927. Очерк растительности острова Ольхона на озере Байкал// Труды Комиссии по изучению озера Байкал. Л. Т. 2. С. 1–57. — *Тихомиров Н. К.* 1930. Флора острова Ольхона на Байкале // Труды Комиссии по изучению озера Байкал. Л. Т. 3. С. 1–48. — *Шурова Е. А., Матяшенко Г. В.* 1985. Сорные растения острова Ольхон// Человек и ландшафты Влияние человека на растительный покров и первичную продуктивность экосистем (Информационные материалы). Свердловск. С. 35. — *Wiedemann M. A., Dennis J. La Rea, Smith H. F.* 1982. Plants of the Oregon coastal dunes. 3-rd ed. Corvallis. 117 p.

СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ПРИОЗЕРНЫХ БОЛОТАХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

В. Л. Миронов

Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: vict.mironoff@yandex.ru

Ключевые слова: *приозерные болота, сапропель, сукцессии, уровень болотно-грунтовых вод, уровенная динамика.*

Экосистемы приозерных болот в Карелии начали активно формироваться в бореальный период голоцена примерно 8–9 тыс. лет назад (Елина и др., 2000). В большинстве случаев они представляют собой дериваты озер и развиваются в результате постепенного зарастания и заболачивания мелководий. История их развития поэтапно отображена в стратиграфии органогенных отложений, которые представлены торфом и сапропелем, поэтому послойное изучение их стратиграфии с учетом экологии формирующих растений

способно вскрыть ключевые стадии развития приозерного болота, послужить основой для палеореконструкции существующих условий.

Экосистемы приозерных болот очень динамичны: они начинают свое развитие с сообществ макрофитов литоральной и сублиторальной зоны (Распопов, 1985), которые затем поэтапно сменяются рядом сообществ, образованных болотными видами (Миронов, 2011). Их развитие — очень сложный и внутренне противоречивый процесс. Во-первых, сукцессии зачастую являются результирующими эндогенного, закономерного развития болота и экзогенного влияния со стороны озера. Во-вторых, закономерности эндогенного развития во многом определяются минеральным богатством пород котловины, в которой располагается озерно-болотная система. В-третьих, глубина озера и болота коррелирует с типом ландшафта, в котором они располагаются. Тип ландшафта также во многом определяет трофный режим котловины, откладывает отпечаток на уровенную динамику озера, а следовательно и на площадь его влияния при изменении уровня воды. Таким образом, развитие приозерного болота протекает под влиянием перечисленных, тесно связанных факторов.

Методика исследования динамики приозерных болот формально не отличается от методики исследования «классических» болот. Она включает в себя стратиграфический и макрофоссильный методы (Короткина, 1939). Отличия возникают на стадии палеореконструкции существующих условий. Причиной тому является аллювиальная деятельность водоема, способность переносить остатки растений на те участки, где они не произрастали. В весеннее время при высоком стоянии воды в озере можно видеть в массе выброшенные на приозерные болота стебли камыша, тростника и иногда — стволы деревьев. Все это затрудняет реконструкцию, создает «шумы». Поэтому при исследовании акцент необходимо делать как на преобладающие остатки, так и на наличие остатков видов сходной экологии.

В качестве объекта исследования были выбраны приозерные болота, расположенные в пределах Шуйской низменности. Последняя является примером озерно-ледникового ландшафта. Она сложена мощным слоем глин, отложенных древним Праонежским озером. Озера Верхнее Падозеро и Нижнее Падозеро и окружающие их болота представляют озерно-болотную систему, имеющую координаты 61°54′ с.ш. и 33°53′ в.д. В Верхнее озеро впадает р. Паданоя, а в Нижнее — р. Чевжа, а также протока с Верхнего озера. Нижнее озеро имеет слабовыраженные террасы, что говорит о его нестабильном уровенном режиме в различные периоды голоцена.

Сукцессионные ряды рассмотрим на примере двух скважин, одна из которых пробурена у Верхнего озера, а другая — у Нижнего.

Скважина у Верхнего озера пробурена в 8 м от линии уреза воды, имеет глубину 2 м (рис. 1). Нижний слой органогенных отложений мощностью 45 см (стадия I) представлен илистым сапропелем с высоким содержанием остатков хвоща и примесью тростника, березы, кубышки и *Calliergon giganteum*. Данный состав отложений вероятнее всего характерен для условий мелководья, когда длительное время господствуют гелофитные сообщества с доминированием хвоща.

Следующий слой (стадия II) имеет необычный генезис. По мере отложения сапропеля и с некоторым отступлением водоема возникают условия для его зарастания древесными видами — березой и сосной. Корни березы проникают в нижележащий слой сапропеля — отсюда наличие ее остатков. Но поскольку эта зона является по-прежнему контактной между озером и болотом, в торфе наблюдается примерно одинаковое содержание остатков гидрофитов — кубышки и *Calliergon giganteum*.

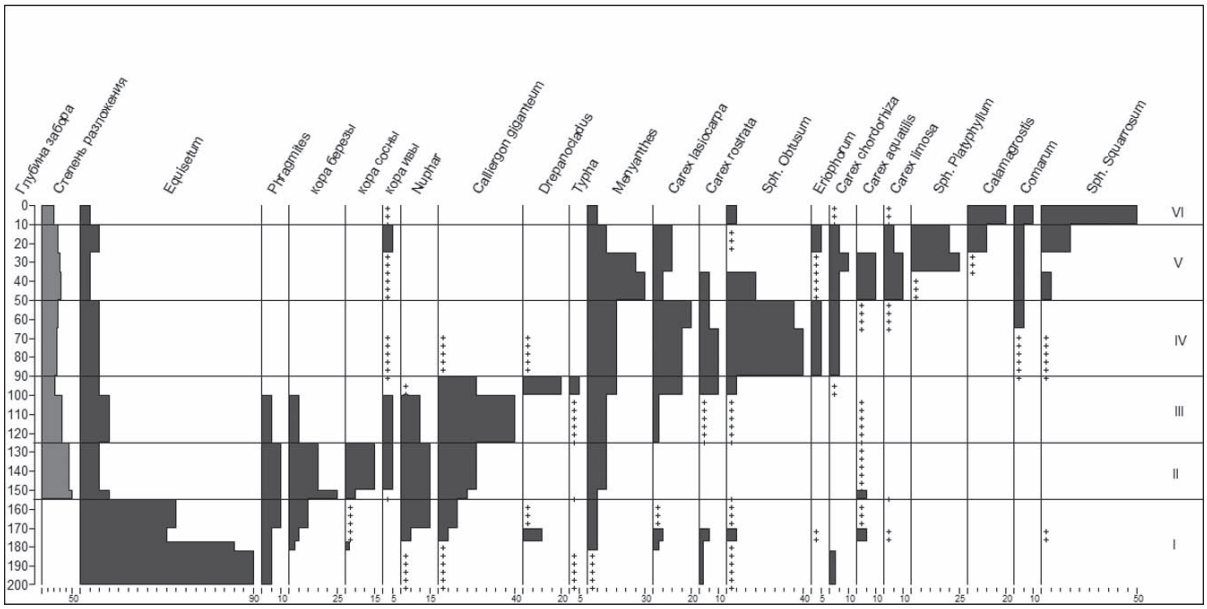


Рис. 1. Макрофоссильный состав торфа скважины у оз. Верхнее Падозеро.

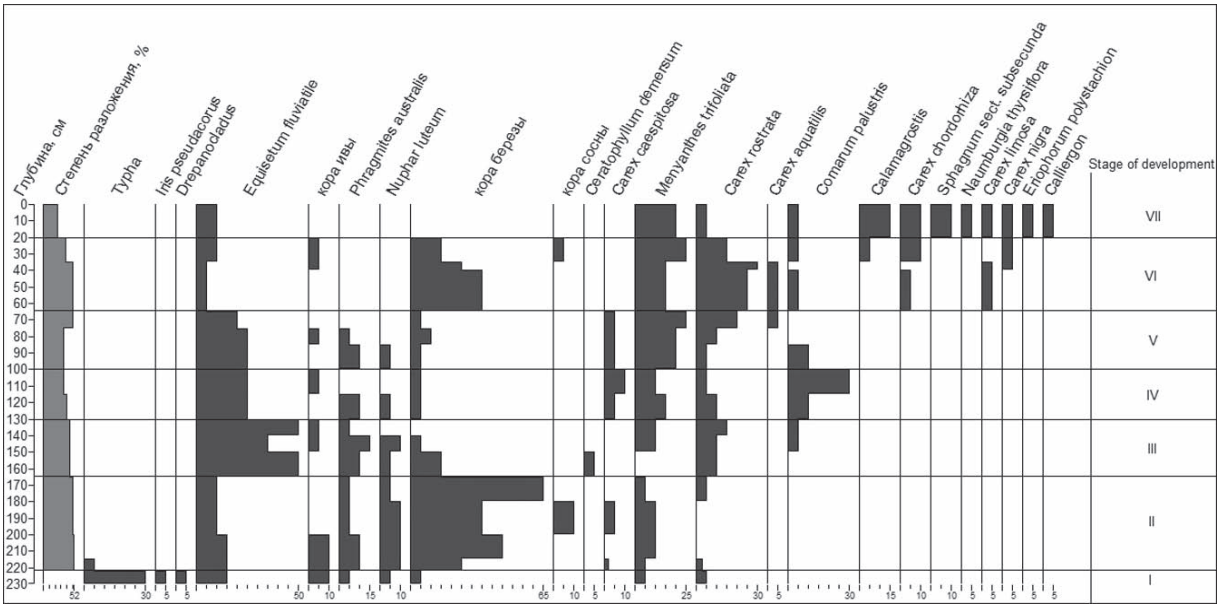


Рис. 2. Макрофоссильный состав торфа скважины у оз. Нижнее Падозеро.

Незначительное повышение уровня озера (стадия III) приводит к смене доминантов: древесный ярус практически сходит на нет, а гидрофильные хвощ, *Drepanocladus* и *Calliergon giganteum* увеличивают свою биомассу и выходят в доминанты.

Падение уровня озера и появление почти сплошного покрова *Sphagnum obtusum* делает невозможным произрастание гипновых мхов (они присутствуют лишь в примеси), дает толчок к зарастанию участка типично болотными видами: *Carex rostrata, C. lasiocarpa, Menyanthes* (стадия IV).

По мере повышения уровня воды на данном участке появляются такие виды, как *Sphagnum platyphyllum, Carex aquatilis* и *C. limosa* (стадия V). Их присутствие может быть вызвано формированием микрокомплексности, т. е. появлением зачатков западинок и возвышений. Доминирующее положение *Sphagnum obtusum* уступает более гидрофильному *S. platyphyllum*.

Верхний слой мощностью в 10 см (стадия V) содержит большое количество *S. sqarrosum* и *Calamagrostis canescens*. Геоботаническое описание участка выявило наличие в растительном покрове: *Calamagrostis canescens* — 17 %, *Menyanthes trifoliata* — 12 %, *Comarum palustre* — 10 %, *Equisetum fluviatile* — 3 %, *Sphagnum sqarrosum* — 70 %.

Скважина у Нижнего озера пробурена в 30 м от уреза воды, глубина ее составляет 230 см. Нижний слой органогенных отложений (стадия I) представлен сапропелем с высоким содержанием остатков рогоза, хвоща и ивы, в примеси встречены ирис, кубышка и *Drepanocladus*. Он имеет толщину 10 см. Сапропель с таким составом вероятнее всего откладывался в условиях мелководья.

Контраст в смене сапропеля на древесный торф с высоким содержанием фоссилий березы является результатом внезапного падения уровня воды в водоеме (стадия II). При осушке сапропеля создаются условия для его зарастания березой. Формируется сообщество по типу современной корбы (korpi), то есть лесное болото с доминированием березы, с высокими приствольными возвышениями, топкими межкочьями и обилием болотных видов.

Стадия корбы существует длительное время, до момента трансгрессии озера. Последняя подтверждается возрастанием количества остатков хвоща в торфе и резким исчезновением березы, так же отмечается увеличение содержания фоссилий кубышки и появление роголистника (стадия III). Формируется хвощовое сообщество с участием гидрофитов, но подстилаемое древесным торфом.

По мере отложения торфа, и, возможно, при незначительном снижении уровня озера, происходит формирование сообществ с высокой долей участия хвоща, вахты и сабельника. Уровень болотно-грунтовых вод (УБГВ) находится над поверхностью болота. Для более ранней стадии характерено увеличение содержания фоссилий сабельника (стадия IV), а для более поздней — вахты (стадия V). Доля участия хвоща в формировании облика сообществ была примерно одинакова. Поскольку сообщества не имеют выраженных доминантов, граница между ними весьма условна.

При очередном падении уровня воды (стадия VI) вновь следует формирование березовой корбы, в травяном ярусе которой высока доля *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*. Так же появляются осоки *Carex chordorhiza, C. aquatilis, C. limosa*.

Верхний слой толщиной 20 см (стадия VII) содержит значительное количество остатков вахты, хвоща, *Calamagrostis, Carex chordorhiza, Sphagnum* sect. *Subsecunda*. Такой состав торфа был отложен травяными сообществами, сходные с которыми существуют на участке и в настоящее время. Современное геоботани-

ческое описание выявило наличие видов *Menyanthes trifoliata* — 25 %, *Comarum palustre* — 15 %, *Carex chordorhiza* — 10 %, *Naumburgia thyrsiflora* — 7 %, *Carex lasiocarpa* — 4 %.

Обращает на себя внимание исчезновение *Calamagrostis*. Это может быть связано с тремя условиями. Во-первых, из сказанного выше видно, что уровенный режим озера нестабилен и даже незначительное изменение его уровня могло сказаться на видовом составе сообщества. Во-вторых, нельзя исключать антропогенное влияние, поскольку в непосредственной близости располагается деревня, жителями которой, вероятнее всего, осуществлялся покос травы на болоте. В-третьих, это может быть результатом эндогенной смены. Как бы там ни было, в ряде геоботанических описаний, выполненных на смежных участках, проективное покрытие *Calamagrostis phragmitoides* составляет 40–60 %, что говорит о его доминирующей роли в сообществах.

Анализ сукцессионного процесса растительного покрова приозерных болот в голоцене дает общее представление о влиянии озера, которое отразилось на резком, дискретном изменении состава торфов, отложенных различными по экологии сообществами. Фактором, имеющим самое непосредственное влияние на состав сообществ, является уровень болотно-грунтовых вод. В периоды развития, когда он понижался, ответной реакцией служило распространение сообществ, имеющих оптимум развития при низких УБГВ. Примерами их служат березовые сообщества. При повышении УБГВ березовые сообщества замещались гелофитными, которые приспособлены к избытку воды. Благодаря влиянию озера, выраженному в изменении его уровня и поэтому в длительном воздействии вод, богатых минеральными веществами, нет устойчивого тренда в развитии болот, направленного в сторону их олиготрофизации.

Вопрос о том, насколько сильно озеро участвует в жизни приозерного болота, как уже было показано, зависит от уровня водоема в разные периоды его существования. Последний связан с множеством факторов, среди которых вековые циклы уровня, специфика ландшафта, площадь водосбора и даже деятельность животных (например, подпруживание бобровыми плотинами). В случае средних и сравнительно крупных озер с обширной водосборной площадью, наличием подпитывающих речек и проток колебание уровня воды должно иметь место. Хорошо изучено влияние уровня Онежского озера на сукцессии болот, некогда находящиеся в сфере его влияния; также имеются материалы по палеореконструкции уровня водоема в различные этапы голоцена (Шевелин и др., 1988; Елина, Антипин, 1992). Имеются также данные о нестабильном уровне небольших водоемов, что отложило отпечаток на стратиграфию органогенных отложений болот (Филимонова, Шелехова, 2005).

Список литературы

Елина Г. А., Антипин В. К. 1992. Эндо- и экзогенные сукцессии растительности болот бассейна Онежского озера в голоцене // Бот. журн. Т. 77. N 3. С. 16–30. — *Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К.* 2000. Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палерастительность и палеогеография). Петрозаводск. 242 с. — *Короткина М. Я.* 1939. Ботанический анализ торфа // Методы исследования торфяных болот. Ч. 2. Лабораторные и камеральные работы / Под ред. М. И. Нейштадт. М. 319 с. (Труды Центральной торфяной опытной станции (ЦТОС). Том 6.) — *Миронов В. Л.* 2011. Некоторые растительные сообщества на приозерных болотах южной Карелии // Развитие геоботаники: история и современность. СПб. С. 79–80. — *Распопов И. М.* 1985. Высшая водная растительность озер северо-запада СССР. Л. 199 с. — *Филимонова Л. В., Шелехова Т. С.* 2005. Динамика уровенного режима, зарастания и заторфовывания озера Руоколампи (Заповедник «Кивач») в голоцене // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Вып. 8. Петрозаводск. Труды Кар.НЦ. РАН. С. 121–133. — *Шевелин П. Ф., Елина Г. А., Хомутова В. И., Арсланов Х. А.* 1988. Отражение колебаний уровенного режима Онежского озера в растительности и стратиграфии болота Разломное // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск. С. 39–59.

СТРУКТУРА, ДИНАМИКА И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ СУКЦЕССИЯ ЛАМИНАРИЕВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В БЕЛОМ МОРЕ

Т. А. Михайлова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197342, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: mikhaylovat@mail.ru

Ключевые слова: *Laminaria, фитоценоз, структура, промысел, сукцессия, Белое море.*

Многочисленные фитоценозы морских водорослей имеют как простую, так и сложную пространственную организацию. В устройстве ассоциаций ламинариевых, широко представленных в морях Северного полушария, обнаруживается много аналогий со строением лесных массивов суши. Незнание этого часто приводит к негативным последствиям при хозяйственной деятельности человека в море. Ассоциации ламинариевых несут основную промысловую нагрузку в европейских и дальневосточных морях России. По правилам промысла, для обеспечения полного восстановления добыча ламинарии должна проводиться с периодичностью 1 раз в 3 года. Однако в Белом море эксплуатация ламинариевых сообществ в течение нескольких лет привела к уменьшению запасов водорослей, смене ценозов, сокращению количества ка-

менистого субстрата и нарушениям в его распределении по дну (Макаров, Коренников, 1980). Возвращение изъятого субстрата в море может способствовать ускорению восстановления нарушенных сообществ — биомасса водорослей на внесенном субстрате быстро нарастает (Михайлова, 1997, 2001). С целью обеспечения экологического контроля при восстановительных работах было проведено изучение структуры, динамики и восстановительной сукцессии в ассоциациях ламинариевых Белого моря.

Исследования проводились в период 1991–2004 гг. на 13 экспериментальных участках в районе о-вов Соловецкий и Жижгинский. Площадь участков варьирует от ста до нескольких тысяч квадратных метров.

Структура и динамика естественных фитоценозов изучалась в наиболее типичной для Белого моря асс. *Laminaria sacharina* (= *Saccharina latissima*) + *L. digitata*. На основе многолетних исследований установлено, что эта ассоциация занимает диапазон глубин от 2 до 8 м, фитоценозы включают 20–30 видов водорослей-макрофитов, видовая насыщенность составляет 10–15 видов/м^2, общая фитомасса год от года изменяется незначительно — в пределах от 8.0 до 9.5 кг/м^2.

В первый ярус входит 4–7 видов, из них 2 доминанта — *L. digitata* и *L. saccharina*. Во второй ярус входит от 10 до 30 видов. Данная группировка всегда полидоминантна и содержит от 3 до 8 видов, имеющих значимую биомассу, как правило, это виды *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rubens*, *Fimbrifolium dichotomum* и *Coccotylus truncatus*. Третий ярус представлен корковыми водорослями — *Hildenbrandtia rubra* и видами семейства *Corallinaceae*.

Синузия эпифитов содержит от 10 до 25 видов, доминируют *L. saccharina* и *Palmaria palmata*. Большинство эпифитов представлено крупными формами, в то же время всегда присутствует практически неизменный состав мелких и микроскопических эпифитов — *Laminariocolax tomentosoides*, *Audouinella efflorescens*, виды родов *Ectocarpus* и *Pilayella*, на старых пластинах *Laminaria saccharina* обычно растут эпифит *Litosiphon filiformis* и эндофит *Gononema aecidioides*, по краям лопастей старых растений *Laminaria digitata* эпифитирует *Stictyosiphon curta*. Эпифиты присутствуют в сообществе всегда, поскольку в нем всегда имеется большое количество видов с многолетними талломами, которые и подвергаются обрастанию.

Доминанты фитоценоза устойчиво сосуществуют: *Laminaria digitata* доминирует по массе, *L. saccharina* — по плотности поселения; растения *L. digitata* обычно живут 9–11 лет, а *L. saccharina* — 3 года. Ценопопуляции обоих видов ежегодно содержат растения всех возрастных групп, характерных для беломорских ламинарий, что обеспечивает их многолетнюю стабильность. Кроме того, отмечен факт положительного межвидового взаимодействия. На стволиках зрелых и старых растений *L. digitata* могут поселиться, завершить свой жизненный цикл и дать жизнеспособные споры несколько поколений вида *L. saccharina*.

Особенности восстановительной сукцессии зависят от глубины и времени погружения субстрата в море. Субстрат, внесенный на глубину 2–5 м в конце весны, в начале и середине лета, засевается преимущественно спорами *Alaria esculenta*. Стадия этого вида длится 1–2 года, после чего в течение года наблюдается стадия бидоминантного сообщества *A. esculenta* + *Laminaria saccharina*, на 3–4-й год в сообществе доминирует *L. saccharina*. Если субстрат размещается в море в конце лета — оба вида поселяются в равном соотношении. Эта фаза неустойчива, в 2-летнем фитоценозе уже господствует *L. saccharina*. На субстрате, внесенном биологической осенью, доминирует *L. saccharina*; в этом случае *Alaria esculenta* не проявляет себя в сукцессии в качестве доминанта, а фаза *Laminaria saccharina* в сукцессии длится долго. Через 2–3 года после начала сукцессии в сообществе появляются проростки *L. digitata*, через 5 лет можно определить биомассу вида, содоминантом он способен стать не ранее, чем через 10–15 лет сукцессии, когда появится много крупных 5–6-летних растений.

Итак, климаксовыми видами являются *L. saccharina* и *L. digitata*. Полноценная сукцессия (рис. 1) включает 4 фазы: (*Alaria esculenta*) → (*A. esculenta* + *Laminaria saccharina*) → (*L. saccharina*) → (*L. saccharina* + *L. digitata*). Присутствие фаз, включающих *Alaria esculenta*, связано со сроком погружения субстрата в море.

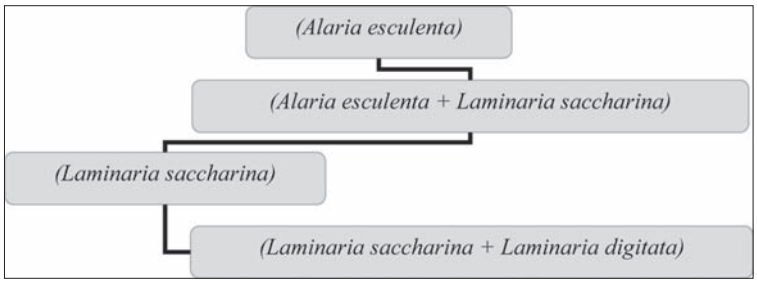


Рис. 1. Полноценная сукцессия в ассоциации *Laminaria digitata* + *Laminaria saccharina.*

В нижнюю часть ассоциации *Laminaria saccharina* + *L. digitata* алярия проникает редко. Этот вид не является здесь пионерным доминантом, независимо от сроков погружения субстрата. Здесь алярия теряет свойства вида-оппортуниста. Поэтому сукцессия на глубинах 5–8 м начинается с фазы (*L. saccharina*) и имеет две фазы (рис. 2).

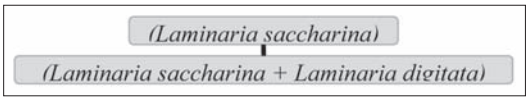


Рис. 2. Сукцессия в нижней части ассоциации *Laminaria digitata* + *Laminaria saccharina* (глубина 5–8 м).

В ассоциации *L. digitata* сукцессия длится дольше — до наступления фазы господства этого вида (фазы *L. digitata*) (рис. 3).

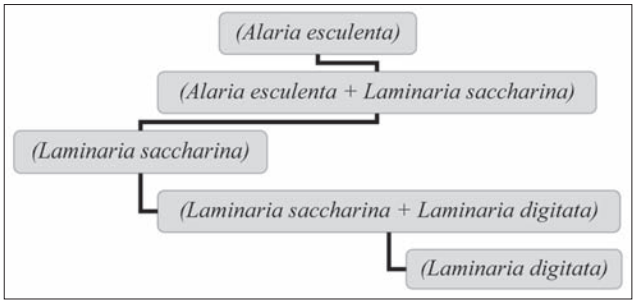


Рис. 3. Сукцессия в ассоциации *Laminaria digitata.*

В ассоциации *L. saccharina*, наоборот, сукцессия проходит быстрее. Например, если эта ассоциация занимает самый нижний этаж ламинариевого пояса (глубина 8–10 м), куда почти не заходят конкурирующие виды, сукцессия упрощается до монофазного процесса и длится 5 лет (рис. 4).

В верхней части ламинариевого пояса присутствие в сукцессии фаз с доминированием *Alaria esculenta* сопряжено с низкой биомассой на протяжении первых нескольких лет: 2-летние сообщества имеют биомассы не более 2–3 кг/м^2. Сообщества, в которых сразу доминировал вид *Laminaria saccharina*, на второй год имеют биомассы более 4 кг/м^2. Биомассы 3-летних сообществ, находящихся на стадии доминирования *L. saccharina*, также составляют не менее 4 кг/м^2, достигая почти 7 кг/м^2. Таким образом, если субстрат вносится раньше и сукцессия начинается с фазы (*Alaria esculenta*),общая биомасса водорослей оказывается в 1.5 раза, ниже, чем у сообщества, начавшего формирование с фазы (*Laminaria saccharina*). В нижней части ламинариевого пояса, наоборот: чем раньше вносится субстрат, тем больше будет биомасса формирующихся сообществ, но величина ее на протяжении всей сукцессии не превысит 3 кг/м^2.

Состав сопутствующих видов и 3-ярусная структура фитоценоза формируются быстро, в течение 2–4-летнего периода. Чем раньше вносится субстрат, тем быстрее формируется видовой состав сообщества. Отличия между сообществами, начавшими формироваться в разные сроки, отчетливо прослеживаются в 1-й и 2-й вегетационный сезоны, в 2–3-летних фитоценозах они уже практически неразличимы. Комплексы видов не связаны с фазой, которую проходит сукцессия, а определяются жизненной формой вида-доминанта: его морфологией, размерами и, согласно возрасту, пространственным расположением в фитоценозе. Основные функции средообразующих видов во взрослых ламинариевых фитоценозах сводятся к следующему: пластины взрослых слоевищ доминантов затеняют все компоненты фитоценоза, ингибируют ростовые процессы мелких водорослей, сметают с субстрата часть спор спорового фонда всего фитоценоза; мощная ризоидальная система ламинариевых формирует благоприятный субстрат и среду обитания для сопутствующих организмов.

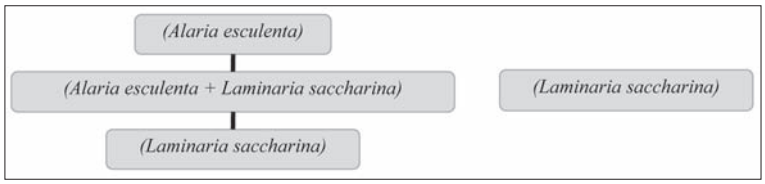


Рис. 4. Сукцессия в ассоциации *Laminaria saccharina.*

В результате проведенных исследований изучена структура и динамика нетронутых промыслом фитоценозов беломорской ассоциации *L. saccharina* + *L. digitata,* описаны особенности восстановительной сукцессии во всех ламинариевых ассоциациях, установлено, что процесс восстановления в наиболее типичной из промысловых ассоциаций длится не 2–3 года, а не менее 10–15 лет.

Список литературы

Макаров В. Н., Коренников С. П. 1980. Развитие сырьевой базы водорослевой промышленности северного бассейна // Рыбное хозяйство. № 5. С. 46–48. — *Михайлова Т. А.* 1997. Восстановление нарушенных зарослей ламинарии // Поморье в Баренц-регионе. Экология, экономика, социальные проблемы, культура: Тез. докл. междунар. конф., г. Архангельск, 24–29 июня 1997 г. Архангельск. С. 83–84. — *Михайлова Т. А.* 2001. Развитие ценопопуляций *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) при заселении свободного субстрата в Белом море // Бот. журн. Т. 86. № 12. С. 24–31.

АНАЛИЗ ЗАВИСИМОСТИ ПРОЕКТИВНОГО ПОКРЫТИЯ И РОСТА *CALLUNA VULGARIS* ОТ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЙ ДРЕВОСТОЯ-ЭДИФИКАТОРА *PINUS SYLVESTRIS* В ПРИТОБОЛЬЕ И НА РУССКОЙ РАВНИНЕ

Ю. Д. Мищихина, И. В. Петрова, Н. В. Дюбанова

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. E-mail: irina.petrova@botgard.uran.ru

Ключевые слова: *вереск обыкновенный, микроэкосистема, ценопопуляция, корневая конкуренция.*

В сосновых лесах лесной и лесостепной зон юго-западной части Западной Сибири на песчаных надпойменных террасах рек Конды, Тавды, Пышмы и Тобола (Притоболье) сохранились островные эндемичные популяции вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* Hull.). В позднем плейстоцене они были

длительно изолированы от популяций основной европейской части ареала расстоянием свыше 500 км (Горчаковский, 1962). Произрастая в специфичных условиях континентального засушливого климата и растительности зауральских провинций Западной Сибири, ценопопуляции вереска характеризуются существенными особенностями экоареала, ценотической роли, а, вероятно, и генетико-фенотипической структуры (Петрова и др., 2009).

Ареал, морфоэкологические и генетические параметры популяций монотипического вида рода *Calluna* в Европе довольно разносторонне и детально изучены (Gimmingham, 1960, 1975, 1988; Hunter, 1962; Dommee, 1968; Cumming, Legg, 1995; Miller, Cummins, 2001). В то же время в Притоболье даже основные черты биологии вереска почти не затронуты исследованиями, за исключением его некоторых морфолого-ценотических параметров (Злобин, Храмченко, 1963). Ценоэкологические же связи структуры ценопопуляций вереска с мозаичностью парцеллярной структуры и функций древостоя-эдификатора — сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), — определяющие их выживание, рост, продуктивность и стабильность, вообще не изучены. Во многом это было обусловлено отсутствием достаточно эффективного метода количественного выявления подобных связей.

Цель настоящего сообщения — сравнительный анализ результатов изучения связей структуры и роста ценопопуляций *Calluna vulgaris* с хорологическими изменениями структуры и конкуренции древостоев *Pinus sylvestris* и относительной ФАР в подзонах предлесостепи, лесостепи Притоболья и южной тайги Русской равнины.

В качестве объектов изучения избраны географически замещающие типы сосновых лесов, в которых вереск обыкновенный наиболее обилен: сосняки 100–120-летнего возраста вересково-бруснично-зеленомошные (Pinetum callunoso-vaccinioso-hylocomiosum) подзон предлесостепи (Припышминские боры) и северной лесостепи (Иковский бор) Западной Сибири, а также южной тайги Русской равнины (Вятско-Камская провинция). Для выявления ценотических связей пробные площади заложены в сообществах с наиболее высокими диапазонами изменчивости полноты древостоя сосны, проективного покрытия и встречаемости вереска.

Исследования проведены на основе количественных методов принципиально нового в лесной биогеоценологии микроэкосистемного подхода к анализу структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах (Санникова, 1992, 2003; Санникова, Петрова, 2009). С этой целью на каждой пробной площади в пределах одного биогеоценоза размещали 80–100 круговых учетных площадок с радиусом 10 м (314 м^2), на которых измерены диаметры (на высоте 1.3 м) стволов всех деревьев и их расстояния от центров площадки (м). В центрах круговых площадок на микроплощадках размером 1×1 м определены параметры зарослей вереска — проективного покрытия (%) по сетке Раменского и высоты лидирующих побегов (см), а также фотосинтетически активная радиация (ФАР) (%), измеренная в полуденные часы люксметром «ТКА-ЛЮКС». Индекс корневой конкуренции древостоя вычислен (по: Stern, 1966) как сумма отношений площадей поперечного сечения стволов всех деревьев на круговой площадке к расстояниям до них (ΣS/D). Корреляционно-регрессионный анализ статистических связей параметров вереска и древостоев выполнен с помощью программ «Статистика».

Одним из основных морфоценотических параметров растений нижнего эдифицируемого яруса лесных фитоценозов является проективное покрытие, отражающее степень вегетативного развития и долю участия того или иного вида в сложении сообщества. Под пологом древостоя с абсолютным доминированием сосны (10С) проективное покрытие растений травяно-кустарничкового покрова зависит от комплекса (констелляции) лимитирующих факторов, прежде всего корневой и «световой» конкуренции окружающих деревьев, учтенных на круговой площадке (Санникова, 2003).

Корреляционно-регрессионный анализ показал, что наиболее тесная отрицательная связь (R2 = 0.32; p = 0.01) проективного покрытия вереска с индексом корневой конкуренции древостоя-эдификатора наблюдается в сосняке брус-

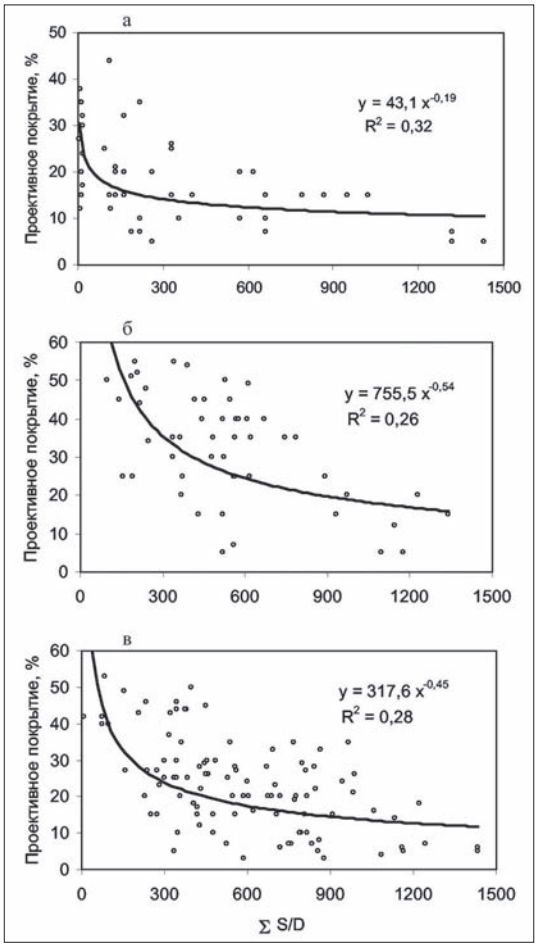


Рис. 1. Связь проективного покрытия *Calluna vulgaris* с показателем конкуренции древостоя (∑S/D) в сосняках вересково-бруснично-зеленомошных.

а — южная тайга Русской равнины; б — предлесостепь Западной Сибири; в — северная лесостепь Западной Сибири. По осям абсцисс — индекс корневой конкуренции древостоя (ΣS/D); по осям ординат — проективное покрытие вереска, %.

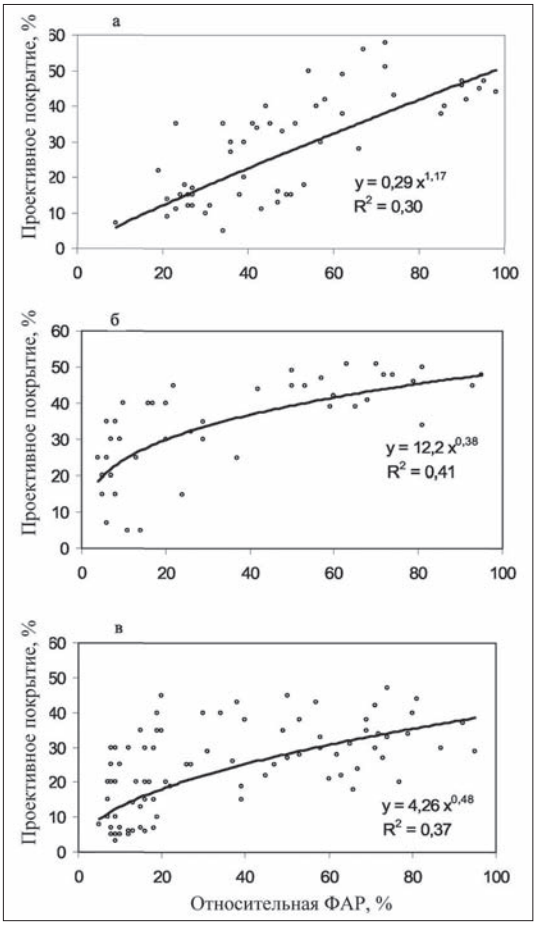


Рис. 2. Связь проективного покрытия *Calluna vulgaris* с относительной ФАР в сосняках вересково-брусничнo-зеленомошных.

а — южная тайга Русской равнины; б — предлесостепь Западной Сибири; в — северная лесостепь Западной Сибири. По осям абсцисс — относительная ФАР, %; по осям ординат — проективное покрытие, %.

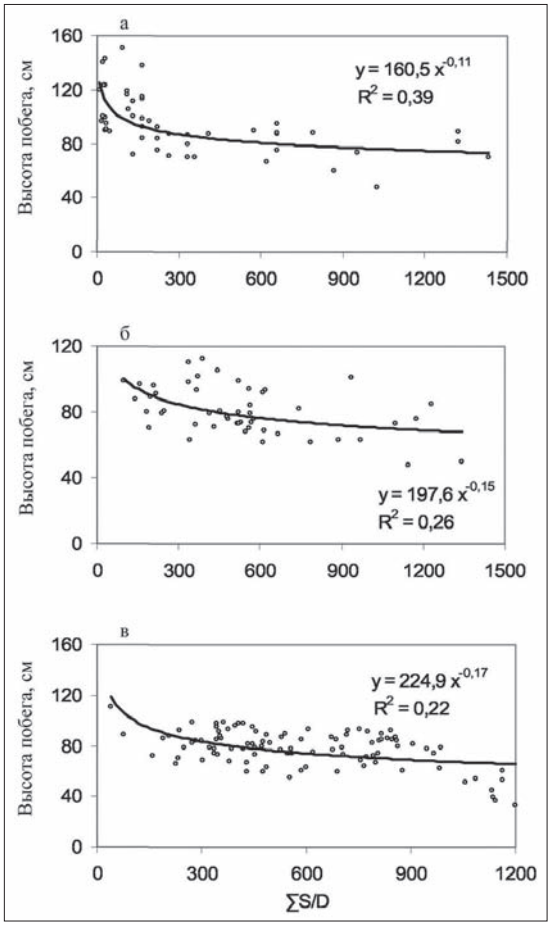


Рис. 3. Связь высоты осевого побега *Calluna vulgaris* с показателем конкуренции древостоя (∑S/D) в сосняках вересково-брусничнo-зеленомошных.

а — южная тайга Русской равнины; б — предлесостепь Западной Сибири; в — северная лесостепь Западной Сибири. По осям абсцисс — показатель конкуренции древостоя (ΣS/D); по осям ординат — высота побега, см.

нично-вересково-зеленомошном южной тайги Русской равнины (рис. 1, а). Связь аппроксимируется уравнением $y = 43.1x–0.19$, где y — проективное покрытие (%), x — индекс корневой конкуренции древостоя (по: Stern, 1966).

Менее тесные связи проективного покрытия вереска с индексом корневой конкуренции древостоя выявлены в географически замещающих сосняках вересково-бруснично-зеленомошных предлесостепи (R2 = 0.26; p = 0.05) и северной лесостепи (R2 = 0.28; p = 0.05) Западной Сибири (рис. 1, б, в). Возможно, это обусловлено большей устойчивостью притобольских популяций *Calluna vulgaris* к дефициту почвенной влаги, связанному с корневой конкуренцией древостоя (Карпов, 1955).

В целом, средняя теснота выявленных структурно-функциональных связей свидетельствуют об их достаточной достоверности. Вероятно, она может быть выше, если взамен проективного покрытия вереска применить более точно определяемый параметр его фитомассы, а вместо индекса конкуренции Штерна ввести экофизиологически обоснованный индекс корневой конкуренции, учитывающий не только размеры, но и текущий прирост фитомассы стволов конкурирующих деревьев (Санникова, 1992).

Другим фактором, в значительной мере детерминирующим интенсивность роста, продуктивность, цветение и семеноношение зарослей вереска под пологом древостоев сосны, выступает интенсивность проникающей к ним ФАР. В зависимости от полноты и сомкнутости полога крон древостоя в изучавшемся сосняке южной тайги Русской равнины (с полнотой древостоя 0.6) относительная ФАР в большинстве случаев колеблется в пределах 20–70 % (рис. 2, а). Однако она намного вариабельнее (5–85 %) в географически замещающих типах леса предлесостепи и лесостепи Притоболья (с полнотой древостоя 0.7 и 0.5 соответственно).

Степенная положительная связь проективного покрытия вереска с относительной ФАР оказалась более тесной и достоверной (R2 = 0.37–0.41; p < 0.01) в вересково-брусничных борах Притоболья (рис. 2), по сравнению с линейной связью на Русской равнине (R2 = 0.30; p = 0.05). Можно предположить, что это обусловлено отмеченным выше более широким диапазоном изменчивости ФАР в борах Притоболья. Кроме

того, возможна и большая гелиофильность популяций *Calluna vulgaris* в Зауралье в результате их адаптации к континентальному климату этого региона с числом летних дней солнечного сияния в полтора раза большим, чем на той же широте на Русской равнине (Орлова, 1962).

Более тесная, чем в Притоболье, отрицательная связь ($R2 = 0.39$; $p = 0.01$) длины главного (лидирующего) побега с индексом корневой конкуренции древостоя выявлена в южной тайге Русской равнины (рис. 3, а). Зависимость формализована функцией $y = 160.5x\text{-}0.11$, где y — длина главного побега вереска на учетной площадке; x — $\Sigma S/D$.

В сосняках вересково-бруснично-зеленомошных подзон предлесостепи и северной лесостепи Притоболья теснота связей высоты побегов вереска с индексом корневой конкуренции древостоя сосны достоверно ниже (R2 — соответственно 0.26 и 0.22; рис. 3, б, в). Вероятно, это обусловлено большей толерантностью западносибирских популяций *Calluna vulgaris* к дефициту почвенной влаги. Полученные связи могут быть уточнены и скорректированы, если для характеристики ростовых реакций вереска вместо общей длины побега (из-за их плагиотропности в базальной части, измеряемой с недостаточной точностью) ввести параметр величины его текущего годичного прироста.

В общем, форма кривых связи высоты побегов вереска с корневой конкуренцией древостоя в изучавшихся географически замещающих типах сосновых лесов почти одинакова, что отражает сходство структурно-функциональных взаимотношений *Calluna vulgaris* с древостоем-эдификатором.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект № 09-П–4–1039).

Список литературы

Горчаковский П. Л. 1962. География, экология и история формирования ареала вереска // Бот. журн. Т. 47. № 9. С. 1244–1257. — *Злобин Ю. А., Храмченко Н. А.* 1963. Некоторые экологофитоценотические особенности вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* Hull.) на восточной границе ареала // Биол. науки. Науч. докл. высш. шк. № 3. С. 125–130. — *Карпов В. Г.* 1955. О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи // Бот. журн. Т. 50. № 3. С. 378–403. — *Орлова В. В.* 1962. Западная Сибирь. Л. 360 с. (Климат СССР. Вып. 4.) — *Петрова И. В., Санников С. Н., Санникова Н. С., Шавнин С. А., Егоров Е. В., Абдуллина Д. С.* 2009. Экогеографические особенности ценопопуляций вереска обыкновенного на Русской равнине и в Западной Сибири // Изв. Оренбургского гос. аграр. ун-та. № 1 (21). С. 257–261. — *Санникова Н. С.* 1992. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург. 65 с. — *Санникова Н. С.* 2003. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология. № 3. С. 90–95. — *Санникова Н. С., Петрова И. В.* 2009. Микроэкосистемный подход в лесной популяционной экологии и биогеоценологии // Генетическая типология, динамика и география лесов России. Екатеринбург. С. 76–80. — *Cumming G., Legg C.* 1995. Longevity of the *Calluna vulgaris* seed bank determined from a history of lead smelting at Leadhills and Wanlockheade Scotland // Heaths and moorland: cultural landscapes (eds. Tompson D. B. A., Hester A. J., Usher M. B.). Edinburgh. P. 135–139. — *Dommee B.* 1968. Experiences surle rftgime de la reproduction et sur la structure genetique des populations de *Calluna vulgaris* // Comptes Rendus des Acadimie des Sciences de Paris. P. 2582–2584. — *Gimmingham C. H.* 1960. Biological flora of the British. Isles: *Calluna* Salisb. A monotypic genus // Journ Ecology. Vol. 48. № 2. P. 455–483. — *Gimmingham C. H.* 1975. Ecology of heathland. New York. 334 p. — *Gimmingham C. H* 1988. A reappraisal of cyclical processes in *Calluna* hearth // Vegetatio. Vol. 77. P. 61–64. — *Hunter R. F.* 1962. Ecotypic differentiation of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. in relation to altitude // New Phytologist. Vol. 61. P. 44–45. — *Miller G. R.,* Cummins R. P. 2001. Geographic variation in seed-setting by heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.) in the Scottish Highlands // Journ. Biogeography. Vol. 28. №. 8. P. 1023–1031. *Stern K.* 1966. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen // Silvae Genet. Bd. 15. H. 1. S. 6–11.

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ

Г. Ю. Морозова

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

Ключевые слова: *урбанизированная среда, популяции растений, виталитет.*

Урбанизация действует как стрессовый фактор на растительный компонент урбоэкосистем. Адаптации растений осуществляются за счёт внутривидовой дифференциации и перестройки их популяционной структуры (возрастной, онтогенетической, размерной, виталитетной, пространственной, генетической, ритмологической и др.). Устойчивость фитопопуляций определяется сопряженным действием ценотических и эколого-демографических аспектов и, в частности, способностью элементов к изменению жизненного состояния и сохранению большого генетического разнообразия при сочетании разных виталитетных групп (Жукова, 1998). Виталитетная структура популяций, а также ее динамика — важные показатели, имеющие высокую связь с устойчивостью популяций и их статусом как в естественных растительных сообществах (Злобин, 2009), так и в и искусственных насаждениях (Морозова и др., 2003; Морозова, 2010).

Морфометрические показатели роста и развития растений, виталитетная структура, качество популяций дают объективную картину жизнеспособности видов в городской среде, что позволяет провести подбор экологически пластичных видов растений, в том числе для практических целей.

Целью работы является изучение виталитетного состояния популяций древесных растений в урбанизированной среде.

В работе использована методика популяционно-онтогенетического направления (Уранов, 1960; Диагнозы и ключи…, 1989; Злобин, 2009) и морфометрического анализа (Карманова, 1976; Злобин, 1989). Сбор материала проводили по градиенту урбоэкотопов в г. Хабаровск в 2002–2010 гг. Для определения виталитета популяции использовали метод Ю. А. Злобина (2009), основанный на разделении особей по признакам роста и формообразования в популяции на три категории жизненного состояния («a» — высший, «b» — средний, или промежуточный, «c» — низший). Расчеты проведены с использованием специальных программ в пределах пакета EXCEL и VIT.

Стрессы урбанизации изменяют абсолютные значения многих морфометрических параметров растений, меняют амплитуду их изменчивости и систему корреляционных связей между структурными частями особей (Турбина, 1989). При изучении фенотипической изменчивости *Tilia amurensis* и *T. mandshurica* в условиях уличного озеленения г. Хабаровска показано, что техногенные загрязнения изменяют у растений значения всех исследованных параметров морфоструктуры (Морозова, 2007).

Растения в уличных посадках находятся в угнетенном состоянии, о чем свидетельствуют минимальные показатели роста и развития вегетативной системы, что подтверждено и другими исследованиями (Глушкова и др., 1998; Васильева, Морозова, 2007) для *Pinus sylvestris*. Наибольшие различия затронули показатели фотосинтетической деятельности у растений, произрастающих в уличных посадках. Степень охвоенности годичных побегов снизилась в 2.2 раза, длина хвои сократилась в 1.4 раза по сравнению с контролем. Длина годового прироста побега у растений *P. sylvestris* в уличных посадках также сократилась значительно. Максимальные различия наблюдаются при сравнении массы хвои у растений, произрастающих в скверах, где она в 1.5 раза, а в уличном озеленении в 3.7 раза меньше по сравнению с растениями из пригородных лесопарков.

Появление ксероморфных признаков у растений в условиях загрязнения (уменьшение размеров и числа листьев на годичном побеге, изменение анатомо-морфологических показателей листьев) объясняют предадаптивной устойчивостью растений в меняющихся условиях местообитания (Кулагин, 1974). Таким образом, уменьшение размеров хвои свидетельствует о проявлении ксероморфных черт у *P. sylvestris* в стрессовых городских условиях. Поллютанты также снижают общее количество пигментов, способствующих ослаблению процессов накопления хлорофилла (Тужилкина и др., 1998). Степень охвоенности побега у *P. sylvestris* рекомендуют использовать как индикаторно значимый при проведении работ по биомониторингу промышленных загрязнений (Черненькова, 2002).

Нами был проведен анализ динамики виталитетного состояния у основных древесных пород, используемых в озеленении г. Хабаровска. Изменение качества популяций наиболее распространенных видов древесных растений в озеленении г. Хабаровска представлено в таблице.

Таблица

Качество (Q) популяций древесных растений в урбанизированной среде

Экотопы	Древесные породы							
	Populus nigra	***Betula platyphylla***	***Ulmus pumila***	***Fraxinus mandschurica***	***Acer negundo***	***Pinus sylvestris***	***Tilia amurensis***	***Tilia mandshurica***
Селитебные участки	0.448	0.364	0.414	0.476	0.483	0.200	нет данных	нет данных
Автомагистрали	0.435	0. 249	0.482	0.475	0.492	0.100	0.143	0.307
Бульвары	0.493	0.473	0.469	0.486	0.495	0.267	нет данных	нет данных
Парки	0.436	0.485	0.438	0.458	0.458	0.350	0.500	0.500

Качество популяций (Q = ½ a+b) основных видов, используемых в озеленении города (*Populus nigra, Ulmus pumila, Fraxinus mandschurica, Acer negundo, Betula platyphylla*), было высоким и изменялось в диапазоне от 0.414 до 0.495. Виталитетный тип у популяций изученных видов по градиенту урбанизированных экотопов характеризовался как процветающий. По нашим наблюдениям, у *Pinus sylvestris* в условиях городского озеленения формировался депрессивный тип популяций, за исключением растений, произрастающих в парках и лесопарках (Q = 0.350).

У *Tilia amurensis* виталитетный тип популяции характеризовался как депрессивный. Более высокие показатели жизненного состояния отмечены в популяции *T. mandshurica***,** ее виталитетное состояние характеризовалось как равновесное, здесь основная доля растений представлена деревьями промежуточного класса виталитета — 61.3 %, с долей участия растений низкого уровня жизненного состояния в 38.7 %. Одновозрастные посадки *T. mandshurica*, в сравнении с *T. amurensis*, имели более высокое качество популяции, индекс качества популяции находился в амплитуде от 0.143 до 0.307. Это позволяет рекомендовать *T. amurensis* для озеленения улиц дальневосточных городов с интенсивным движением автотранспорта. Техногенное загрязнение отчетливо дифференцировало популяции растений двух изучаемых видов лип.

В целом, реакция растений на стрессы в урбанизированной природной среде индивидуальна. Некоторые виды растений по урбанизированным градиентам сохраняют постоянство ряда основных морфопараметров особей и структуру популяций, у других наблюдается компенсаторная интенсификация метаболизма, роста и формообразования, ведущие к усилению их позиции, у третьих — осуществляется регрессивные трансформации как на уровне особей, так и на уровне популяций. Виталитетный анализ популяций видов на экологических градиентах показал высокую степень информативности методов популяционного анализа при различной степени антропогенного преобразования среды.

С учетом фактического изменения статуса особей и структуры популяций изучаемых растений виды были подразделены на три группы:

1. Устойчивые к стрессам урбанизации и повышающие статус особей и популяций: *Acer negundo, Ulmus pumila, Fraxinus mandschurica, Populus nigra, P. tremula.*

2. Виды умеренной устойчивости, имеющие оптимум для особей и популяций на промежуточных ступенях градиента урбанизации: *Tilia mandshurica, Betula platyphylla.*

3. Мало устойчивые виды, существенно снижающие обилие, качество особей и популяций в урбанизированной природной среде: *Tilia amurensis, Pinus sylvestris.*

Улучшение экологической ситуации в городах связано с совершенствованием системы озеленения, под которой понимается научно обоснованное пространственное размещение всех компонентов в соответствии с градостроительными зонами, климатическими, почвенными и другими факторами с целью достижения оптимального санитарно-гигиенического, экологического и эстетического эффектов. Зеленые насаждения в городе должны оптимизировать условия окружающей среды и приближать их к зоне комфорта для горожан. Они должны обеспечивать воздух кислородом, очищать его от пыли и вредных газов, создавать комфортный микроклимат, увеличивать концентрацию отрицательно заряженных ионов, обладать бактерицидным действием, защищать от шума, предохранять почвы от эрозии, а также обеспечивать эстетичность городского пейзажа и улучшать визуальные свойства урбанизированных ландшафтов. Такие ожидания оправданы в случае высокой жизнеспособности, а не ослабления и угнетения городских растений.

Список литературы

Васильева Е., Морозова Г. Ю. 2007. Оценка жизненного состояния хвойных деревьев в урбанизированной среде // Матер. Междунар. симп. ELPIT. Тольятти. С. 267–270. — *Глушкова Е. М., Соловьева Н. В., Булыгина Е. А.* 1998. Изменчивость морфометрических показателей *Pinus silvestris* L. и *Betula pendula* Roth. в условиях загрязнения среды выбросами автотранспорта // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Кн. 2. Йошкар-Ола. С. 159–160. — *Диагнозы* и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. 1989. М. Ч. 1. 102 с. — *Жукова Л. А.* 1998. Принципы устойчивости ценопопуляций растений как элементов фитоценозов // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботан. о-ва (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 2. СПб. С. 250. — *Злобин Ю. А.* 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань. 147 с. — *Злобин Ю. А.* 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы. 263 с. — *Карманова И. В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М. 223 с. — *Кулагин Ю. З.* 1974. Древесные растения и промышленная среда. М. 125 с. — *Морозова Г. Ю.* 2007. Оценка устойчивости древесных растений на урбанизированных территориях // Экологические и гидрометеорологические проблемы больших городов и промышленных зон. Сб. трудов междунар. конф. 25–27 октября 2006 г. СПб. С. 19–25. — *Морозова Г. Ю.* 2010. Проблемы озеленения дальневосточных городов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 12. № 1 (3), С. 772–775. — *Морозова Г. Ю., Злобин Ю. А., Мельник Т. И.* 2003. Растения в урбанизированной природной среде: формирование флоры, ценогенез и структура популяций // Журн. общ. биол. Том 64. № 2. С. 166–180. — *Тужилкина В. В., Ладанова Н. В., Плюснина С. Н.* 1998. Влияние техногенного загрязнения на фотосинтетический аппарат сосны // Экология. № 2. С. 89–93. — *Турбина М. Р.* 1989. Влияние промышленных выбросов на морфоструктуру растений // Изучение, охрана и рац. использ. прир. ресурсов. Уфа. Вып. 1. С. 119. — *Уранов А. А.* 1960. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. № 3. С. 77–91. — *Черненькова Т. В.* 2002. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н. Г. Москаленко

Институт криосферы Земли СО РАН
119991, Москва, ул. Вавилова, 30/6. 67. E-mail: nat-moskalenko@ yandex.ru

Ключевые слова: *микрофитоценозы, сукцессии, мониторинг, климатические изменения, техногенные нарушения*

В связи с интенсивным промышленным освоением Арктики и Субарктики изучение антропогенной динамики растительного покрова в настоящее время является одной из первоочередных экологических проблем. Анализу этой проблемы посвящены работы многих исследователей (Андреев, 1972; Шилова,

1977; Матвеева, 1989; Дружинина, Мяло, 1990; Сумина, 1996; Chapin, Shaver, 1981; Ebersole, Webber, 1983; McKendrick, 1987; и др.), ими изучены последствия антропогенного давления на флору, растительность и экологические условия разных регионов Севера, вопросы классификации антропогенных воздействий, намечены подходы к рекультивации интенсивно осваиваемых районов и охране природы.

Однако закономерности антропогенной трансформации растительности в труднодоступных районах северной тайги изучены недостаточно. Знание их является непременным условием для составления научно обоснованного прогноза восстановления растительного покрова после прекращения техногенного воздействия, который должен предшествовать проведению мероприятий по рекультивации и других мер по охране природы.

Изучение растительных сообществ в северной тайге Западной Сибири начато автором с 1967 г. Наиболее длинный ряд мониторинговых наблюдений (Антропогенные…, 2006) удалось провести на стационаре Надымский, расположенном в 30 км на юго-восток от г. Надым в зоне островного распространения многолетнемерзлых пород (Ландшафты…, 1983). Острова многолетнемерзлых пород, занимающие до 50 % площади, приурочены к торфяникам, торфяным болотам и буграм пучения III озерно-аллювиальной равнины с абсолютными отметками 25–30 м. Равнина сложена песчаными отложениями с прослоями суглинков, местами перекрытыми с поверхности торфом.

Зональным типом растительности являются леса. К приречным частям северотаежных озерно-аллювиальных равнин и надпойменных террас, сложенных песками, приурочены березово-лиственничные и березово-сосновые бруснично-багульниково-ерниково-зеленомошно-лишайниковые редколесья. Часто бывает хорошо выражен бугристо-западинный микрорельеф, влияющий на горизонтальную структуру наземного покрова. К буграм высотой 0.5–1.0 м приурочены брусника и багульник, а по западинам развита карликовая березка. Кроме бугров и западин, в микрорельефе также характерны мелкие моховые кочки высотой 0.1–0.2 м.

Многолетнемерзлые породы под этими лесами с поверхности отсутствуют. Глубина сезонного промерзания равна 1–2 м.

Сомкнутость крон древесного яруса составляет 0.1–0.3. 1-й ярус древостоя образуют лиственница (*Larix sibirica*) или сосна (*Pinus silvestris*) высотой 6–12 м и диаметром 0.15–0.2 м. Верхушки лиственниц часто искривленные, кроны неправильно пирамидальные. У лиственниц в верхней части кроны иногда встречается обильное мутовчатое ветвление («ведьмины мётлы»), часты сухие ветви, особенно в нижней части кроны.

В почти сплошном напочвенном покрове преобладают лишайники, преимущественно кладонии — *Cladina rangiferina, C. stellaris* с участием зеленых мхов, главным образом, плевроциума Шребера (*Pleurozium screberi*), развитых под кронами деревьев. Покров из кустарников и кустарничков среди лишайников редкий, покрытие его здесь 10–30 %, а под кронами деревьев оно возрастает до 40–70 %. В кустарниково-кустарничковом ярусе на буграх преобладает брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) и багульник (*Ledum palustre*) с участием вороники (*Empetrum nigrum*), голубики (*Vaccinium uliginosum*), а по западинам доминирует карликовая березка (*Betula nana*).

На плоскобугристых торфяниках, занимающих до 50 % площади озерно-аллювиальных равнин, обычно развит комплекс кустарничково-сфагново-лишайниковых сообществ на плоских торфяных буграх и пушицево-осоково-сфагновых и ерниково-сфагновых сообществ в канавках по трещинам, полосах стока и крупных мочажинах. В тундровой и лесотундровой зонах бугры имеют четкие полигональные очертания, в северной тайге этого не наблюдается. Для торфяных бугров высотой 0.3–0.5 м типичны морошково-багульниково-кладониево-сфагновые и морошково-багульниково-сфагново-кладониевые фитоценозы.

Горизонтальное сложение этих фитоценозов характеризуется наличием 5 часто встречающихся микрофитоценозов, приуроченных к разным элементам микрорельефа: 1) морошково-багульниково-сфагновый на растущих моховых кочках высотой до 40–50 см; 2) бруснично-багульниково-лишайниковый на кочках, прекративших свой рост; 3) лишайниковый с редкой морошкой и багульником на плоских межкочечных участках; 4) морошково-сфагновый в межкочьях; 5) пушицево-сфагновый в мелких мочажинах (Москаленко, 1980).

Выделенные микрофитоценозы заметно различаются по своим почвенным и микроклиматическим условиям. На кочках с бруснично-багульниково-кладониевым покровом наблюдается наибольшая степень разложения (30 %) и зольность (6 %) торфа. На морошково-багульниково-сфагновых кочках степень разложения уменьшается до 10 %, а зольность до 5 %. Еще ниже эти показатели для межкочий (степень разложения 7 %, зольность 3.7 %) и мочажин (степень разложения 5 %, зольность 4.4 %).

В мочажинах отмечалась наибольшая глубина сезонного протаивания почвы, наименьшая глубина — на межкочечных участках, кочки протаивали на 10–15 см глубже.

Температуры почвы кочек в летний период были заметно выше, чем между кочками. На кочках всегда были выше максимальные температуры поверхности. Заморозки неоднократно наблюдались только на межкочечных участках, в то время как на кочках сохранялись положительные температуры. На межкочечных участках с морошково-сфагновыми микрофитоценозами и максимальные температуры поверхности были ниже, чем на кочках. Напротив, обычно сухая поверхность межкочечных участков с лишайниковым

покровом нагревалась часто сильнее, чем затенённая кустарничками поверхность кочек, и здесь наблюдались наиболее высокие максимальные температуры поверхности и максимальная амплитуда температур.

С глубиной разность температур кочек и межкочечных участков уменьшается, и на глубине 0.5 м в летний период в северной тайге она не превышает 1 °С. Зимой кочки, на которых меньше мощность снега, имеют более низкую температуру, чем межкочечные участки, поэтому среднегодовая температура их на 0.4 °С ниже. Это и обусловливает поднятие верхней границы многолетнемёрзлых пород под кочками. На глубине 1 м существенных различий в среднегодовых значениях температур почвы кочек и межкочий не наблюдается.

В табл. приведены данные по фитомассе кустарников, кустарничков и трав, мхов и лишайников в разных ландшафтных условиях. Наибольшая общая фитомасса наблюдается в лесных сообществах, а наименьшая фитомасса — в болотных сообществах. Среднюю позицию по общей фитомассе занимают тундровые сообщества плоскобугристых торфяников. На торфянике средняя общая фитомасса составляет 1864 г/м^2, а без учета фитомассы отмерших растений — 1155 г/м^2. В лесу общая надземная фитомасса заметно больше за счет значительной доли отмерших растений, в том числе опада — 2098 г/м^2, а фитомасса живых растений здесь даже немного меньше, чем на торфянике. В лесу средняя надземная фитомасса живых растений (без учета древесного яруса) составляет 1052 г/м^2.

Таблица

Надземная фитомасса (сухой вес, г/м^2) в различных фитоценозах северной тайги

Фитоценозы	Кустарнички и кустарники летнезеленые	Кустарнички и кустарники вечнозеленые	Травы	Мхи	Лишайники	Живая фитомасса	Мортмасса	Всего
Лесные	52	181	2	122	695	1052	1046	2098
Болотные	108	264	24	370	228	994	770	1764
Тундровые	11	180	33	1	930	1155	709	1864

Анализ многолетних геоботанических данных, полученных на 28 постоянных стометровых квадратах, закрепленных на местности и заложенных в естественных и нарушенных условиях, позволил проследить сукцессии растительного покрова, связанные с климатическими изменениями, и стадии восстановления растительности на участках с удаленной растительностью и на территории, подвергшейся пожару. На квадратах ежегодно закладывались 50 учетных площадок размером 0.1 м^2 для определения встречаемости, покрытия и высоты видов растений.

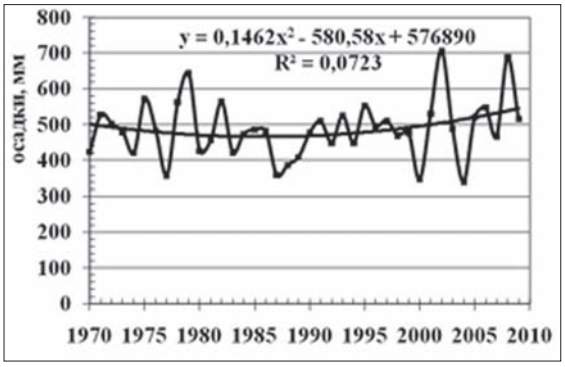


Рис. 1. Изменение количества атмосферных осадков за 1970–2009 гг. по данным Надымской метеостанции.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — осадки, мм.

Например, на плоских заболоченных участках под влиянием повышения количества атмосферных осадков (рис. 1) сосново-лиственичные багульниково-лишайниково-сфагновые редины замещаются андромедово-пушицево-сфагновыми болотами. Встречаемость багульника, который доминировал в покрове редины, после 1996 г., когда увеличилось количество осадков, резко падает (рис. 2, I). Напротив, встречаемость пушицы (*Eriophorum polystachion*) в последнее десятилетие растет (рис. 2, II), и она доминирует в наземном покрове.

В последние десятилетия на севере Западной Сибири отмечается повышение температуры воздуха, почвы и пород и увеличение глубины сезонного протаивания, что привело к появлению на торфяниках древесных растений (*Betula tortuosa*, *Pinus sibirica, P. sylvestris*), ранее не характерных для этих природных комплексов. Наблюдения на постоянных площадках показали, что за исследованный период увеличилась высота, встречаемость и покрытие кустарников (багульника и карликовой березки). Коэффициент корреляции между суммой положительных температур воздуха и встречаемостью багульника составляет 0.5.

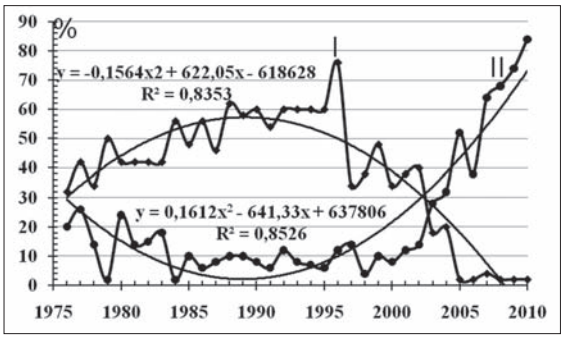


Рис. 2. Изменение встречаемости *Ledum palustre* (I) и *Eriophorum polystachion* (II) на плоском заболоченном участке.

По оси абсцисс — годы, по оси ординат — встречаемость, %, и линии полиномиального тренда этого параметра.

В качестве примера рассмотрим, как идет восстановление растительного покрова на занимающих большие площади плоскобугристых торфяниках, на которых в полосе трассы газопровода был удален растительный покров. На торфяниках, ранее покрытых морошково-багульниково-сфагново-кладониевыми фитоценозами, через 5 лет после нарушения формируются разреженные мо-

рошково-осоково-пушицево-политриховые сообщества, покрывающие всего 55 % поверхности почвы, в которых доминируют *Rubus chamaemorus, Carex globularis, Eriophorum vaginatum, Polytrichum commune*. Через 7 лет здесь уже развит сплошной травяно-моховой покров. Спустя 10 лет в моховом покрове, наряду с политриховыми мхами, заметную роль начинают играть и сфагновые мхи (*Sphagnum fuscum, S. angustifolium*).

На плоскобугристом торфянике число и площади мочажин после прокладки газопровода, нарушившего условия стока поверхностных вод, возросли. Активизация термокарста на нарушенном плоскобугристом торфянике, в пределах которого распространены высокотемпературные (–0.2…–0.4 °С) многолетнемёрзлые породы, и осадка поверхности торфа привели к дальнейшему увеличению площади мочажин. Особенно резко усилилось заболачивание в 1983 г., когда была произведена вторичная засыпка газопровода. Это усилило нарушение стока поверхностных вод и вызвало подтопление западной части нарушенной площадки и отмирание в этой части площадки кустарничков, морошки, пушицы влагалищной и лишайников.

Число видов на нарушенном плоскобугристом торфянике в первые годы уменьшилось за счет отсутствия некоторых видов кустарничков, мхов и лишайников. Это отразилось на биологическом спектре нового сообщества, отличавшегося от спектра исходного сообщества уменьшением роли хамефитов и возрастанием роли криптофитов. В дальнейшем все эти виды вновь появились, и различия в биологических спектрах стали не существенны. Однако внедрение в новое сообщество ряда видов криптофитов (*Carex limosa, Eriophorum scheuchzeri*), ранее здесь не отмеченных, и появление всходов древесных пород (*Betula tortuosa, Pinus sibirica, Larix sibirica*), тоже отсутствовавших в естественных условиях на плоскобугристом торфянике, увеличило общее число видов и снова отразилось на биологическом спектре, в котором возросла роль фанерофитов и криптофитов.

Растительное сообщество, сформировавшееся на нарушенном плоскобугристом торфянике, имеющем повышенную обводнённость, заметно отличается от исходного фитоценоза меньшим участием багульника, брусники, морошки и лишайников, уступивших своё место пушицам и политриховым мхам. В 2004 г. после повторного нарушения, связанного с заменой трубы газопровода, на 75 % площадки плоскобугристого торфяника растительный покров и торф были срезаны, сохранились только фрагменты торфяного горизонта. Покрытие поверхности травами и кустарничками уменьшилось до 12 %, мхами до 25 %. Общее число видов снизилось на 30 %. Из покрова выпали древесные растения (лиственница, кедр, береза), некоторые виды кустарничков (*Chamaedaphne calyculata, Empetrum nigrum*) и лишайников (*Cladina rangiferina, Cladonia amaurocraea, Cetraria islandica, Flavocetraria cucullata*). В 2005 г. из-за нарушения стока высокой насыпью газопровода 50 % площадки было затоплено водой на глубину 10–30 см. К 2010 г. из-за частичного размыва насыпи площадь затопления сократилась до 35 %. На нарушенной площадке сформировался пушицево-осоково-политриховый покров, в котором доминировали *Carex vesicaria* и *Polytrichum commune*. Покрытие поверхности травами увеличилось до 46 %, а мхами до 35 %. Появились единичные всходы березы извилистой и кедра, но продолжали отсутствовать вороника и лишайники.

На участках, подвергшихся пожару, восстановление растительного покрова идет быстрее, чем на территории с удаленной растительностью, и чаще наблюдается восстановление растительного покрова, близкого к исходным растительным сообществам. Например, на буграх пучения с кедровыми багульниково-сфагново-лишайниковыми рединами через 35 лет после пожара сформировались ерниково-багульниково-сфагново-лишайниковые сообщества с подростом кедра высотой 2 м. Встречаемость багульника на бугре пучения восстановилась, а встречаемость карликовой березки даже увеличилась в 2 раза, видимо, в связи с повышением температуры воздуха. Встречаемость *Cladina stellaris* через 16 лет после пожара также восстановилась, а уменьшение ее в последнее десятилетие связано с повышением количества атмосферных осадков и наблюдается также в ненарушенных условиях. Встречаемость *Sphagnum fuscum* пока остается в 2 раза ниже, чем в исходном сообществе.

Таким образом, проведенный многолетний мониторинг структуры и динамики растительных сообществ в естественных и нарушенных условиях северной тайги Западной Сибири позволил охарактеризовать структуру растительного покрова и проследить смены фитоценозов под влиянием изменений климата и стадии восстановления растительного покрова на территориях с удаленной растительностью и на участках, подвергшихся пожарам.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 09-05-01068-а.

Список литературы

Андреев В. Н. 1972. Изучение антропогенных воздействий на растительность Арктики и Субарктики //Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л. С. 43–49. — *Антропогенные* изменения экосистем Западно-Сибирской газоносной провинции. 2006. / Под ред. Москаленко Н. Г. М. 358 с. — *Дружинина О. А., Мяло Е. Г.* 1990. Охрана растительного покрова Крайнего Севера: проблемы и перспективы. М. 175 с. — *Ландшафты* криолитозоны Западно-Сибирской газовой провинции. 1983 / Под ред. Мельникова Е. С. Новосибирск. 185 с. — *Матвеева Н. В.* 1989. Общие тенденции антропогенных изменений растительности тундровой зоны // Бот. журн. Т. 74. № 3. С. 426–431. — *Москаленко Н. Г.* 1980. Влияние зональности и экологических условий на горизонтальную структуру фитоценозов плоскобугристых торфяников Западной Сибири // Экология, № 3. С. 7–12. — *Сумина О. И.* 1996. Изучение синантропной

флоры Крайнего Севера России // Флора антропогенных местообитаний Севера. М. С. 16–30. — *Шилова И. И.* 1977. Первичные сукцессии растительности на техногенных песчаных обнажениях в нефтегазодобывающих районах Среднего Приобья // Экология. № 6. С. 5–14. — *Chapin S. F., Shaver G. R.* 1981. Changes in soil properties and vegetation following disturbance of Alaskan Arctic tundra. // J. Appl. Ecol. Vol. 18. № 2. P. 605–617. — *Ebersole J. J., Webber B. J.* 1983. Biological decomposition and plant succession following disturbance on the Arctic Coastal Plain, Alaska // Permafrost: 4th Int. Conf. Proc. Washington, D. C. P. 266–271. — *McKendrick J. D.* 1987. Plant succession on disturbed sites, north slope, Alaska, U. S. A. // Arct. and Alp. Res. Vol. 19. № 4. P. 554–565.

СОСТАВ И СТРУКТУРА ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ПАРЦЕЛЛ *QUERCETA ROBURIAE*

Е. М. Насута, О. В. Созинов

Гродненский государственный университет им. Янки Купалы
230023, Республика Беларусь, Гродно, ул. Э. Ожешко, 22. E-mail: tauris@mail.ru

Ключевые слова: *Querceta, парцелла, жизненная форма, ярус.*

Сложившиеся растительные сообщества следует рассматривать как природную динамическую саморегулирующуюся систему, изменяющуюся в пространстве и времени. Ценотические популяции эдификаторных видов в процессе непрерывной смены поколений формируют большое разнообразие микроместообитаний в сообществе, в том числе через изменение светового режима подпологового пространства. Для многих лесных видов, в том числе и для *Quercus robur* L. (дуба черешчатого), «окна» полога являются необходимым условием возобновления.

Вместе с тем, общей проблемой современных широколиственных лесов Европы является отсутствие полночленных популяций *Quercus robur* L. и как следствие — сокращение площадей, занимаемых дубравами. Негативная тенденция отмечена и для Беларуси: в 1901 г. дубравы занимали 8.7 % лесопокрытой площади республики, 1933 г. — 5.4 %, 1957 г. — 4.8 %, 2007 г. — 3.5 %.

В настоящее время одной из задач стратегии развития лесных ресурсов Беларуси в связи с оптимизацией структуры лесов, рациональным лесопользованием и лесовосстановлением, является увеличение площади дубовых насаждений до 4.5 % от общей лесопокрытой площади. В связи с чем принципиальным становится выявление динамики развития и особенности функционирования дубрав как основы рационального использования, воспроизводства природных ресурсов и сохранения биоразнообразия.

Изучение видового состава разновозрастных парцелл является первым этапом в фитоценотическом исследовании мозаичности разновозрастных сообществ с дубом черешчатым.

Цель работы — выявление особенностей флористического состава и эколого-ценотической структуры травяно-кустарничкового яруса разновозрастных парцелл *Querceta roburiae.*

Исследования проводили на территории урочища Грандичи (4-й и 6-й кварталы Неманского лесничества Гродненского лесхоза; Неманский геоботанический район Неманско-Предполесского округа подзоны грабово-дубово-темнохвойных лесов) в полевые сезоны 2007–2009 гг. методом постоянных пробных площадей (ППП) (S = 400 м^2 × 12) в парцеллах («окнах») среднего и малого размера сосново-широколиственных фитоценозов, дифференцированных по площади и степени зарастания. Происхождение всех «окон» — ветровальное. Геоботанические параметры травяно-кустарничкового яруса снимали в пределах 12 учетных площадок (УП = 1 м^2), заложенных по диагонали в каждой ППП, где кроме видового состава высших растений отмечали их проективное покрытие (%) и вычисляли встречаемость (%).

Для каждого биотопа рассчитывали основные экологические режимы по Д. Н. Цыганову (1983). Полученные геоботанические данные вносили в БД MS Access, анализировали с помощью программ FDATable (мера флористического включения) и Statistica 6.0 (базовая статистика, корреляционный анализ).

В результате анализа полученных геоботанических данных в разновозрастных парцеллах дубрав нами выявлено 86 видов сосудистых растений, относящихся к 77 родам, 40 семействам, 3 отделам. При этом отмечено следующее таксономическое распределение (табл. 1). Соотношение объема классов *Magnoliopsida* и *Liliopsida* составляет 5.2 : 1.

Таблица 1

Таксономическая структура травяно-кустарничкового яруса парцелл

Отдел	Класс	Количество семейств		Количество родов		Количество видов	
		шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа
Equisetophyta	*Equisetopsida*	1	2.50	1	1.30	1	1.16
Polypodiophyta	*Polypodiopsida*	2	5.00	2	2.60	4	4.65
Magnoliophyta	*Magnoliopsida*	34	85.00	61	79.22	68	79.07
	Liliopsida	3	7.50	13	16.88	13	15.12
Итого		**40**		**77**		**86**	

Наибольшим количеством видов представлены семейства *Rosaceae* Juss., *Poaceae* Barnhart, *Lamiaceae* Lindl., *Fabaceae* Lindl., *Ranunculaceae* Juss., *Asteraceae* Dumort., *Caprifoliaceae* Juss., *Pyrolaceae* Dumort., *Scrophulariaceae* Juss., *Liliaceae* Juss., *Aspidiaceae* Mett. et Frank. На долю их приходится 57 % от общего количества выявленных видов. Более чем одним видом представлены также семейства: *Apiaceae Lindl., Cyperaceae Juss., Betulaceae S.F. Gray, Caryophyllaceae Juss., Ericaceae Juss., Geraniaceae Juss., Salicaceae Mirb., Violaceae Batsch.* Таким образом, на оставшиеся 21 семейство приходится 24.4 % от общего числа видов.

К числу крупнейших родов относятся: *Rubus, Dryopteris, Vaccinium, Geranium, Pyrola, Veronica, Viola*, суммарно включающие 18.6 % флористического богатства фитоценоза.

В числе выявленных видов отмечены два охраняемых вида — *Melittis sarmatica* Klok. (VU), *Anemome sylvestris* L. (NT) и редкий для Беларуси *Viola suavis* Bieb.

Поскольку образующиеся в пологе леса «окна» характеризуются выраженной динамикой развития, а сукцессионные процессы на разных стадиях проявляют сходные закономерности изменений парцеллярно-возрастной организации сообществ, представляется возможным выделение общих этапов развития возрастных парцелл.

По степени зарастания и доминирующим видом нами выделены три стадии развития парцелл, классифицированные по А. И. Широкову (2006): 1) парцеллы крупнотравья и разросшегося подлеска, к которым отнесены ППП 1, 2, 4, 5, 8, 10 и 12; 2) парцеллы подроста и крупнотравья — ППП 6, 7, 9, 11; 3) парцеллы сомкнувшегося молодого древостоя — ППП 3 (табл. 2).

Таблица 2

Экологическая характеристика парцелл

Характеристика местообитания							
Тип парцеллы	№ ППП	Градации экологических факторов (по Д. Н. Цыганову)					
		HD	TR	NT	RC	LC	FH
1	1	12.47	4.36	8.49	8.63	2.57	1.68
	2	12.79	4.09	6.88	6.38	4.31	1.72
	4	12.21	5.33	6.84	6.46	4.83	2.49
	5	12.51	4.64	6.97	7.13	4.8	3.83
	8	13.49	5.94	8.75	6.79	5.15	2.01
	10	13.3	5.09	7.19	6.96	4.22	1.88
	12	12.52	4.5	6.08	6.83	4.89	3.14
2	6	12.59	3.93	7.54	7.61	4.98	3.01
	7	13.46	4.07	7.97	8.01	3.81	2.63
	9	14.12	6.36	8.29	7	5.48	1.54
	11	12.65	5.44	6.21	8.35	4.3	1.79
3	3	10.88	5	10.51	10.36	10.33	–

Примечание. HD — гидрорежим, TR — солевой режим, NT — азотный режим, RC — кислотный режим, LC — световой режим, FH — режим переменности увлажнения почв.

При сравнительном анализе соотношения видового богатства и суммарного среднего проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса отмечена относительная стабильность по количеству видов в парцеллах, отнесенных к одной стадии развития, тогда как по обилию отмечены значительные различия (рис. 1). Также установлено наличие обратной корреляции между типом окна (по мере зарастания) и количеством видов ($r = –0.87$, $p < 0.05$).

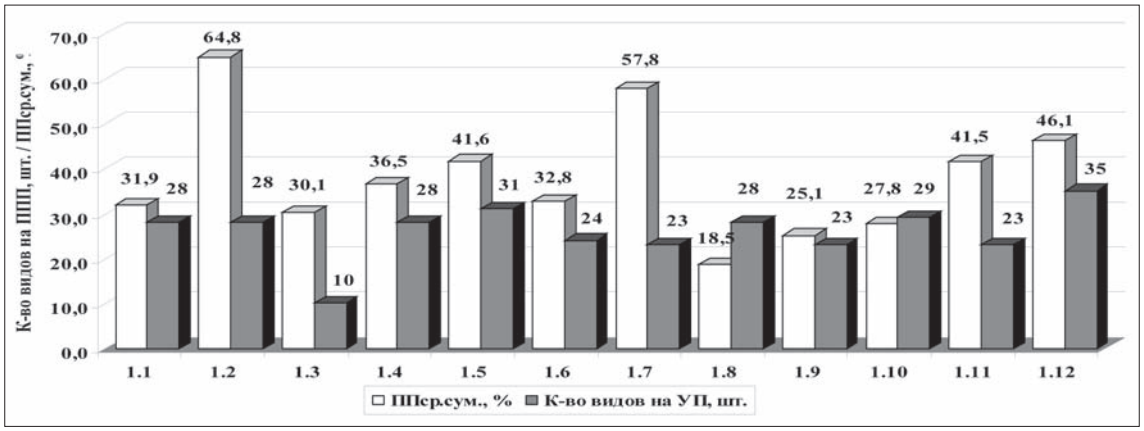


Рис. 1. Количество видов и среднее проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса парцелл.
По осям абсцисс — номера ППП; по осям ординат — среднее суммарное относительное проективное покрытие, выраженное в %, и количество видов на данной ППП.

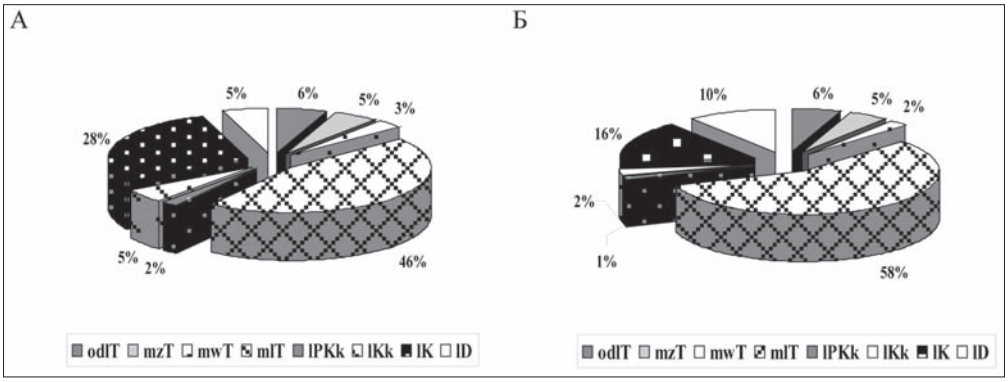


Рис. 2. Спектр жизненных форм по И. Г. Серебрякову.

А — по среднему суммарному проективному покрытию видов, %; Б — по количеству видов, шт. odlT — одно-двулетние летнезеленые травы; mzT — многолетние зимнезеленые травы; mwT — многолетние вечнозеленые травы; mlT — многолетние летнезеленые травы; lPKk — летнезеленый полукустарничек; lKk — летнезеленый кустарничек; lK — летнезеленый кустарник; lD — летнезеленое дерево.

В спектре жизненных форм (по И. Г. Серебрякову), как по количеству видов, так и по обилию, преобладают травянистые многолетние летнезеленые виды (рис. 2); участие летнезеленых полукустарничков — минимально.

Вместе с тем доминирование летнезеленых деревьев и летнезеленых многолетних трав в спектре жизненных форм более ярко выражено при видовом соотношении (68 % от общего числа видов), тогда как доля их в создании проективного покрытия снижается до 51 %. Обратный эффект наблюдается для летнезеленых кустарников и летнезеленых кустарничков: занимая соответственно 16 % и 2 % от общего числа видов, они формируют в сумме 33 % проективного покрытия.

Для всех изученных сообществ характерен высокий уровень флористической общности, а также отмечен высокий процент включения флористического состава (до 82 %) зрелых парцелл в таковой ценозов, находящихся на более ранних стадиях сукцессии (рис. 3).

При использовании экологических шкал для выявления градаций факторов в изученных ценозах выявлено, что для парцелл первого типа характерен диапазон освещения, свойственный типам от кустарникового до светло-лесного, в парцеллах второго типа наблюдается сужение диапазона (от разреженно-лесного до светло-лесного типов), тогда как в парцеллах третьего типа диагностируется уже ультратеневой тип. Аналогичные экологически объяснимые тенденции факторов отмечены и для других режимов (табл. 2).

Таким образом, в результате геоботанических исследований в окрестностях г. Гродно (Беларусь) состава и структуры травяно-кустарничкового яруса дубрав на уровне парцелл различных стадий демутации выявлены основные тенденции изменения флористического состава при общем доминировании летнезеленых многолетних трав и высоким уровнем флористической общности сообществ. Полученные результаты согласуются с литературными данными о естественном уменьшении видового богатства по мере развития парцеллы на фоне соответствующего изменения экологических режимов.

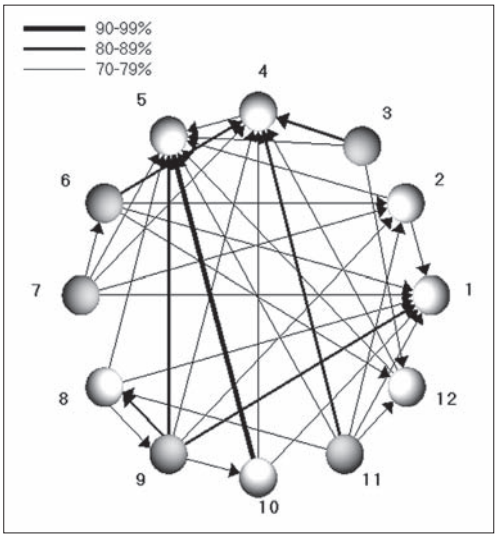


Рис. 3. Ориентированный мультиграф бинарных отношений на основе множества мер включения видового состава парцелл.

Нумерация вершин соответствует нумерации ППП. Порог значимости 70 %, на графах отмечены меры включения от 40 % и выше.

Список литературы

Цыганов Д. Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 197 с. — *Широков А. И.* 2006. Парцеллярно-возрастная организация ненарушенных хвойно-широколиственных фитоценозов европейской России. [Электрон. ресурс] // Материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Режим доступа: http://www.ksu.ru/conf/botan200/

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ ЗАПАДНЫХ СКЛОНОВ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Л. А. Новикова

Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского
440026, Пенза, ул. Лермонтова, 37. E-mail: la_novikova@mail. ru

Ключевые слова: *луговые степи, картирование, структура, динамика, охрана.*

На западных склонах Приволжской возвышенности луговые степи как зональный тип растительности сохранились только на территории Пензенской области в составе Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь»: «Кунчеровская степь» в Неверкинском р-не, «Попереченская степь» в Пензенском р-не и «Островцовская лесостепь» в Колышлейском р-не. Эти степные участки располагаются в разных частях Приволжской возвышенности и принадлежат разным речным бассейнам: Попереченский (252 га) и Островцовский (352 га) находятся на западе в бассейне р. Дон, а Кунчеровский участок (190 га) — на востоке в бассейне р. Волги. Открытие и изучение этих степей связано с именами знаменитых ботаников И. И. Спрыгина (1896, 1900 и др.) и Б. А. Келлера (1903).

Природные условия этих заповедных участков значительно отличаются. Два из них занимают пониженные местоположения с меньшими абсолютными высотами: Попереченский (265 м) и Островцовский (220 м) на меловой основе, перекрытой четвертичными отложениями в зоне действия ледника. Кунчеровский участок располагается на наиболее возвышенной местности (330 м) на палеогеновой основе, которая никогда не покрывалась ледником. В связи с этим значительно различаются их почвы и почвообразующие породы. На Попереченском участке преобладают выщелочные черноземы, развивающиеся на покровных суглинках, и на Островцовском участке — типичные, выщелочные и оподзоленные черноземы на моренах. А для Кунчеровского участка характерны легкосуглинистые выщелоченные и неполноразвитые черноземы с выходами песков по южным склонам.

Исследования по изучению структуры и динамики растительного покрова заповедных степных участков проводились методом повторных геоботанических картирований. Первое детальное картирование этих участков нами было проведено сразу же после создания заповедника «Приволжская лесостепь» в 1989 г., а второе — спустя примерно 10 лет сохранения степей в условиях отсутствия всякого антропогенного вмешательства. Исследования проводились на территории Островцовского участка — в 1990 и 2000 гг.; Кунчеровского — в 1991 и 2002 гг.; Попереченского — в 1992 и 2003 гг. Картирование растительности осуществлялось выборочно-статистическим методом (Нешатаев, 1971; Нешатаев, Ухачева, 2001) с некоторыми изменениями. В итоге для каждого участка были сделаны по две геоботанических карты в масштабе 1 : 5000 (Новикова, 1993, 2004, 2009, 2010; и др.).

В структуре травяной растительности трех степных участков природного государственного заповедника «Приволжская лесостепь (Попереченского, Островцовского, Кунчеровского) была выделена 91 ассоциация, из которых 48 относятся к степям (8 — к настоящим степям и 40 — к луговым степям) и 43 — к остепненным лугам. Кроме этого, на территории заповедника описано большое разнообразие настоящих, болотистых лугов и низинных болот, а также лесная и кустарниковая растительность (табл.).

В итоге проведенных исследований нами были установлено, что на всех трех участках присутствуют ассоциации луговых степей с доминированием ковыля узколистного *Stipa tirsa*, ковыля перистого *S. pennata*, костреца берегового *Bromopsis riparia* и мезоксерофитного разнотравья, а также ассоциации остепненных лугов к с преобладанием вейника наземного *Calamagrostis epigeios*, мятлика узколистного *Poa angustifolia*, пырея среднего *Elytrigia intermedia* и ксеромезофитного разнотравья. Латинские названия видов приводятся по С. К. Черепанову (1995).

Наибольшее ценотическое разнообразие отмечается на Попереченском и Островцовском участках (по 61 таксону), что связано с более неоднородными условиями местообитаний, а также большей степенью их залесения. Только для этих участков характерны ассоциации остепненных лугов с доминированием и участием костреца безостого *Bromopsis inermis*, а также кустарниковые луговые степи и остепненные луга с участием кустарников: спиреи городчатой *Spiraea crenata*, ракитника русского *Chamaecytisus ruthenicus*, миндаля низкого *Amygdalus nana*, вишни кустарниковой *Cerasus fruticosa*, сливы колючей (терна) *Prunus spinosa*, розы коричной (шиповника) — *Rosa majalis* и др. Вместе с тем, на южных крутых склонах «Островцовской лесостепи» сохраняются ассоциации настоящих степей с господством ковыля волосовидного *Stipa capillata*, овсеца пустынного *Helictotrichon desertorum* и ксерофитного разнотравья, которые практически полностью выпали из структуры растительного покрова Попереченской степи.

Растительность «Кунчеровской степи» отличается меньшим разнообразием (26 таксонов), что связано с более однородным рельефом и сравнительно бедными песчаными почвами. Своеобразие этого участка состоит в том, что на водораздельных поверхностях распространяются ассоциации луговых степей с доминированием овсеца пустынного — *Helictotrichon desertorum*, ковыля опушеннолистного *Stipa dasyphylla* и осоки приземистой *Carex supina*, полностью отсутствующих на других участках**.** А по склонам преимущественно южной экспозиции развиваются ассоциации настоящих степей с участием ковыля аномального

Stipa anomala, келерии сизой *Koeleria glauca*, овсяницы палесской *Festuca pallens* и ксерофитного (псаммофитного) разнотравья.

За 10 лет существования степей в условиях режима абсолютной заповедности можно наблюдать некоторую тенденцию изменения растительности всех трех участков в сторону мезофитизации (табл.). На Попереченском участке степи сократили свое присутствие почти вдвое (с 44.5 до 24.6 %) и широкое распространение получают степные кустарники, которые формируют кустарниковые луговые степи и остепненные луга, а также кустарниковый тип растительности. Лесная растительность здесь не получила большого развития и ограничивается лишь небольшой осиновой рощицей по днищу балки. Степи удерживаются только на тех участках, которые относятся к очень старым залежам (более 200 лет), испытывали воздействие пожаров или подвергались интенсивному выпасу до присоединения к заповеднику (по склонам балок).

Таблица

Соотношение основных типов растительности на степных участках заповедника «Приволжская лесостепь» (1990–2003 гг.)

Основные синтаксоны	Кунчеровская степь		Попереченская степь		Островцовская лесостепь	
	1991 г.	2002 г.	1992 г.	2003 г.	1990 г.	2000 г.
СТЕПИ	**84. 6**	**84. 7**	**44. 5**	**24. 6**	**80. 0**	**55. 0**
Настоящие степи	15. 3	17. 6	0	0	0. 6	2. 1
Дерновинно-злаковые	10. 0	17. 0	0	0	0. 6	1. 7
Разнотравные	5. 3	0. 6	0	0	0	0. 4
Луговые степи	69. 3	67. 1	44. 5	24. 6	79. 4	52. 9
Дерновинно-злаковые	46. 0	48. 7	11. 2	4. 4	6. 0	10. 4
Корневищно-злаковые	10. 7	11. 8	1. 1	1. 7	0	1. 5
Дерновинно-осоковые	0	0. 6	0	0	0	0
Разнотравные	12. 6	4. 8	20. 5	16. 2	55. 4	35. 3
Кустарниковые	0	1. 2	11. 7	2. 3	18. 0	5. 7
ЛУГА	**15. 4**	**15. 3**	**55. 2**	**73. 8**	**20. 0**	**45. 0**
Остепненные луга	15. 4	15. 3	52. 9	61. 8	2. 4	32. 5
Дерновинно злаковые	0	0	0	0. 6	0	0
Корневищно-злаковые	15. 4	14. 1	29. 0	23. 7	2. 4	23. 1
Разнотравные	0	1. 2	16. 1	29. 5	0	6. 9
Кустарниковые	0	0	7. 8	8. 0	0	2. 5
Настоящие луга	0	0	2.0	9.2	7.1	5.5
Дерновинно злаковые	0	0	2. 0	0	7.1	4.9
Корневищно-злаковые	0	0	0	0. 6	0	0
Разнотравные	0	0	0	7.4	0	0.6
Кустарниковые	0	0	0	1.2	0	0
Болотистые луга	0	0	0.3	2.8	10.5	7.0
Дерновинно злаковые	0	0	0.3	1.1	10.5	7.0
Разнотравные	0	0	0	1.7	0	0
БОЛОТА	**0**	**0**	**0. 3**	**1. 6**	**0**	**0**
Всего	190 га	190 га	252га	252 га	207га	142га
%	100	100	100	100	100	100

Наиболее глубоко процесс залесения зашел в «Островцовской лесостепи», где лесками и кустарниками покрывалась сначала треть, а позже почти половина территории участка (с 29 до 49 %). Травяная растительность этого участка также претерпела существенные изменения: степи сократили свою площадь с 80 до 55 %. Они сохранились лишь по южным склонам, которые до организации заповедника находились в условиях интенсивного антропогенного влияния (выпас). Заповедный режим способствовал восстановлению степей на склонах, в то время как водораздельная растительность практически полностью утратила свой степной характер.

Значительно медленнее этот процесс протекает в «Кунчеровской степи»: за 10 лет участие степей практически осталось прежним (около 84 %), но это не означает, что растительность участка при этом не изменилась. На водораздельных поверхностях дерновинно-злаковые луговые степи сменяются корневищно-злаковыми остепненными лугами с доминированием вейника наземного. Напротив, на крутых склонах южной экспозиции, где травяной покров был сильно нарушен пастьбой, идут восстановительные сукцессии, сопровождающиеся формированием настоящих степей с доминированием ковыля аномального.

Проведенные нами мониторинговые исследования позволяют установить факторы, которые определяют дифференциацию степной растительности на Приволжской возвышенности, а также направление и интенсивность динамических процессов в растительном покрове заповедных степей. В условиях абсолютно заповедного режима наблюдается тенденция к замещению степей лугами с последующим зарастанием их кустарниками и деревьями. Таким образом, в современных условиях можно наблюдать процесса формирования лесостепи в отсутствии антропогенного влияния. Этот процесс проявляется на разных степных участках различно в зависимости не только от природных условий, из которых определяющими являются

элементы рельефа и почвообразующие породы, но и от характера использования степей до организации заповедника и продолжительности самого периода заповедности.

Следует отметить, что аналогичные процессы протекают и в Курских степях, например в «Казацкой степи», растительность которой на основной территории сохраняется в режиме ротационного сенокошения (Нешатаев и др., 1982; Нешатаев, Ухачева, 2001; Новикова и др., 2011; и др.). Трехкратное геоботаническое картирование «Казацкой степи», проведенное под руководством доцента кафедры геоботаники и экологии растений СПбГУ Ю. Н. Нешатаева, а также наше совместное в В. Н. Ухачевой последнее картирование ключевых участков в 2009 — 2010 гг. показало, что водораздельные луговые степи сменяются разнотравными остепненными лугами с участием рейграса высокого — *Arrhenatherum elatius* как на косимых, так и на некосимых вариантах степей.

Вопрос о геоботаническом районировании Пензенских степей нельзя считать окончательно решенным. Согласно Е. М. Лавренко (1980), Курские (Стрелецкая, Казацкая), Белгородские (Ямская) и Пензенские (Попереченская и Кунчеровская) степи относятся к одной Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточноевропейской провинции луговых степей и остепненных лугов. В ее пределах, как известно, выделяют более мелкие региональные варианты луговых степей и остепненных лугов: среднерусские с двумя разностями (северной и южной), окско-донские и приволжские. При этом Курские и Белгородские степи принадлежат южной разности, а Пензенские степи относятся к северной разности среднерусских луговых степей и остепненных лугов.

Детальное изучение структуры и динамики Пензенских луговых степей показало, что растительность «Кунчеровской степи» на палеогеновых отложениях значительно отличается от других участков луговых степей и обнаруживает большое сходство с приволжскими степями (Лавренко, 1940, 1956, 1980; Благовещенский, 2005). Поэтому границу между среднерусскими и приволжскими луговыми степями следует провести по р. Суре, которая является важным историческим и природным рубежом.

К северной разности подпровинции среднерусских луговых степей и остепненных лугов должны быть отнесены только «Попереченская степь» и «Островцовская лесостепь» на основании отсутствия таких видов, как пион тонколистный *Paeonia tenuifolia*, катран татарский *Crambe tataria*, зопник клубненосный *Phlomis pungens*, шалфей поникающий *Salvia nutans* и др. Доказательством более южного характера Курских и Белгородских степей может служить и то обстоятельство, что некоторые виды, обитающие в «Казацкой степи» на водоразделе, в Пензенской области встречаются в особых эдафических условиях. Например, василек русский *Centaurea ruthenica* произрастает только на выходах мергеля (памятник природы «Урочище Чердак»), а крестовник эруколистный *Senecio erucifolius* встречается исключительно по засоленным местообитаниям и т. п.

Установленные нами факторы, определяющие динамику зональных луговых степей на Приволжской возвышенности, свидетельствуют о неизбежности их трансформации в современных климатических условиях в луговые, кустарниковые и даже лесные сообщества. Причиной этого могут быть не только климатические условия, но и отсутствие степной фауны, которая поддерживает степной характер растительности. Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь» создавался именно с целью сохранения зональных луговых степей, поэтому на его территории следует ввести такой режим с элементами антропогенного влияния (покос, выпас и др.), который бы имитировал воздействие зоологического компонента на растительность. Организация подобных мероприятий в заповеднике позволит сохранить флористическое и ценотическое разнообразие степей юго-запада Приволжской возвышенности.

Список литературы

Благовещенский В. В. 2005. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск. 715 с. — *Келлер Б. А.* 1903. Из области черноземно-ковыльных степей // Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии. Казань. 130 с. — *Лавренко Е. М.* 1940. Степи СССР / Растительность СССР. Т. 2. М.; Л. С. 1–266. — *Лавренко Е. М.* 1956. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М.; Л. Т. 2. С. 595–729. — *Лавренко Е. М.* 1980. Степи. // Растительность европейской части СССР. Л. С. 203–270. — *Нешатаев Ю. Н.* 1971. Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций // Методы выделения растительных ассоциаций. Л. С. 181–206. — *Нешатаев Ю. Н., Новикова Л. А., Ухачева В. Н.* 1982. Динамика растительности Казацкой степи. //Научное наследие В. В. Алехина и развитие его идей в заповедном деле: Тез докл. науч. сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Алехина (Курск, июнь 1982). Курск. С. 49–52. — *Нешатаев Ю. Н., Ухачева В. Н.* 2001 Мониторинг растительности Среднерусской лесостепи // Вестн. СПб. ун-та. Серия 3 Биолог. Вып. 2. С. 55–66. — *Новикова Л. А.* 1993. Динамика Пензенских луговых степей и проблема их сохранения // Бюл. «Самарская лука». Самара. Вып. 4. С. 111–128. — *Новикова Л. А.* 2004. Мониторинг травяного компонента Островцовской лесостепи // Изв. Самарского НЦ РАН. Спец. вып. Научное наследие России. Ч. 2. С. 295–305. — *Новикова Л. А.* 2009. Структура и динамика растительности Попереченской степи // Изв. Самарского НЦ РАН. Т. 11. Вып. 1 (4). С. 622–629. — *Новикова Л. А.* 2010. Мониторинг растительности Кунчеровской степи // Поволжский экологический журнал. Вып. 4. С. 51–60. — *Новикова Л. А., Строкина Е. И., Ухачева В. Н.* 2011. Продолжение мониторинга Казацкой степи (ЦЧЗ им. В. В. Алехина) // Развитие геоботаники: история и современность: Материалы Всерос. конф., посвящ. 80-летию кафедры геоботаники и экологии растений С.-Петербургского (Ленинградского) гос. ун-та и юбилейным датам его преподавателей (СПб., 31 января – 2 февраля 2011). СПб. С. 86. — *Спрыгин И. И.* 1896. Материал к флоре

губерний Пензенской и Саратовской // Тр. Об-ва естествоиспыт. при Имп. Казанском ун-те. Казань. Т. 26. Вып. 6. С. 1–75. — *Спрыгин И. И.* 1900. Почвенные и ботанические исследования в Пензенском и Городищенском уездах в 1896–1899 гг. // Тр. Об-ва естествоиспыт. при Имп. Казанском ун-те. Казань. Т. 33. Вып. 5. С. 1–60. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ВСЛЕДСТВИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ ТЕРРИТОРИИ

Н. М. Новикова[1], Н. А. Волкова[1], С. С. Уланова[2], А. А. Вышивкин[1]

[1] Институт водных проблем РАН
119333, Москва, ГСП-1, ул. Губкина, 3. E-mail: novikova@aqua.laser.ru

[2] Институт комплексных исследований аридных территорий
358005, Республика Калмыкия, Элиста, ул. Хомутникова, 111. E-mail: institute@elista.ru

Ключевые слова: *атмосферное увлажнение, водохозяйственная деятельность, искусственные водоемы, растительные сообщества, сукцессии.*

Современные изменения климата и хозяйственная деятельность человека стали причиной широкомасштабного преобразования водного режима территорий и, как следствие, — гидрогенной трансформации биоты не только гидроморфных, но и автоморфных ландшафтов. Данное исследование ставит целью рассмотреть особенности изменений в растительности как компоненте наземных экосистем степной зоны на локальном уровне, что позволяет выявить многообразие тенденций их динамики в масштабе степного биома.

Изменение климата в регионе и динамика растительности. Для территории европейской части России, располагающейся в степной зоне, как свидетельствуют проведенные исследования (Антропогенные…, 2003; Золотокрылин, Черенкова, 2006; Кузьмина, 2007; Новикова, Назаренко, 2007), в XX и начале XXI в. характерны возрастание осадков и увеличение температур зимнего периода (тенденция гумидного потепления) как региональное проявление глобального потепления климата. Климатические изменения способствовали возрастанию влагообеспеченности и изменению водного режима как автоморфных, так и гидроморфных ландшафтов.

Благодаря снижению зимних температур, осадки часто выпадают в жидком виде, что способствует их более равномерному распределению по элементам мезо- и микрорельефа, увеличению влагозапасов в почве и переводу части поверхностного стока в подземный. Одним из важных следствий этого процесса явилось увеличение питания и подъем уровня грунтовых вод. Это явление также приобрело региональный характер и зафиксировано в Каменной степи (Голубаш, Сенцова, 2006), в пределах Волго-Донского междуречья (Ростовская область; Назаренко О. В., 2006). Подъем уровня грунтовых вод, начиная с 1950-х гг. XX века со средней скоростью 11 см в год отмечается также и на Прикаспийской низменности, на левобережье Волги (Джаныбекский стационар). В настоящее время грунтовые воды здесь фиксируются на глубине 4–5 м от поверхности, а граница капиллярной каймы находится на глубине 2 м от поверхности.

Увеличение весенних влагозапасов, как и рост осадков, в ряде регионов обусловили увеличение годичной продукции надземной фитомассы. Это явление было прослежено на территории Калмыкии А. Н. Золотокрылиным на основании показателя NDVI (нормализованный разностный индекс растительности).

На территории Волго-Уральского междуречья в Саратовской области рост влагообеспеченности в конце XX – начале XXI в. совпал по времени со снижением сельскохозяйственного пресса. Это определило развитие демутационных процессов в растительности на залежи и заброшенных пастбищах и способствовало росту богатства и разнообразия биоты как за счет расселения местных видов, так и благодаря возросшей возможности проникновения видов лесного фаунистического комплекса с севера из-за увеличения осадков и представителей пустынного мезофильного комплекса — в связи с потеплением зим и снижения их снежности.

Наиболее объективную картину развития естественных процессов в экосистемах дают наблюдения на заповедных территориях. Наши исследования на заповедном целинном участке «Персиановская степь» (Ростовская область), сохраняющем характерные черты растительности первобытных степей Приазовья на черноземах обыкновенных, теперь почти полностью распаханных, показали, что здесь, в условиях заповедования, в отсутствии сенокошения и выпаса выявили ряд специфических черт: 1 — развитие мезофитных сообществ с доминированием пырея ползучего (*Elytrigia repens*), костра берегового (*Bromopsis inermis*) и иногда вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*), многолетников (*Lathyrus tuberosus, Vicia tenuifolia*), некоторых двулетних растений (*Melilotus officinalis*); 2 — относительно слабое участие в травостое эфемеров и эфемероидов, столь характерных для степей Приазовья; 3 — разрастание кустарников — караганы (*Caragana frutex*) и миндаля (*Amygdalus nana*), высота которых достигает 70 см.

Начиная с конца 1950-х гг. увлажнение климата на территории Северного Прикаспия по данным метеостанции Джаныбек стало возрастать, годовая сумма осадков к 1998 г. увеличилась на 50 мм за счет их

роста преимущественно в весенне-летний период, зимние температуры возросли на 1.3 °С (Сотнева, 2004). Наши исследования изменений структурно-функциональной организации растительного покрова на этой территории путем сопоставления данных 1950-х и начала 2000-х гг. позволили выявить тенденцию сглаживания различий видового состава на разных элементах микрорельефа (табл. 1) и увеличение ценотической роли дерновинных злаков (типчака, ковылей, житняков, табл. 2) (Новикова, и др. 2004; Вышивкин, 2009).

Таблица 1

Сходство видового состава растительных сообществ между компонентами солонцового комплекса Джаныбекского стационара, %

Компоненты солонцового комплекса	1*	2	3
1950-е			
1*	41 (28/25)**	43	19
2	45	51 (40/29)	37
3	35	46	80 (64/39)
2000-е			

Примечание. *1–3 — сообщества компонентов солонцового комплекса: 1 — микроповышений; 2 — склонов; 3 — западин; ** — перед скобками — общее количество видов, зарегистрированное за два периода наблюдений; в скобках: в числителе — виды, встреченные только в 1950-х гг., в знаменателе — в 2003 г.

Дальнейшее развитие солонцового комплекса даже при условии сохранения повышенного увлажнения, может изменить свою направленность в связи с тем, что идут сложные процессы выравнивания водно-солевого режима почв, располагающихся на разных элементах микрорельефа. В почвенном покрове и грунтовых водах происходит возрастание содержания солей и их токсичности на глубине около 2 м, и этот процесс со временем непременно скажется в растительном покрове. Увеличение фитоценотической роли *Salsola laricina* в 2008–2009 гг. даже в сравнении с 2002–2005 гг. мы связываем именно с засолением почв на глубине около 2 м, куда и проникают корни этого вида и менее солеустойчивых злаков.

Таблица 2

Изменение встречаемости и фитоценотической роли наиболее широко распространенных видов на заповедном участке Джаныбекского стационара за период 1950–2000 гг.

Вид	Встречаемость, %				Фитоценотическая роль		
	0	1	2	3	1	2	3
Festuca valesiaca	66/77	9/62	89/71	100/100	rar-sol/rar-sol	sol/sol-cop	sp/sol-cop
Agropyron desertorum	54/56	63/62	96/89	4/37	rar-sol/rar-sp	sp/sol-cop	sol/sol-sp
Asrtemisia austriaca	59/54	2/10	75/69	10/75	sol/rar-sol	sol-sp/rar-sp	sp/sol-sp
Poa bulbosa	99/50	97/72	100/32	99/50	sp/sol-cop	sp/sol	sp/sol
Stipa capillata	36/49	-/17	13/28	93/60	-/rar-sol	rar-sol/sol-sp	sp/sol-cop
Leymus ramosus	93/47	92/69	100/63	87/22	sol/sol-sp	sp/sol-cop	sol/sol-sp
Kochia prostrata	79/41	100/100	89/30	47/17	sp-cop/sp-cop	sol/rar-sol	rar/rar
Tanacetum achilleifolium	86/40	74/24	94/73	89/27	sol/sol-sp	sp-cop/sp-cop	rar-sol/rar-sol
Artemisia pauciflora	67/22	100/79	72/11	31/5	sp-cop/rar-sp	rar-sol/rar-sol	rar/rar-sol

Примечание. Встречаемость: 0 — рассчитана для всего участка; 1–3 — рассчитана раздельно для каждого компонента солонцового комплекса (1 — микроповышения, 2 — склоны, 3 — западины). В числителе — показатели по описаниям 1950-х гг., в знаменателе — по описаниям 2000-х гг.

Рассмотренные процессы естественной трансформации растительного компонента экосистем, происходящие под влиянием увеличения увлажненности степного региона на юге европейской части России в XX и начале XXI в., имеют разные формы проявления, но их сближает возрастание годичной продукции фитомассы и тенденция к развитию сукцессионного процесса в направлении гидроморфизации.

Процессы переувлажнения локального масштаба в богарных автоморфных агроландшафтах. Современные природные климатические изменения наложились на широкомасштабные антропогенные преобразования водного режима распаханных степных территорий и в определенных ландшафтных условиях обусловили возникновение новых очагов переувлажнения или усиление существующего переувлажнения из-за повышения грунтовых вод либо появления верховодки. В периоды повышения увлажненности климата эти процессы усиливаются. Основываясь на данных, полученных на 58 обследованных участках очагов локального переувлажнения на плакорах, в 1997–2004 гг. в пределах юго-восточной окраины Донецкого кряжа (Ростовская область), при обеспеченности осадков $P \geq 75\%$ наблюдается максимум площадей переувлажненных земель, при $P \leq 25\%$ — минимум (Волкова, Назаренко, 2005).

В подобных условиях локального переувлажнения в агроценозах распределение растительности внутри переувлажненных участков имеет концентрический характер и зависит от запаса почвенной влаги. Во все сроки наблюдений наибольший запас находится под тростниковыми сообществами (*Phragmites australis*, рис. 1, б–в), в центре переувлажненного участка. В направлении от центра, при снижении влаги в почве формируются сообщества с доминированием пырея ползучего (*Elytrigia repens,* рис. 1, д), и на контакте

очага переувлажнения с выращиваемыми культурами располагается сорнотравье с преобладанием бодяка и дурнишника (*Cirsium arven*se, *Xanthium strumarium*, рис. 1, а, е).

Локальное переувлажнение в степных агроландшафтах следует рассматривать как опасное явление, так как с ним помимо засоления черноземных почв связано расселение карантинных сорняков (3 вида амброзий, циклахена) и обычных рудеральных видов.

Изменение водного режима ландшафтов и трансформация экосистем под влиянием искусственных водоемов. Для изучения формирования гидроморфных природных комплексов на побережьях водохранилищ вследствие подтопления на юге России были проведены полевые обследования экотонной зоны «вода–суша» в различных ландшафтных условиях на Цимлянском, Пролетарском и Веселовском водохранилищах, в степных районах Волгоградской, Ростовской областей и республики Калмыкия. В зоне гидрогеологического влияния, которая наиболее выражена на Веселовском водохранилище, вследствие подпора сильно засоленных грунтовых вод, создаваемого водохранилищем, широкое развитие получило засоление почв, вплоть до формирования мокрых солончаков на расстоянии от 50 до 500 м от уреза воды в летний период. На разнообразии растительности сказывается множество факторов: характер и степень заливания, глубина залегания грунтовых вод, засоление почв, положение — крутизна склонов, отсутствие волноприбойных обрывов и др. На Цимлянском водохранилище в условиях заливания распространены луговые и древесные сообщества — ивово-тополевые, ветловые, аморфово-ясеневые. На Веселовском и Пролетарском — тростниковые и лугово-солончаковые (Балюк и др., 2007).

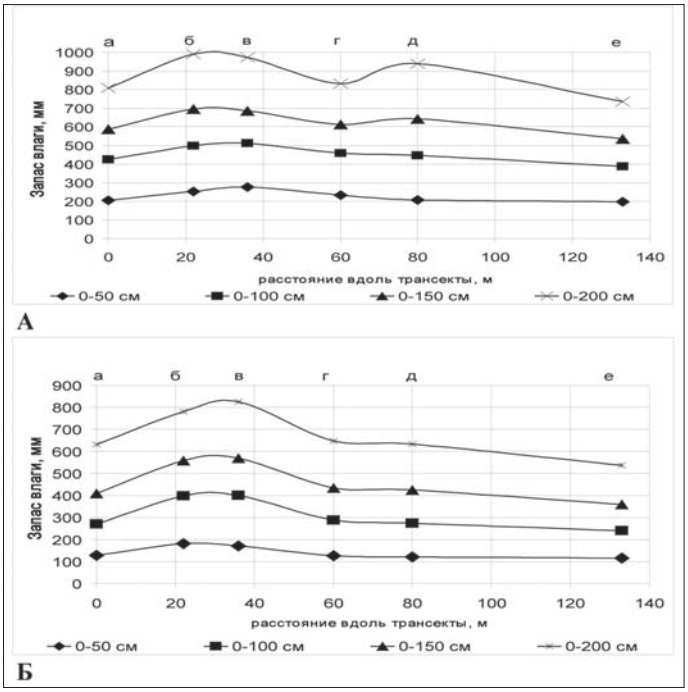


Рис. 1. Изменение весеннего (А) и позднелетнего (Б) запаса влаги в почвах под разными видами растений вдоль трансекты в слоях разной мощности на ключевом участке.

Сообщества с доминированием: а — дурнишника, б — тростника, в — тростника и пырея ползучего, г — астры солончаковой, д — пырея ползучего, е — бодяка. По осям абсцисс — расстояние вдоль трансекты, м; по осям ординат — запас почвенной влаги, мм.

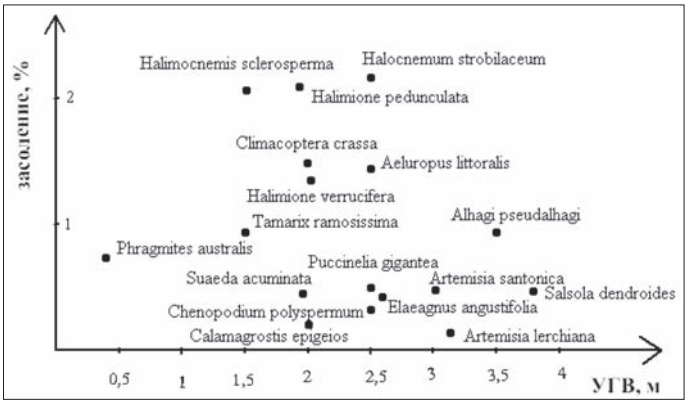


Рис. 2. Ординация растительных сообществ, встреченных на побережье искусственных водоемов Калмыкии по засолению и глубине залегания грунтовых вод.

По оси абсцисс — уровень грунтовых вод, м; по оси ординат — степень засоления грунтовых вод, %.

В условиях опустыненной степи создание искусственных водоемов становится важным фактором формирования повышенного биоразнообразия. Наблюдения в Калмыкии (Новикова и др., 2006; Новикова, Уланова, 2007) показали, что водоемы относительно невелики. Воды в них засоленные и сильно засоленные. Средние многолетние значения колеблются от 1.7 до 10.5 г/л. Близкое залегание (1.5–2.0 м) на побережье сильно минерализованных (7.7–65.9 г/л) грунтовых вод в условиях аридного климата является причиной засоления почв побережий водоемов. Засоление почв изменяется от 0.04 до 5.9 %. На участках весеннего заливания оно преимущественно приповерхностное (0–10 см), что является следствием выпотного режима. На незаливаемых участках с близкими грунтовыми водами засоленным оказывается весь почвенный профиль до грунтовых вод. На побережьях формируются растительные сообщества с доминированием солеустойчивой и галофитной растительности (рис. 2), которая имеет проективное покрытие от 20 до 100 %. Общее число видов достаточно велико (46) (Уланова, 2003).

Заключение

Возрастание увлажнения климата во второй половине XX в. на территории степной зоны обусловило регионально выраженный процесс увеличения первичной продуктивности экосистем и локальное проявление при переувлажнении тенденции мезофитизации растительности. В агроценозах на фоне повышения

урожайности отмечены локальные очаги переувлажнения, создающие условия для возрастание участия сорных и массового распространения карантинных видов. На побережьях водохранилищ под влиянием изменения режима речного стока завершились процессы гидрогенной трансформации ландшафтов: сформировались экотонные системы «вода–суша», включающие комплексы сообществ, приуроченных к условиям ежегодного заливания, подтопления и ежегодного освобождения от воды на короткий период времени. На этих территориях также широкое участие получают инвазийные сорные и галофильные виды.

Список литературы

Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и сопредельных государств в конце XX столетия. 2003 / Отв. ред. Н. И. Коронкевич, И. С. Зайцева. М. 367 с. — *Балюк Т. В., Кутузов А. В., Назаренко О. Г.* 2007. Экотонная система юго-восточного побережья Цимлянского водохранилища // Водные ресурсы. Т. 34. № 1. С. 104–112. — *Волкова Н. А., Назаренко О. Г.* 2005. Растительность природно-территориальных комплексов современного гидроморфизма на юго-восточных отрогах Донецкого кряжа / Ред. Новикова Н. М., Хитров Н. Б. М. 201 с. — *Вышивкин А. А.* 2009. Современные тенденции в изменении растительности солонцового комплекса Северного Прикаспия // Материалы МЦ РГО. Биогеография. Вып. 15. С. 121–129. — *Голубаш Т. Ю., Н. И. Сенцова.* 2006. Изменение водного режима лесостепного агроландшафта // Известия РАН. Сер. географическая. № 3. С. 76–83. — *Золотокрылин А. Н., Черенкова Е. А.* 2006. Изменения индикаторов соотношения тепла и влаги, биопродуктивности в зональных равнинных ландшафтах России во второй половине XX в. // Там же. С. 19–28. — *Кузьмина Ж. В.* 2007. Анализ многолетних метеорологических трендов на юге России и Украины (от лесостепи до пустынь) //Аридные экосистемы. Т. 13. № 32. С. 47–61. — *Назаренко О. В.* 2006. К вопросу о влиянии климатических факторов на грунтовые воды Доно-Донецкого бассейна во второй половине XX столетия // Водные ресурсы. Т. 33. № 4. С. 504–510. — *Новикова Н. М., Волкова Н. А., Хитров Н. Б.* 2004. Растительность Джаныбекского научного стационара // Аридные экосистемы. Т. 10. № 22–23. С. 9–18. — *Новикова Н. М., Назаренко О. Г.* 2007. Современный гидроморфизм: процессы, формы проявления, признаки в экосистемах // Аридные экосистемы. Т. 13. № 33–34. С. 70–82. — *Новикова Н. М., Уланова С. С.* 2007. Геоэкологический мониторинг водных объектов Калмыкии с использованием информационных технологий // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. № 4. С. 106–108. — *Новикова Н. М., Ташинова Л. Н., Уланова С. С.* 2006. Возможные изменения биоразнообразия экотонных систем побережий водоемов Калмыкии в условиях флуктуаций климата // Современные проблемы аридных и семиаридных экосистем Юга России. Сборник научных статей. Ростов-на-Дону. С. 222–249. — *Сотнева Н. И.* 2004. Динамика климатических условий второй половины XX века района Джаныбекского стационара Северного Прикаспия // Известия РАН. Сер. географическая. № 5. С. 74–83. — *Уланова С. С.* 2003. Исследование экотонных систем «вода–суша» на территории Калмыкии // Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Материалы III Междунар. симп. Оренбург. С. 535–537.

БАЛКИ «КАМЕННОЙ СТЕПИ»: ТРАНСФОРМАЦИЯ СТЕПНОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗА 110 ЛЕТ

Л. П. Паршутина

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

Ключевые слова: *степи, трансформация растительности, балки, Воронежская область.*

Предлагаемые материалы не имеют узко-регионального характера, так как большинство типов степных сообществ, а также видов растений, характерных для «Каменной степи», встречаются и в других районах Центрального Черноземья, особенно в его юго-восточной части. Для исследуемого региона выявлена общая тенденция трансформации степной растительности в балках, а для отдельных участков показано конкретное изменение их растительного покрова во времени. Ключевыми составляющими мониторинга сукцессий растительного покрова явились наши геоботанические описания степей на склонах различных экспозиций и их надбровных частях, сделанные в разные годы при инвентаризации растительности балок, а также материалы из литературных и прочих (отчеты о научно-исследовательской работе) источников неодинаковой степени информативности. Привлечение данных известных ученых, проводивших в прошлом исследования в «Каменной степи», позволило выстроить хронологический ряд наблюдений за 110 лет. Из всего спектра факторов, вызывающих трансформацию растительности, мы имели возможность в той или иной степени выделить и оценить влияние климатогенных (гидротермических) и антропогенных (сенокошение, выпас) факторов. Пресс выпаса на растительность столь велик, что он перекрывает воздействие всех других факторов, в конечном итоге приводя к низкой видовой насыщенности степных фитоценозов, нивелированию их состава и структуры. На месте зональных степей возникают растительные сообщества, лишенные признаков самобытности (Мальцева, Паршутина, 1992). С начала описываемого нами хроноряда (1892–2009 гг.) до конца 1990-х гг. явно преобладало давление антропогенных факторов. С конца прошлого столетия на фоне значительного снижения или полного снятия антропогенного воздействия на степную растительность балок начинается ее демутация, роль гидротермических факторов повышается.

История формирования «Каменной степи» и соответственно ей — история исследований ее растительности подробно описана в литературе (Мильков и др., 1971; Каменная степь: лесоаграрные…, 1992; Каменная степь 100 лет…, 1992; Паршутина, 2000; и др.). С 2009 г. она является кластерным участком Воронежского государственного заповедника. Эта небольшая территория (около 6200 гектар) находится на юго-востоке Воронежской области на северных склонах Калачской возвышенности в пределах водораздела рек Битюг и Хопер (левые притоки р. Дон). Характерные для нее черты климата — неравномерность выпадения осадков по годам и периодам года, периодические засухи (раз в 3–4 года), среднегодовая температура воздуха +6 ºС (за последние 100 лет), радиационный индекс сухости — 1.17, что соответствует условиям лесостепи (Котлярова, 1990; Казанцева и др., 2008). Господствующие здесь формы рельефа — равнинные водоразделы. Преобладающие типы почв плакоров — обыкновенные и типичные черноземы. Склоны балок отличаются пестротой почвенного покрова — сочетание участков обыкновенных и типичных черноземов разной степени смытости, карбонатности и солонцеватости; подпочвы — мела, различные пески с прослойками мергеля и т. д. (Каменная степь: лесоаграрные…, 1992). Самая крупная балка «Каменной степи» — Таловая. В пределах изучаемой территории она протянулась с севера на юг более чем на 10 км, являясь ее восточной границей. В 1950 и в 1972 гг. она была перегорожена плотинами. Образовалось 2 водохранилища общей протяженностью около 9 км. В промежутке между строительством плотин склон балки восточной экспозиции с выходами мелов на значительном протяжении был террасирован и залужен, что привело к гибели ряда редких степных сообществ. В настоящее время глубина балки достигает 15 м, ширина — 300–400 м, крутизна склонов 3–6°. Естественные степи с конца XIX в. существовали в «Каменной степи» практически только на склонах ее многочисленных отвершков (балок более мелкого масштаба) и балок Озерки, Осиновая и некоторых других.

Какой была исходная степная растительность на плакорах в исследуемом регионе, неизвестно. Не была она описана и в момент создания степного стационара (1892 г.). Многие известные ботаники, работавшие впоследствии в «Каменной степи», выдвигали по этому поводу свои версии. К. Н. Владимиров (1914): целина «Каменной степи» была исключительно типчаковая. Б. А. Келлер (1921): «Каменная степь» находится в подзоне ковыля узколистного (*Stipa tirsa*[1]). А. И. Мальцев (1924): «Каменная степь» находится на рубеже дернистой со *Stipa pennata* и крупнодерновинной со *S. capillata* степных зон Б. А. Келлера. В. В. Алехин (1925): на плакорах «Каменной степи» были разнотравно-ковыльные (со *Stipa capillata*) степи. Н. С. Камышев (1956а): здесь были не ковыльные, а дерновинно-луговые степи. Ф. Н. Мильков (1950): в «Каменной степи» на водоразделах были луговые степи. Согласно современным данным, «Каменная степь» расположена в пределах Среднерусской лесостепной подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции (Лавренко и др., 1991).

Если исходный степной растительный покров плакоров данного региона так и остался для науки неизвестным, то описание целинных степей в балках осуществлялось многими учеными. Основное внимание всеми исследователями уделялось изучению степной растительности самой крупной балки — Таловой и ее отвершков. Наиболее раннее из известных описаний опубликовано в 1898 г. в материалах Г. И. Танфильева (1953). Оно позволяет воспроизвести облик степей на склонах, правда, в самых общих чертах. Из данной работы достоверно известно, что в конце XIX в. в балке Таловой и в ее многочисленных отвершках существовали мало нарушенные естественные степи со *Stipa lessingiana* и *S. capillata*. А. И. Мальцев (1924) также описывал на склонах балки Таловой ковыльный растительный покров. Он отмечал, что травостой склонов не выкашивается, а лишь умеренно стравливается. Это подтверждает и В. В. Алехин (1925), который пишет, что на сохранившихся «целинных южных склонах», довольно подробно описанных А. И. Мальцевым, господствуют *Stipa lessingiana* и *S. capillata*, «массами покрывающие склоны». Б. А. Келлер (1931) в балке Таловой на склонах тех же экспозиций, что и Г. И. Танфильев, описал растительный покров, представленный большей частью ковылково-типчаковыми степными сообществами (*Festuca valesiaca* + *Stipa lessingiana*), сообществами из *Stipa lessingiana*, реже — сообществами ковылково-тырсовыми (*Stipa capillata*+*S. lessingiana*). Он также отмечал, что травостой склонов по-прежнему умеренно стравливается, а если и скашивается, то не ежегодно.

В конце 40-х – начале 50-х гг. XX в. Н. С. Камышев (1953, 1956а, б), так же как и предыдущие исследователи, описывал в системе балки Таловой на склонах восточной и южной экспозиций хорошо сохранившиеся участки ковыльных (тырсовых и ковылковых), типчаково-ковыльных и ковыльно-типчаковых степей, а на «северных склонах» — степей ковыльно-типчаково-разнотравных. Травостой склонов в этот период уже активно использовался и в качестве сенокосов, и в качестве пастбищ. На сбитых скотом участках ученый отмечал разнотравно-типчаковые или типчаково-полынковые (*Artemisia austriaca*) степи. В балке Хорольской — отвершке балки Таловой — на сенокосах (ручное сенокошение) он описал типчаково-узколистноковыльные (со *Stipa tirsa*) степи.

В 70–80-х гг. XX в. склоны балки Хорольской по-прежнему регулярно выкашивались, и типчаково-узколистноковыльные степи здесь сохранялись. А вот склоны балки Таловой и некоторых ее отвершков в этот период подвергались неумеренному выпасу, который производился без соблюдения системы использования пастбищ и регуляции численности скота на них. Это существенно изменило структуру и состав

[1] Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995).

растительного покрова балок, способствуя формированию дигрессивных стадий их естественной степной растительности. По данным А. И. Пащенко (1971–1975, 1980–1985), растительный покров балки Таловой стал преимущественно типчаковым (с участием *Stipa capillata*, *Koeleria cristata, Bromopsis riparia*), а в местах сбоя — мятликовым (*Poa bulbosa*) или лапчатковым (*Potentilla humifusa*).

В 90-е гг. XX в. (1994–1998 гг.) нами было установлено, что степная растительность в балках «Каменной степи» опять претерпела изменения. В этот период в балке Таловой на основной части ее склонов, где проводили исследования все вышеперечисленные ученые, травяной покров был представлен различными антропогенными вариантами типчаковых, кострецовых (*Bromopsis riparia*) и разнотравно-злаковых (*Festuca valesiaca, Bromopsis riparia, Poa angustifolia, Potentilla humifusa* и др.) степных сообществ. Полностью исчезли не только ковыльные степи, но и отдельные представители род *Stipa.* Ни в одном из описываемых нами сообществ не был отмечен когда-то преобладавший в растительном покрове балок ковыль — *S. lessingiana*. Единственное место, где сохранились участки ковыльных степей (*S. capillata, S. pennata*), было впервые описано нами на склонах восточной экспозиции и их надбровных частях Таловской балки у северной ее оконечности, куда не доходят воды водохранилищ, и растительность в связи с ее местоположением не используется в хозяйственном отношении. В этой части балки мы также впервые описали заросли степных кустарников из *Amygdalus nana* с участием *Chamaecytisus ruthenicus*, *Caragana frutex* и *Spiraea crenata* в сочетании с ковыльно-типчаковым или с ковыльным (*S. capillata, S. pennata*) травостоем. На крутом участке склона было отмечено единственное местообитание сообщества *Cerasus fruticosa.* А вот мятликовые (*Poa bulbosa*) и лапчатковые (*Potentilla humifusa*) сбои, описанные А. И. Пащенко (1971–1975, 1980–1985), нами не были зарегистрированы. *Bromopsis riparia*, который в ее научных отчетах в эти годы характеризовался как вид, встречающийся относительно редко и не обильно, проявил «агрессивность», войдя в состав содоминантов многих степных фитоценозов. В этот же период (1994–1998 гг.) мы выявили, что в отдельных небольших балках (отвершках балки Таловой), в частности в балке Травопольной, используемых в качестве сенокосных угодий, степные фитоценозы с присутствием некоторых видов ковылей (*Stipa capillata, S. tirsa*) сохранились. В устье Хорольской балки мы описали степные сенокосы (по-прежнему ручное сенокошение), аналогичные типчаково-узколистноковыльным степям, описанным здесь Н. С. Камышевым (1956а, б), что еще раз подтвердило положение о том, что при регулярном сенокосном использовании состав, структура, видовая насыщенность фитоценозов могут сохраняться неопределенно долгое время (при относительно стабильных условиях окружающей среды).

В 2009 г. наши исследования растительности в балках «Каменной степи» были продолжены. За годы, прошедшие с последней инвентаризации их степного растительного покрова, в регионе произошел ряд изменений. Поменялись гидротермические условия: на 11 % возрос уровень выпадающих осадков, повысились зимние температуры (Опарин и др., 2006; Казанцева и др., 2008; Золотокрылин, Титкова, 2010). Поголовье скота уменьшилось в 10 раз (данные А. И. Пащенко). В связи с этим сенокошение ряда степных угодий осуществляется теперь не ежегодно. Значительно снизилась пастбищная нагрузка на степные травостои, а на некоторых пастбищах выпас и вовсе прекратился. С конца XX в. на прилегающих к балкам территориях перестали возделываться большие участки пахотных земель, и теперь здесь активно восстанавливаются степные сообщества. Все произошедшие изменения привели к новой перестройке степной растительности балок, в частности, балки Таловой. В настоящее время, как и в 1990-х гг. (Паршутина, 2000), среди сохранившихся степей здесь преобладают злаковые сообщества. Однако в большинстве случаев это уже разнотравно-злаковые степи. В данное время они представляют собой приблизительно одну и ту же стадию естественного восстановления травостоя, поскольку в 70–80–90-х гг. XX в. использование этих степных сообществ «на износ» привело к нивелированию состава и структуры их растительного покрова. Нюансы, отличающие фитоценозы друг от друга, возникают в основном за счет режима и интенсивности их хозяйственного использования (или не использования) в настоящий момент, даты прекращения выпаса, экспозиции и протяженности склона, на котором они расположены, и его почвенного покрова. Доминируют в таких фитоценозах в основном *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata,* а также *Poa angustifolia*, *Bromopsis riparia, Elytrigia repens,* но уже совместно не с пастбищными видами, а с группой лугово-степного и степного разнотравья. В составе самой группы злаков во многих степных сообществах либо появились, либо увеличили обилие практически исчезнувшие в 1970–90-х гг. виды, когда-то бывшие основными ценозообразователями растительного покрова балок, — *Stipa capillata*, *S. tirsa*, *S. pennata*, *S. lessingiana*, *S. dasyphylla*, *S. pulcherrima*, *Agropyron cristatum, Elytrigia intermedia*. Группы видов разнотравья и бобовых также изменили состав и обилие ряда своих представителей, которые начали играть заметную роль в степном травостое. Это виды характерных степных родов *Salvia, Phlomis, Amoria, Astragalus* и некоторых других. В травостое бывших пастбищ значительно увеличили свое присутствие растения, не выносящие вытаптывания. Пастбищные виды, напротив, либо практически выпали из травостоя, либо их обилие стало гораздо меньшим. Высота основной массы травостоя увеличилась. Стало выше его общее проективное покрытие. В ряде случаев возросла видовая насыщенность фитоценозов. На северной окраине балки, где мы ранее описывали участки ковыльных степей и заросли кустарников в сочетании с ковыльно-типчаковым и ковыльным травостоем, не используемых в хозяйственном отношении (как прежде, так и теперь), травяной ярус изменился, но не так значительно, как кустарниковый. В его составе появились: *Stipa*

lessingiana, который по обилию вошел в группу содоминантов, *Astragalus macropus, A. onobrychis, Phlomis tuberosa* и некоторые другие виды. Сейчас травяной покров здесь представлен сочетанием участков с разнотравно-злаковым и разнотравно-злаково-ковыльным травостоем (*Bromopsis riparia, Poa angustifolia, Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Stipa capillata*, *S. lessingiana, S. pennata, Amoria montana, Astragalus austriacus, Salvia nutans* и др.). В кустарниковом ярусе *Caragana frutex* (кусты высотой в среднем около 0.5 м) полностью заместила *Amygdalus nana, Chamaecytisus ruthenicus* и *Spiraea crenata*, которые наряду с ней были распространены в этом месте еще 11, а, скорее всего, и менее, лет назад. Травяной покров балки Травопольной в настоящее время используется только как сенокос (11 лет назад здесь производили выпас по отаве). В составе его сообществ, кроме отмечавшихся нами ранее *Stipa capillata* и *S. tirsa*, в 2009 г. были зарегистрированы и другие виды ковылей, исторически традиционные для травостоя этой балки, — *Stipa lessingiana*, *S. pennata, S. dasiphylla* и *S. pulcherrima.* В Хорольской балке по-прежнему производится только ручное сенокошение. Также по-прежнему здесь существуют лугово-степные фитоценозы. Однако теперь они существенно отличаются от степей, описанных Н. С. Камышевым (1956а, б). *Stipa tirsa* и *Festuca rupicola*, прежде доминировавшие в травостое, стали ассектаторами. *Stipa capillata,* по крайней мере в год исследования, в составе травяного яруса отсутствовал. Зато здесь был отмечен *Stipa dasiphylla.* Разнотравье и бобовые (*Salvia nutans, S. stepposa, Galium verum, Securigera varia, Amoria montana, Astragalus dasyanthus* и др.) по обилию и массе начали преобладать над злаками (*Bromopsis riparia, Poa angustifolia, Stipa tirsa, S. pennata, Festuca rupicola* и др.). Вероятнее всего зафиксированные в Хорольской балке изменения связаны с изменением гидротермических условий в регионе.

Балку Озерки (широкую с пологими склонами, расположенную в западной пониженной части «Каменной степи»), о которой Б. А. Келлер (1921) писал, что в ее растительном покрове преобладают мелкодерновинные ковыльные степи со *Stipa lessingiana*, во второй половине XX в. освоили под пашню, а затем забросили. По нашим данным, 17 лет назад растительность балки в основном была представлена сообществами солонцеватых, влажных лугов (*Poa angustifolia, Festuca pratense, Alopecurus arundinacea, Puccinellia distans* и др.). В настоящее время (2009 г.) одна часть балки по-прежнему занята такими лугами. В другой ее, большей, части они находятся только в переходной к склонам зоне (центральная зона обводнена, по ее периферии — прибрежно-водная растительность). На самих склонах, основная часть которых подвергается выпасу крупного рогатого скота, растительный покров разный. На склоне восточной экспозиции — сообщества деградированных луговых степей (*Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia, Elytrigia repens*, *Bromopsis riparia*, *Galium verum*, *Potentilla argentea, Stipa tirsa* и др.); на склоне западной экспозиции — солонцеватые остепненные злаковые луга (*Poa angustifolia, Elytrigia repens*, *Bromopsis riparia, Festuca valesiaca, Juncus gerardii* и др.) с неустойчивым, периодически избыточным режимом увлажнения.

Наши данные показывают, что степной травостой балок «Каменной степи» в настоящее время после многолетнего интенсивного хозяйственного использования восстанавливается естественным путем, хотя его ценотическое разнообразие пока остается низким.

Степные сообщества северной оконечности балки Таловой, не используемые в хозяйственном отношении, и степные сообщества некоторых ее отвершков, постоянно используемые только в качестве сенокосов, по своим фитоценотическим характеристикам соответствуют луговым степям, являющимся типичным элементом растительного покрова Среднерусской лесостепной подпровинции (Степи, 1980; Лавренко и др., 1991). Основное отличие от них — отсутствие в составе исследованной нами растительности *Carex humilis* и яруса из зеленых мхов.

Злаковые и разнотравно-злаковые степные сообщества, в прошлом интенсивно используемые в качестве пастбищ, занимающие в данный момент основные площади на склонах балки Таловой, в результате естественного восстановления постепенно преобразуются в разнотравно-злаковые с большой долей участия ковылей или в разнотравно-злаково-ковыльные луговые степи.

Трансформация степной растительности балок связана, в первую очередь, с изменением формы, режима и интенсивности хозяйственного использования их растительного покрова, а также с изменением гидротермических условий в регионе.

Работа выполнена по планам НИР БИН РАН и при финансовой поддержке гранта РФФИ 09–04–0535а.

Список литературы

Алёхин В. В. 1925. Растительный покров степей Центрально-Черноземной области. Воронеж. 102 с. — *Владимиров К. Н.* 1914. Залежная и степная растительность в Бобровском уезде Воронежской губернии // Тр. Бюро по прикладной ботанике. Пг. Т. 7. С. 619–679. — *Золотокрылин А. Н., Титкова Т. Б.* 2010. Климатообусловленная динамика лесостепной, степной и полупустынной растительности России и Казахстана // Изв. Р. АН. Сер. Географическая. № 2. С. 40–48. — *Казанцева Т. И., Бобровская Н. И., Пащенко А. И., Тищенко В. В.* 2008. Динамика растительности 100-летней степной залежи (Каменная степь, Воронежская область) // Бот. журн. Т. 93. № 4. С. 620–633. — *Каменная* степь: лесоаграрные ландшафты. 1992. Воронеж. 223 с. — *Каменная* степь 100 лет спустя. Юбилейный сборник. 1992. Воронеж. 276 с. — *Камышев Н. С.* 1953. Роль выпаса в изменении естественных пастбищ Каменной степи // Тр. Воронежского гос. ун-та. Биологические науки. Воронеж. Т. 28. С. 147–149. — *Камышев Н. С.* 1956а. Современное состояние степей Воронежской области и пути их улучшения // Тр. Воронежского гос. ун-та. Почвенно-ботанический вып. Харьков. Т. 36. С. 15–28. — *Камышев Н. С.* 1956б. Закономерности развития залежной растительности Каменной

степи // Бот. журн. Т. 41. № 1. С. 43–63. — *Келлер Б. А.* 1921. Растительность Воронежской губернии // Материалы по естественно-историческому исследованию Воронежской губернии. Воронеж. Вып. 2. 122 с. — *Келлер Б. А.* 1931. Ковыльные (Лессингианово-тырсовые) степи в балке Таловой около Докучаевской опытной станции и в балке Гнилой в районе Вейделевки // Степи Центрально-Черноземной области (степные сенокосы и пастбища). М.; Л. С. 33–45. — *Котлярова О. Г.* 1990. Почвозащитная система в интенсивном земледелии Центрально-черноземной зоны. Воронеж. 268 с. — *ЛавренкоЕ. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И.* 1991. Степи Евразии. Л. 144 с. — *Мальцев А. И.* 1924. Фитосоциологические исследования в Каменной степи // Тр. бюро по прикл. ботанике и селекции. Л. Т. 13 (1922–1923). Вып. 2. С. 135–254. — *Мальцева Т. В., Паршутина Л. П.* 1992. Лесостепь // Антропогенная трансформация растительного покрова Западной Сибири. Новосибирск. С. 55–76. — *Мильков Ф. Н.* 1950. Лесостепь Русской равнины. М. 296 с. — *Мильков Ф. Н., Нестеров А. И., Петров Н. Г., Гончаров М. В.* 1971. Каменная степь (опыт ландшафтно-типологической характеристики). Воронеж. 176 с. — *Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Соколенко О. В.* 2006. Изменение распространения млекопитающих в степях Нижнего Поволжья в связи с динамикой климата и антропогенной нагрузкой на природные комплексы // Степи Северной Евразии. Материалы IV междунар. симп. Оренбург. С. 538–539. — *Паршутина Л. П.* 2000. Каменная степь — «прежде и теперь» // Степной бюллетень. № 8. С. 21–25. — *Пащенко А. И.* 1971–1975, 1980–1985. Отчеты ОНИР. Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Центрально-Черноземной полосы им. В. В. Докучаева. Воронежская область. — *Степи*. 1980 // Растительность европейской части СССР. Л. С. 203–272. — *Танфильев Г. И.* 1953. Ботанико-географические исследования в степной полосе // Географические работы. М. С. 369–457. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ В ПРОЦЕССЕ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ РОССИИ

Н. В. Петров

Институт леса Карельского НЦ РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: nvpetrov@krc.karelia.ru

Ключевые слова: *коренные и производные леса, продуктивность, ландшафт.*

Проведены исследования в двух наиболее распространенных типах ландшафта в северо- и среднетаежной подзонах тайги (на примере Карелии). Дана детальная сравнительная характеристика продуктивности в незатронутых рубками (коренных) и производных массивах лесов, сформировавшихся на месте сплошных рубок. Получены экспериментальные данные о продуктивности сохранившихся крупных массивов разновозрастных еловых и сосновых коренных лесов, расположенных в пределах среднетаежного ледникового холмисто-грядового среднезаболоченного ландшафта с преобладанием еловых местообитаний (далее еловый ландшафт) и северотаежного денудационно-тектонического с комплексами ледниковых образований холмисто-грядового среднезаболоченного ландшафта с преобладанием сосновых местообитаний (далее сосновый ландшафт). В тех же типах ландшафта были подобраны участки с производными древостоями, находящимися на разных стадиях антропогенной трансформации. В качестве усредненных показателей запаса древостоя использовались средневзвешенные значения, полученные с ландшафтных профилей.

Среднетаежный еловый ландшафт. Район исследований располагается в пределах нескольких ландшафтных контуров. Описание коренных лесов проводилось на территории НП «Водлозерский», производных лесов — в 25 км к востоку от центральной части Заонежского залива Онежского озера. Коренные леса представлены еловыми и сосновыми древостоями в соотношении 4:1. Доминирующей лесной формацией являются ельники черничные, занимающие около 50 % покрытых лесом земель. Предельный возраст еловых лесов редко превышает 300-летный рубеж. Данные растительные сообщества находятся на стадии полного распада первого поколения ели. «Процесс частичного распада и обновления происходит в режиме так называемой ГЭП-мозаики или мозаики прогалин» (Разнообразие…, 2003:59), возникающей после ветровала отдельных деревьев или их групп. Максимальный зафиксированный возраст сосновых древостоев составил 400 лет. На минеральных землях возникновение сосновых лесов было тесно связано с пожарами. В заболоченных местообитаниях, крайне редко затрагиваемых огнем, процесс смены поколений сосны растянут на много столетий. Производные леса представляют собой мозаику лиственных и хвойно-лиственных древостоев различного возраста и состава. Основная часть производных лесов ландшафта представлена черничными, разнотравными и чернично-разнотравными березняками. Предельный возраст этих лесов ограничен возрастом рубки.

Установлено, что в условиях елового ландшафта эксплуатация лесов повлекла за собой широкомасштабную смену лесообразующих пород. В результате сплошных рубок на месте коренных ельников и сосняков черничных, занимавших около 70 % покрытой лесом площади, сформировались лиственные древостои с участием ели. Суммарный запас древесины в таких лесах, начиная с 70 лет, становится примерно равным запасу коренных, прошедших 300–400 — летний цикл развития и составляет в среднем 190–200 м^3/га (табл. 1). В объеме древесной фитомассы изменяется лишь соотношение между лесообразу-

ющими породами, которое в еловых местообитаниях обратимо. Иная ситуация сложилась на месте условно-сплошных рубок, практиковавшихся до 1970-х гг. Здесь сформировались смешанные елово-лиственные древостои, представленные невырубленной низкопродуктивной частью коренных лесов в возрасте 80–160 лет, находящейся в угнетении, и производной лиственной частью 40–45 лет. Запас древостоев в этом случае оказался значительно ниже производных лесов на месте сплошных рубок и составил в среднем 150 м^3/га. Неоднократная выборочная рубка хвойных пород и интенсивное использование лесных земель для сельского (в т. ч. подсечного) хозяйства на протяжении нескольких столетий привели к образованию обширных лесных массивов с абсолютным преобладанием лиственных лесов (Громцев, 2008). Подрост ели единичен или полностью отсутствует. Фактический запас древесины в зависимости от возраста 35–50 лет составляет 130–150 м^3/га.

Таблица 1

Продуктивность коренных и производных лесов в еловом ландшафте

Леса	Тип леса	Средний состав	Средний класс бонитета	Средний запас, куб.м/га
Коренные 200–300 лет	Е. черничный	7Е2С1Ос Ед.Б	III–IV	197±17
	С. черничный	7С3Е	III	198±11
	Е. черничный влажный	10Е	IV–V	172±18
Производные 70 лет на месте сплошных рубок	Ос. кисличный	10Ос ед.Е	I	247±16
	Б. кисличный	10Б +Е	I–II	210±4
	Б. черничный	10Б +Е	II	185±7
	Б. чернично-разнотравный	10Б +Е	II	200±13
Производные на месте условно-сплошных рубок**	Е. черничный	7Е3Б	II*	155±8
	С. черничный	6С2Е2Б	II*	160±12

Примечание. Е. — ельник, С. — сосняк, Б. — березняк, Ос. — осинник; * — бонитет производных лесов, возникших на месте условно-сплошных рубок, указан по элементу древостоя, не задержанному в росте; ** — возраст невырубленной ели находится в интервале 80–160 лет, сосны и березы 40–45 лет.

Северотаежный сосновый ландшафт. Обследованная территория расположена в пределах центральной части Западно-Карельской возвышенности. Данный тип ландшафта является не только самым типичным по ресурсным параметрам, но и наиболее распространенным в северотаежной подзоне Карелии. Лесной покров представлен тремя возрастными группами — 15–25-летними молодняками, 45–55-летними средневозрастными производными и 180–270-летними коренными древостоями различного состава. По данным государственного учета лесов по состоянию на 01.01.2004 г., на лесной площади доминируют сосновые и сосново-березовые молодняки. Коренные леса большей частью имеют послепожарное происхождение. Максимальный возраст отдельных сосен зафиксирован по периферии болот и составляет около 400 лет. Наиболее старовозрастные ельники отмечены в незначительных депрессиях, их возраст примерно равен 300 годам. Леса преимущественно представлены зеленомошной группой типов леса (свыше 60 % покрытой лесом площади). Средний запас коренных лесов составил 155 м^3/га, производных лесов 45–55-летнего возраста — 108 м^3/га, 15–25 летних — 38 м^3/га.

Таблица 2

Продуктивность коренных и производных лесов в сосновом ландшафте

Леса	Тип леса	Средний состав	Средний класс бонитета	Средний запас, м^3/га
Коренные 180–300 лет	С. брусничный	9С1Е +Б	IV–V	152±14
	С. черничный	7С3Е ед.Б	III–IV	175±5
	С. черничный влажный	8С2Е ед.Б	IV–V	155±15
Производные 15–25 лет	С. брусничный	5С3Е2Б	II–III	52±2
	Б. черничный (С. черничный)*	6Б4С	II	58±2
	Б. чернично-сфагновый (С. черничный влажный)	4Б3С3Е	III	14±1
Производные 40–60 лет	С. брусничный	10С+Б,	III.5	119±12
	С. черничный	7С3Б +Е	III.5	148±15
	С. черничный влажный	7С2Е1Б	IV	138±8
Производные 120 лет	С. брусничный	10С ед.Б	IV.5	176±18
	С. черничный	8С1Е1Б	IV	231±23
	С. черничный влажный	6С2Е2Б	IV.5	151±9

Примечание. С. — сосняк, Б. — березняк; * — в скобках указан коренной тип леса.

Исследования показали, что лесовосстановительный процесс протекает по классической схеме, начиная с сосново-лиственных молодняков с доминированием березы (15–25 лет), затем постепенным формированием чистых и смешанных сосняков (45–60 лет) и т. д. С использованием экспериментальных материалов и таблиц хода роста Н. И. Казимирова и В. В. Кабанова (1976) определен запас древесины в

производных древостоях в 120 лет (возраст рубки). В итоге было установлено, что самые типичные фенноскандинавские северотаежные производные леса к возрасту рубки не уступают и даже несколько превышают по продуктивности коренные (табл. 2). Уже в 120 летнем возрасте производные сосняки зеленомошной группы типов леса набирают запас древесины, в среднем на 20 м^3 превышающий запас коренных лесов, прошедших более чем 300-летний цикл развития. Таким образом, есть основания утверждать, что после сплошных рубок коренных лесов, как сокращения доли, так и снижения продуктивности сосновых древостоев в данном типе ландшафта не происходит.

Список литературы

Громцев А. Н. 2008. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск. 250 с. — *Казимиров Н. И., Кабанов В. В.* 1976. Лесотаксационные таблицы. Петрозаводск. 32 с. — *Разнообразие* биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. 2003. Петрозаводск. 262 с.

ФОРМИРОВАНИЕ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ 25-ЛЕТНЕЙ СТАРИЦЫ Р. ХОПЕР

Е. В. Печенюк

ФГУ «Хоперский государственный природный заповедник»
397418, Воронежская область, Новохоперский р-н, с. Варварино. E-mail: epechenyuk@yandex.ru

Ключевые слова: *старица, зарастание, гелофиты, гидрофиты, динамика фитоценотической значимости видов.*

Река Хопер в среднем течении, в пределах Хоперского государственного природного заповедника (ХГПЗ) свободно меандрирует по широкой пойме с легкими, песчаными грунтами, образуя многочисленные старицы. Нами прослежен процесс отделения излучины (Новой Старицы) и ее зарастания. С 1980-х гг. было начато ежегодное схематическое картирование зарастания Новой Старицы, с 1991 г. — описание растительных сообществ, продолжающиеся по настоящее время.

Размыв шейки сформировавшейся излучины начался в 1960-е гг. В 1970-е гг. происходило отложение руслового аллювия около правого берега излучины, в начале 1980-х гг. — в ее верхней части, отделившее излучину от русла. В межень 1985 г. по ней впервые на короткое время прекратился водоток. Верхняя часть излучины уже представляла собой остаточную, обводненную часть русла шириной до 20 м и глубиной до 130 см около крутого левого берега, причлененную к левому берегу песчаную косу, шириной более 40 м с сохранившимся глубоководным, обводненным участком, впоследствии превратившимся в небольшой водоем. В вершине и нижнем крыле излучины сохранилась почти полная ширина действующего русла реки, но в ее нижнем конце уже началось отложение руслового аллювия в виде подводной отмели.

В 1977 г. прибрежья излучины р. Хопер зарастали пятнами гелофитов: ежеголовника прямого (*Sparganium erectum* L.), стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.), сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.); и гидрофитов: наяды большой (*Najas major* All.) и роголистника погруженного (*Ceratophyllum demersum* L.). В самом верховье излучины, в ложбине между крутым левым берегом и формирующейся песчаной косой, остались фрагменты пояса гелофитов и две небольшие заросли кубышки желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) сохранившиеся до настоящего времени.

В 1983 г. вдоль правого берега русла также присутствовал пояс чередующихся пятен гелофитов *Sparganium erectum, Butomus umbellatus* и *Sagittaria sagittifolia* с проективным покрытием до 100 %, в следующем году уже полностью перекрытый отложениями руслового аллювия. В расширенной вершине излучины к пятнам гелофитов прибавились вытянутые вдоль прибрежья правого берега фрагменты пояса *Nuphar lutea* с рдестом пронзеннолистным (*Potamogeton perfoliatus* L.) шириной 1–2 м, отмечена элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), (исчезнувшая в конце 1990-х гг.). В затоне излучины преобладали *Sparganium erectum*, *Nuphar lutea*, кувшинка белая (*Nymphaea alba* L.), телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides* L.).

В засушливом 1984 г. в верхнем конце излучины присутствовали единично *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Sparganium erectum*. В зоне вершины излучины вдоль крутого левого берега были пятна гелофитов; из гидрофитов — *Nuphar lutea*, *Najas major*, скопления рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.). Вдоль пологого левого берега развился пояс гелофитов шириной до 3–5 м с преобладанием стрелолиста стрелолистного и сусака зонтичного, с присутствием клубнекамыша приморского (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla); глубже — разреженная группировка шириной до 15 м единичных особей сусака зонтичного, ежеголовника прямого, горца земноводного (*Polygonum amphibium* L.), рдеста пронзеннолистного. В нижнем конце излучины вдоль левого берега в пятиметровом поясе гелофитов доминировал ежеголовник прямой, на мелководье шириной 10–15 м среди пятен ежеголовника прямого и сусака зонтичного присутствовали заросли роголистника погруженного с проективным покрытием до 100 %, а отдельные особи гелофитов встречались на более глубоководных участках. Сообщества и группировки растений излучины реки стали основой дальнейшего зарастания Новой Старицы, отделение которой в верхней части окончательно произошло после половодья 1986 г., когда водоток был перекрыт отложениями руслового ал-

лювия (Титов, Печенюк, 1990). Растительный покров обогащался видами, занесенными во время половодья из р. Хопер и из старицы Кутихи, соединенной с Новой Старицей короткими, постоянно действующими протоками.

К 1989 г. на осушенных прибрежьях развился пояс полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera* L.). На обводненных прибрежьях отдельные пятна *Sparganium erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Bolboschoenus maritimus* и появившихся ежеголовника всплывшего (*Sparganium emersum* Rehm.), ситняга болотного (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.), манника большого (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.) слились в сплошные пояса гелофитов вдоль берегов. В группировках растений на более глубоководных местообитаниях увеличилось число пятен кубышки желтой, появились пятна кувшинки белой. В 1990 г. в нижнем конце Новой Старицы сформировалась песчаная надводная коса, причлененная к крутому левому берегу, что уменьшило скорость течения по старице во время половодья и способствовало ее зарастанию. Отмечены первые пятна телореза алоэвидного вдоль пологого правого берега, стало больше скоплений наяды большой (проективное покрытие достигало 95 %), элодеи канадской, появились рдесты волосовидный (*Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht.), сплюснутый (*P. compressus* L.), уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum* L.). Проективное покрытие кубышки желтой в зарослях достигло 75–80 %.

В 1990-е гг. произошли следующие смены сообществ растений. На высоком уровне прибрежья пологого берега пояс полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera*), а на основании склона крутого берега пояс ситняга болотного (*Eleocharis palustris*), сменились поясами осоки острой (*Carex acuta* L.). В дальнейшем *Carex acuta* отмирала или была угнетена при высоком стоянии воды в старице, на ее место распространялись гелофиты, но пояс осоки острой в маловодные годы вновь восстанавливался. В зоне гелофитов почти ежегодно менялось соотношение видов. В поясе *Nuphar lutea* и *Nymphaea alba* все большую роль начал играть *Stratiotes aloides*. Верховье Новой Старицы все более зарастало гелофитами вдоль берегов,

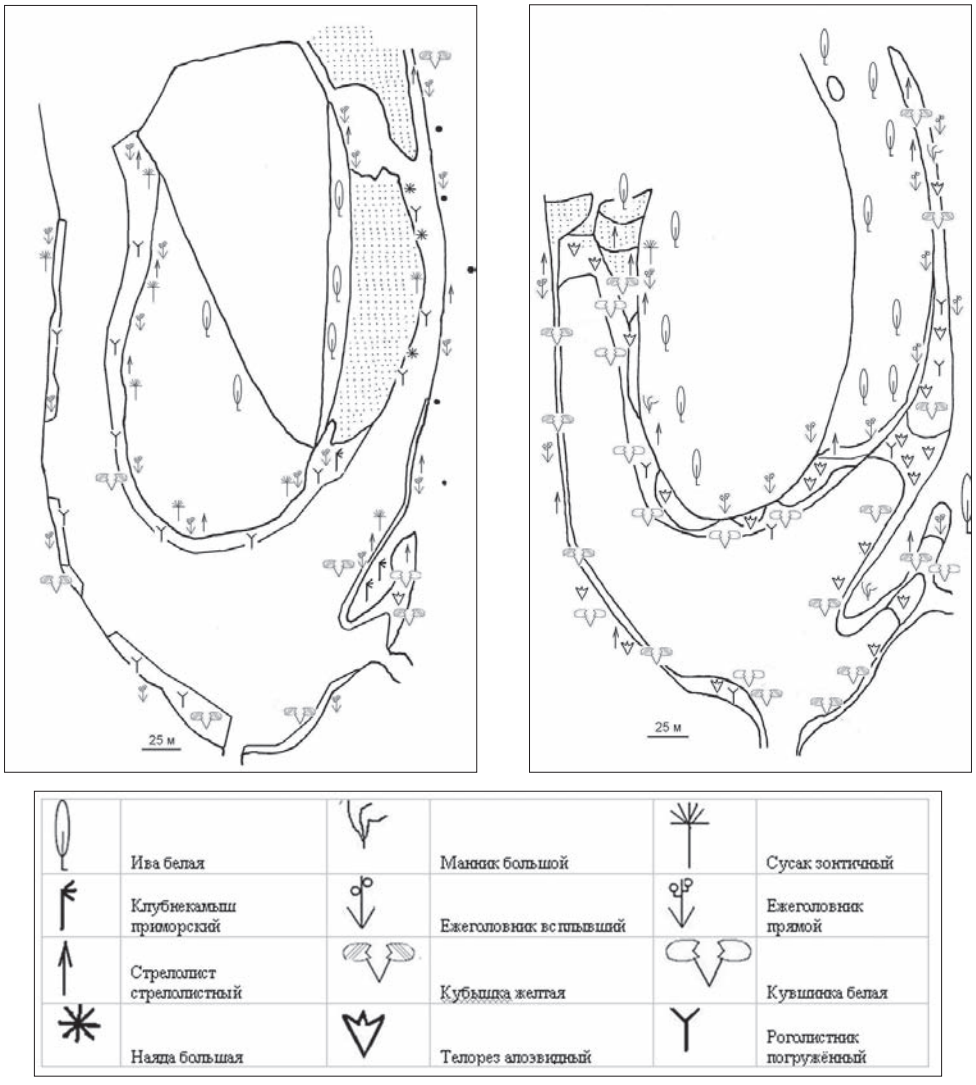


Рис. Схемы зарастания Новой Старицы в 1985 г. (слева) и 2010 г. (справа).

1 — ива белая; 2 — клубнекамыш приморский; 3 — стрелолист стрелолистный; 4 — наяда большая; 5 — манник большой; 6 — ежеголовник всплывший; 7 — кубышка желтая; 8 — телорез алоэвидный; 9 — сусак зонтичный; 10 — ежеголовник прямой; 11 — кувшинка белая; 12 — роголистник погруженный.

Таблица

Изменение индекса фитоценотической значимости видов растений, преобладающих в сообществах Новой Старицы

Годы	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	CV
Число описаний	**46**	**24**	**70**	**61**	**35**	**22**	**28**	**31**	**17**	**18**	**32**	**34**	**33**	**34**	**61**	**55**	**62**	**48**	**50**	
Водокрас обыкновенный	21	2	154	7.9	137	837	4.4	21.5	108	605	163	152	138	144	22.7	558	367	333	16	118.8
Ежеголовник всплывший	298	405	20.1	25.4	1.6	287	133	10.1	0.1		12.7	6.7		0.43	16.4	0.69	21.8	40.5	58.7	160.3
Ежеголовник прямой	224	449	410	122	119	529	381	25.5	0.9	11.2	284	6.8	23.6	2.34	230	26.6	45.8	3.3	26.6	115.1
Клубнекамыш приморский	1.4	0.5	8.1	0.03	0.2	4.0	0.2	1.1								0.01	0.01		23.6	199.2
Кубышка жёлтая	1483	1524	678	825	2091	1573	983	2326	326	695	1201	1175	675	876	1043	1690	1690	1460	1311	41.5
Кувшинка белая	9.4	176	137	192	236	415	243	291	0.9	209	593	266	110	463	761	655	832	396	380	71.1
Манник большой	7.7	17.4	11.8	0.03	0.4	8.3	41.6	9.5	7.1	0.1	0.03	5.3	30.0	0.57	0.3	0.01	27.8	14.5	95.2	156.0
Многокоренник обыкновенный	2989	3070	2166	318	736	81.5	197	235	832	1640	675	334	702	2398	364	385	206	1101	249	99.5
Наяда большая	0.1	3.1	0.01	0.1	6.4	86.8	0.3	0.1	0.1									0.01		280.0
Омежник водный	0.01	7.0	53.9				114	0.1	0.1		0.03				0.01	0.05	0.4	0.33	1.6	235.3
Пузырчатка обыкновенная			3.2				38.5	0.003	0.4	3.4	6.7		17.0				0.01	1.56		161.1
Рдест гребенчатый	0.02		0.01	0.01		16.5	3.0				0.1	0.03			0.04	0.001	0.03	0.01		276.1
Рдест плавающий		0.1	0.01	0.01	0.02			11.1				0.03					0.01		14.0	185.0
Роголистник погружённый	804	1229	1211	1018	1564	2205	1668	635	926	933	1664	212	663	435	3412	4095	384	1314	364	77.9
Ряска горбатая	28.7	542	15.4	0.5	0.8	14.3	233	0.8	2.3	71.5	0.8	0.8	63.7	324	1.9	3.65	36.3	124	22.9	181.7
Ряска трёхдольная	64.8	494	791	3.0	0.2	0.10	191	34.0	1.5	247	10.9	0.8	201	43.1	3.4	139	1137	4644	77.1	250.6
Ситняг болотный	28.8	13.9	11.5	16.0	42.6	58.6	54.8	12.2	0.9	0.4		0.2	0.2		48.2	38.8	96.7	20.4	128	106.4
Стрелолист стрелолистный	594	45.3	377	164	597	107	174	870	97.2	248	140	273	320	134	323	180	144	110	115	81,1
Сусак зонтичный	210	212	35.6	30.4	123	19.8	21.2	55.5		4.5	19.3	40.3	15.6	16.5	197	70.3	52.1	8.7	260	108.4
Телорез алоэвидный	124	324	214	108	142	63.8	361	273	2337	3966	3341	2056	4587	176	108	277	882	1589	833	125.5
Уруть мутовчатая	0.001	0.05	27.7	1.9	0.01	1.6	61.7						0.03							192.4
Элодея канадская	9.3		167		0.002	0.02	1.1	0.05												227.9

погруженными и плавающими видами гидрофитов в центре. В нижнем конце Новой Старицы сформировались высокие песчаные косы от левого и от правого берега, разделенные постоянно действующей короткой протокой в русло Хопра. Развитие этих песчаных кос и отложение песка в ложе ведет к зарастанию нижнего конца старицы: появлению в центре ложа особей гелофитов, скоплению в 2009–2010 гг. телореза алоэвидного (рис.). Несмотря на направленный процесс зарастания старицы, частота встреч и фитоценотическая роль доминирующих видов ежегодно меняется.

В описаниях сообществ, проведенных с 1991 по 2010 г. (кроме 1999 г.), указано 63 вида, в том числе 13 гелофитов, 22 гидрофита — 8 плавающих и 14 погруженных видов. В отдельные годы вне участков описаний в Новой Старице встречались и другие гелофиты — рогоз узколистный (*Typha angustifolia* L.) и гидрофиты — каулиния малая (*Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ.) и др. Из гидрофитов наивысшая частота встреч по годам была у многокоренника обыкновенного (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.) (в среднем — 85.0 %), у роголистника погруженного (в среднем 83.3 %) и у водокраса обыкновенного (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) (в среднем 73.1 %). Наименьшая вариабельность частоты встреч по годам отмечена у кубышки желтой — коэффициент вариации частоты встреч (CV) 9.3 %, у роголистника погруженного CV 10.9 %, многокоренника обыкновенного CV 14.7 %, кувшинки белой CV 26.1 %. Вариабельность частоты встреч гелофитов была несколько выше: у стрелолиста стрелолистного CV 26.5 %, ежеголовника прямого CV 28.3 %, сусака зонтичного — CV 32.0 %. Частота встреч телореза алоэвидного в годы, когда вид уже распространился по всей старице, изменялась от 31.1 % в 1994 г. (многоводном, с очень высоким половодьем), до 100 % в 2004 г. (после ряда лет с половодьем близким к среднему уровню).

Роль видов определялась нами расчетом индекса фитоценотической значимости Понятовской–Сырокомской (Миркин и др., 1989) (далее — «значимость видов») и изменения значимости видов приведены в таблице. Индекс фитоценотической значимости, учитывающий частоту встреч и среднее проективное покрытие видов, имеет более высокую вариабельность. По значимости за 19 лет описаний, наиболее устойчивыми видами были *Nuphar lutea*, (CV 41.5 %), *Nymphaea alba* (CV 71.1 %), *Ceratophyllum demersum* (CV 77.9 %), *Sagittaria sagittifolia* (CV 81.8 %). Значимость *Stratiotes aloides* — наиболее активного вида в годы наблюдений — сокращалась до значений 176–108 в многоводные годы из-за выноса растений в р. Хопер и на пойму (1994, 2005, 2006 гг.) и в засушливые годы, когда заросли на мелково-

дьях погибали из-за обсыхания. Значимость *Stratiotes aloides* начала увеличиваться и достигла максимальных значений (4587) в 2000–2004 гг. (см. табл.) с половодьями, низкими по высоте и близкими к среднемноголетним показателям, когда сочетались высокие значения частоты встреч (90.6–100 %) и среднего проективного покрытия (23–45.9 %) вида.

Можно представить дальнейшее зарастание Новой Старицы. Полностью зарастет узкая верхняя часть старицы, пояс гелофитов вдоль берегов будет испытывать колебания видового состава и ширины, усилится до следующего высокого половодья экспансия телореза алоэвидного, продолжится зарастание нижнего конца старицы гелофитами и *Stratiotes aloides.*

Список литературы

Миркин Б. М., *Розенберг Г. Н.* , *Наумова Л. Г.* 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 222 с. — *Титов Ю. В.*, *Печенюк Е. В.* 1990. Динамика травяной растительности поймы реки Хопер. Л. 139 с.

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЛЕСОВ НА ТЕРРИТОРИИ МОРШИНСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 70 ЛЕТ

И. С. Позыныч

Государственный природоведческий музей НАН Украины
79008, Львов, ул. Театральная, 18. E-mail: pozychka@gmail.com

Ключевые слова: *полуприродная территория, Моршинская возвышенность, лесные экосистемы.*

Сокращение биоразнообразия планеты вызвало во второй половине XX в. обеспокоенность международного сообщества, которая нашла отражение в деятельности ООН, ЮНЕСКО и других международных организаций (Европейская…, 2003).

В частности, в 1992 г. была принята Конвенция о биологическом разнообразии, ратифицированная Законом Украины № 257/94-ВР от 29.11.94. В 1995 г. была одобрена Всеевропейская стратегия сохранения ландшафтного и биологического разнообразия. Главной ее задачей является создание Пан-Европейской экологической сети, которая бы базировалась на национальных экологических сетях. Это система взаимосвязанных природных или полуприродных территорий, которая должна играть интегральную природоохранную роль. Этим вопросам придают особое значение в странах Европейского Союза. В Украине они урегулированы на законодательном уровне (Закон…, 2000).

Проблемы сохранения биоразнообразия может быть эффективно решена только тогда, когда она будет основываться на объективных данных о развитии растительных сообществ в различных условиях среды обитания и воздействия хозяйственной деятельности. С позиций сохранения природного биоразнообразия региона является актуальным изучение особенностей динамики состава лесов на территории Моршинской возвышенности, где растительность Карпат граничит с неморальной растительностью равнин. Здесь сохранились крупные лесные массивы равнинных широколиственных лесов в комплексе с ценопопуляциями ели и пихты, которые имеют широкое распространение в горах. Соответственно, местные фитоценозы являются оригинальными с геоботанической точки зрения и насыщенными разнообразными элементами горной и равнинной флоры. За последние 70 лет режим хозяйствования существенно изменил как соотношение площадей различных растительных ассоциаций, так и направления их сукцессий. Поэтому исследовать и сравнить изменения растительных сообществ важно для понимания динамических процессов, происходящих в лесных экосистемах.

Таблица 1

Структура лесных сообществ Моршинской возвышенности

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид
1937 г.					
Marchantiophyta	1	2	2	2	2
Bryophyta	2	8	11	26	32
Lycopodiophyta	1	1	2	2	2
Equisetophyta	1	1	1	1	1
Polypodiophyta	1	1	4	4	5
Pinophyta	1	1	1	2	2
Magnoliophyta	2	35	42	121	175
Total	8	47	61	156	217
2005–2010 гг.					
Marchantiophyta	2	5	14	19	24
Bryophyta	4	8	27	53	87
Lycopodiophyta	1	1	2	2	2
Equisetophyta	1	1	1	1	3
Polypodiophyta	1	1	6	7	12
Pinophyta	1	1	1	3	4
Magnoliophyta	2	42	57	175	280
Total	12	59	108	260	412

Моршинская возвышенность входит в Предкарпатскую группу природных районов Львовщины. Она занимает междуречье Стрия – Свечи и тянется узкой полосой с юго-запада на юго-восток. Максимальные абсолютные высоты колеблются в пределах 360–390 м. Для этой территории характерен умеренно-теплый климат с повышенным уровнем влажности. Здесь представлены преимущественно суглинистые буроземно-подзолистые почвы.

Исследование лесов на территории Моршинской возвышенности проводили польские ученые M. Kostyniuk, K. Wieczorec (1937), ими было заложено 147 точек с геоботаническими описаниями. В 2005–2010 гг. мы повторно сделали 177 описаний растительных сообществ данной территории для того, чтобы выявить изменения, произошедшие в растительном покрове.

Фитоценологические исследования проводили путем составления ландшафтно-геоботанических описаний, используя известные ландшафтно-геоботанические, лесоводческие и фитоценологические методики (Kostyniuk, Wieczorec, 1937). По данным 1937 г. флористический список составляют 217 видов сосудистых растений (табл. 1), входящих в 12 ассоциаций: ***Abieto-Piceetum Muscosum***, ***Fageto-Carpinetum Pilesetosum***, ***Quercetum Brizoidetosum***, ***Molinietum Quercetosum***, ***Alnetum Chaerophyllosum***, ***Fageto-Carpineto Pilosetosum***, березняки, сухие ольшаники, вырубки и молодняки, луга, пахотные поля и пастбища.

По нашим данным 2005–2010 гг. флористический список лесных сообществ составляет 412 видов сосудистых растений, входящих в 13 ассоциаций.

Лесные и кустарниковые сообщества на территории Моршинской возвышенности (2005–2010):

Cl. ***Salicetea purpureae*** Moor 1958
  Ord. ***Salicetalia purpureae*** Moor 1958
    All. ***Salicion albae*** R. Tx. 1955
      Ass. ***Salicetum triandro-viminalis*** Lohm. 1952
      Ass. ***Salicetum albo-fragilis*** R. Tx. 1955
Cl. ***Vaccinio-Piceetea*** Br.-Bl. 1939
  Ord. ***Vaccinio-Piceetalia*** Br.-Bl. 1939
    All. ***Piceion abietis*** Pawł. et all. 1928
      Suball. ***Vaccinio-Abietenion*** Oberd. 1962
        Ass. ***Abietetum polonicum*** (Dziub. 1928) Br.-Bl. et Vlieg. 1939
Cl. ***Quercetea Robori-petraeae*** Br.-Bl. et R. Tx. 1943
  Ord. ***Quercetalia roboris*** R. Tx. 1931
    All. ***Quercion robori-petraeae*** Br.-Bl. 1932
        GrAss. dąbrowy podgórskie na glebach oglejonych
      Ass***. Molinio (caeruleae)–Quercetum roboris*** (R. Tx. 1937) Scam. et Pass. 1959
        GrAss. dąbrowy podgórskie na glebach świeżych
      Ass. ***Luzulo luzuloidis–Quercetum petraeae*** Hilitzer 1932
Cl. ***Querco-Fagetea*** Br.-Bl. et Vlieg. 1937
  Ord. ***Fagetalia sylvaticae*** Pawł. in Pawł., Sokoł. et Wall. 1928
    All. ***Alno-Ulmion*** **Br.-Bl. et R. Tx. 1943**
      Suball. ***Alnenion glutinoso-incanae*** Oberd.1953
        Ass. ***Stellario nemorum–Alnetum glutinosae*** Lohm. 1953
        Ass. ***Caltho laetae–Alnetum*** (Zarz. 1963) Stuchlik 1968
          Zb: ***Alnetum glutinosae-muscosum***
        Ass. ***Fraxino-Alnetum*** W. Mat. 1952
      Suball. ***Ulmenion minoris*** Oberd.1953
        Ass. ***Ficario–Ulmetum minoris*** Knapp 1942 em. J. Mat. 1976
          Zb. ***Fraxineto-Ulmetum-Alliozo ursinum***
    All. ***Carpinion betuli*** **Issl. 1931 em. Oberd. 1953**
        Ass. ***Tilio cordatae–Carpinetum betuli*** Tracz. 1962
          Zb. ***Quercetum galeobdolosum***
        Ass. ***Stellario holosteae–Carpinetum betuli*** Oberd. 1957
    All. ***Fagion sylvaticae*** **R. Tx. et Diem. 1936**
      Suball. ***Galio rotundifolii-Abietenion*** Oberd.1961
        Ass. ***Abietetum albae*** Dziubaitowski 1928
          Zb. **Abies alba–Oxalis acetosella**
      Suball. ***Cephalanthero-Fagenion*** R. Tx. 1955
          Ass. ***Carici pilosae–Fagetum*** Moor 1952 em. Hartm. et Jahn 1967

Систематический анализ видов растений в разные годы показан в табл. 2.

Также интересным является показатель редких видов на территории Моршинской возвышенности. По исследованиям польских ученых 1937 г. были отмечены виды, занесенные позднее в Красную книгу Украины (2010), а именно: *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Huperzia selago* (L.) Bernh., *Platanthera bifolia* (L.) Rich. В 2010 г. в список были внесены *Allium ursinum* L., *Centaurea carpatica* (Porc.) Porc., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *E. purpurata* Smith., *Galanthus nivalis* L., *Huperzia selago* (L.) Bernh., *Leucojum vernum* L., *Lilium martagon* L., *Orchis militaris* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich.

Нами установлено, что за последние 70 лет лесные сообщества на территории Моршинской возвышенности сильно изменились. На месте вырубок и в молодняках возникли ассоциации ***Tilio cordatae–Carpinetum betuli***, ***Stellario holosteae–Carpinetum betuli***, ***Molinio (caeruleae)–Quercetum roboris***. На склонах к р. Сукиль возникли уникальные ассоциации для данного региона: ***Fraxineto-Ulmetum–Alliozo ursinum***, ***Ficario–Ulmetum minoris*** с ***Allium ursinum***. На местах бывших лугов и пастбищ теперь ассоциации: ***Salicetum triandro-viminalis*** и ***Salicetum albo-fragilis***. На местах бывших сухих ольшаников — ***Stellario holosteae–Carpinetum betuli*** и ***Carici pilosae–Fagetum***.

Таблица 2

Доминирующие семейства в лесных растительных сообществах на территории Моршинской возвышенности

1937 г.		2010 г.	
Семейство	**Количество видов**	**Семейсто**	**Количество видов**
Asteraceae	18	*Asteraceae*	31
Poaceae	17	*Rosaceae*	27
Ranunculaceae	13	*Poaceae*	18
Cyperaceae	10	*Brachytheciaceae*	16
Lamiaceae	10	*Lamiaceae*	16
Scrophulariaceae	10	*Ranunculaceae*	14
Fabaceae	9	*Liliaceae*	12
Rosaceae	8	*Boraginaceae*	11
Apiaceae	7	*Cyperaceae*	10
Brachytheciaceae	6	*Apiaceae*	9

Бывшие ассоциации ***Quercetum brizoidetosum*** теперь локально сменились ассоциациями ***Stellario holosteae–Carpinetum betuli*** и ***Molinio (caeruleae)–Quercetum roboris***.

К таким изменениям растительных сообществ привела не только хозяйственная деятельность человека, но и автогенные вторичные сукцессии восстановления типичных для местности климаксовых лесных сообществ (рис.). В результате ход этого процесса направлен от многовидовых молодняков с преобладанием дуба обыкновенного, бука, граба, березы, и участием многих других видов к елово-грабово-буково-дубовым лесам старшего возраста.

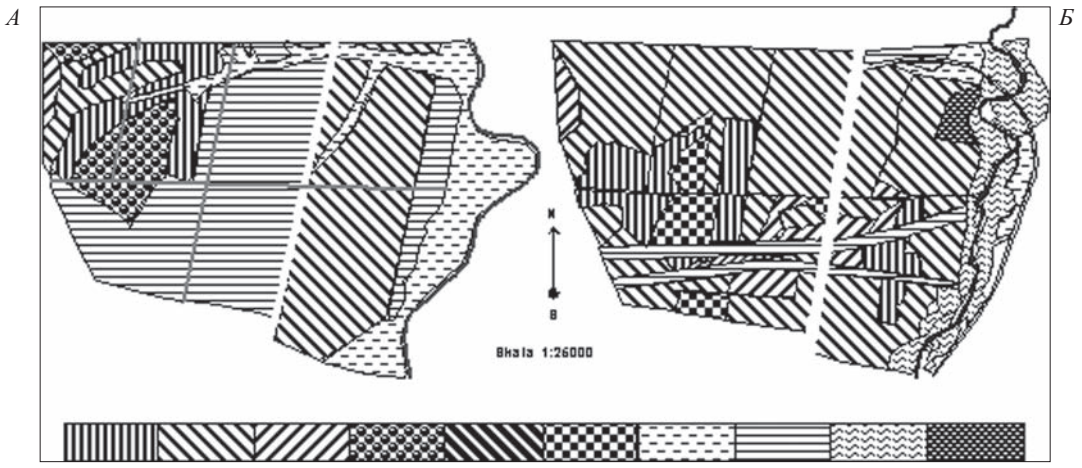


Рис. Карта лесных сообществ на территории Моршинской возвышенности.

А — 1937 г. (Kostyniuk, Wieczorek, 1937): *1* — ***Fagetum*** и ***Carpinetum pilosetosum***; *2* — ***Quercetum brizoidetosum***; *3* — ***Molinietum Quercetosum***; *4* — сухие ольшаники; *7* — луга; *8* — вырубки и молодняки. *Б* — 2007 г.: *1* — ***Stellario holosteae–Carpinetum betuli***; *2* — ***Tilio cordatae–Carpinetum betuli*** (Zb. ***Quercetum galeobdolosum***); 3 — ***Molinio (caeruleae)–Quercetum roboris***; *6* — ***Carici pilosae–Fagetum***; *7* — сообщества лугов класса ***Molinio-Arrhenatheretea***; *8* — сообщества класса ***Epilobietea Angustifolii***; *9* — ***Salicetum albo-fragilis***; 10 — ***Ficario–Ulmetum minoris***.

Список литературы

Европейская стратегия сохранения растений. Совет Европы и «Планта Европа». 2003. М. 39 с. — *Красная* книга Украины. 2010. — *Закон* України «Про Загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі України на 2000–2015 роки». N 1989-III. Урядовий кур'єр «Орієнтир». № 207. 8 листоп. С. 3–16. — *Kostyniuk M., Wieczorek K.* 1937. Zespoły leśne okolicy Morszyna. Zeszyt III // Kosmoss. № 3. s. 258–278. — *Matuszkiewicz J. M.* 2002. Zespoły leśne okolicy Morszyna. Zeszyt III // Kosmoss. N 3. S. 258–278.

МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЕВ ВЛАЖНЫХ ДУБНЯКОВ

А. Н. Прилуцкий

Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024, Владивосток, ул. Маковского, 142. E-mail: prilutsky@bgi.dvo.ru

Ключевые слова: *информация*, *сообщество, упорядоченность, уровень организации.*

В течение продолжительного времени отношение биологов к использованию аппарата небиологических наук для решения своих проблем остается неоднозначным. Однако перечень вопросов, неразрешимых в рамках традиционных подходов, но снятых с привлечением понятийных средств и методов, выработанных другими науками, постоянно увеличивается. И это обстоятельство убеждает в необходимости работать над созданием общебиологической методологии, опирающейся на универсальные принципы.

В комплексе дисциплин, изучающих поведение растений в естественных условиях, медленно развивается раздел, который Г. Вальтер (1982) определил как «ценологическая геоботаника». В течение продолжительного времени продвижение сдерживается отсутствием согласия в понимании термина «ценотическая организация растительности». Однако изучение фитоценозов с использованием аппарата теоретической физики и математики уже обозначило перспективу построения моделей, воспроизводящих принципы их системной организации.

Объективность оценки ситуации удостоверяют диссипативные эффекты в регуляции структуры сообществ, обнаруженные в растительных группировках различной природы (Суханов, Петропавловский, 1993; Прилуцкий и др., 2009). Недавно автор установил, что в ходе восстановительной сукцессии, протекающей в высокотравном дубняке, размещение деревьев по площади становится все более равномерным. Но одновременно локальные миграции дифференцируют древостой на территориально более или менее обособленные, устойчивые ассоциации видов. В конечном итоге, каждый из видов сосредотачивается в экотопах, условия которых в наибольшей степени благоприятствуют его росту и развитию. Исключение составляет лишь дуб монгольский. Обладая дестабилизированным фенофондом, этот вид вырабатывает широкий спектр фенотипов, характеризующихся высокой адаптивной ценностью. Приобретая таким путем индифферентность к неоднородности среды, он успешно осваивает разнообразные экологические ниши и включается в автохтонные ассоциации растений.

Трактовка вышеописанной ситуации с позиции теоретической физики особых затруднений не вызывает. Тенденция к равномерному распределению деревьев по площади, или, что одно и то же, к уменьшению структурной упорядоченности древостоя, свидетельствует о самопроизвольном характере этого процесса. Это заключение в полном объеме относится и к процессу формирования ценопопуляции эдификатора данного сообщества — дуба монгольского. Как на надвидовом, так и на субвидовом уровне организации происходит упрощение ценотической структуры, которое указывает на уменьшение количества информации.

Совершенно иное толкование получает процесс формирования растительных ассоциаций. Мозаика группировок различного видового состава возникает из хаотического скопления видов. Сукцессия ведет к усилению неоднородности сообщества, трактуемого как повышение структурной упорядоченности. В неравновесной термодинамике термином «упорядочение» определяют такие движения различных частей систем, которые увеличивают внутренние корреляции. Перемещаясь под влиянием потенциалов, создаваемых в среде обитания градиентами физических факторов, виды, удачно сочетающиеся в отношении экологических свойств и ритмов развития, образуют локальные группы особей. При стабильном состоянии климата эти группы объединяются в интегрированные системы, которые могут функционировать как элементарные части сообщества в течение неопределенного времени. В конечном итоге сообщество становится более упорядоченным. Но в неравновесных системах упорядоченность не может увеличиться самопроизвольно. Согласно принципам термодинамики, изменение положения частиц в пространстве возможно только при условии, если на их перемещение затрачивается энергия. В случае соблюдения этого условия выработку ассоциаций следует считать работой, которая в растительном покрове совершается на видовом уровне организации. Ее результатом является увеличение количества информации в эволюционирующем сообществе, уменьшающее как неопределенность, так и вероятность состояния последнего. С точки зрения неравновесной термодинамики, такого рода процесс представляет собой акт самоорганизации, в итоге которого растительное сообщество переходит к новому режиму пространственно-временной упорядоченности.

Биологическая концепция сукцессий не во всем совпадает с физической интерпретацией механизмов интеграции растений в сообщества. Сложившиеся школы геоботаники отрицают возможность самоорганизации растительности. Смысл ансамбля очень сложных процессов, организованных в экосистемах в соответствии с принципами термодинамики, геоботаника обобщает в одном, с точки зрения физики бессодержательном, понятии — конкуренция.

В основе понятия «конкуренция» находится естественный отбор. Осуществляя контроль над процессом возобновления, он адаптирует генетический состав популяций к изменяющимся условиям среды.

В конечном итоге, именно отбор формирует видовой состав растительных группировок. Считается, что в самом общем виде такая трактовка сукцессий достаточно полно объясняет всю их феноменологию, и искать какие-то иные механизмы нет необходимости.

Между тем, критический анализ понятия «естественный отбор» вскрывает содержащуюся в нем смысловую тавтологию. Высказывают даже опасение, что применение концепции отбора может поставить под сомнение всю теорию эволюции (Barker, 1969; Monser, 1965; и др.). Однако М. Рьюз (1977) отклоняет эти опасения, считая их преувеличенными. Биологи, по его мнению, осознавая неоднозначность понятия «приспособленность», всегда учитывают влияние фенотипических вариаций на темп воспроизводства. В итоге, опираясь на понятие отбора, они могут получать в своих исследованиях результат ничуть не менее надежный, чем результаты, получаемые в физических науках. Следовательно, несовершенство концепции отбора едва ли может быть причиной расхождения взглядов биологов и физиков на возможность самоорганизации растительности.

Причина разногласий коренится в подходе к подбору объектов исследования. В геоботанике в качестве основной единицы растительного сообщества принята ассоциация видов. Выделяют ее по принципу единообразия физиономического облика, флористического состава и сходства условий мест обитания. Но перечисленные признаки типичны для однородной системы. Между тем, однородность — это признак отсутствия потенциалов, а в системах, лишенных потенциалов, движения не происходят. Таким образом, невозможность выявления самоорганизации растительности введена в методологию исследований a priory, в виде канонического критерия, устанавливающего свойства объекта исследования. Следует учесть, что в геоботанике отсутствие прямых социальных отношений между видами понимается как полное отсутствие организации в растительных группировках. В результате всем своим практическим опытом она подтверждает «справедливость» исходного постулата: растительный покров — это механическая совокупность особей автотрофных растений.

Школам, сторонники которых видят в сообществе растений только множество разобщенных организмов, характерна непоследовательность во взглядах на принципы организации природных экосистем. В разрабатываемой ими теории признаками системной организации обладают только физические компоненты природных комплексов. В то же время один из главных компонентов ландшафта — растительный покров, этим свойством не обладает. Как следствие, концепция непрерывности растительного покрова внутренне противоречива. Ссылаясь на стохастический характер процессов формирования растительных группировок, ее сторонники утверждают, что структурная организация им не имманентна. Как следствие, теоретические построения не принимают в расчет иерархический принцип организации сообществ. Тем не менее, в описаниях всегда указывают на наличие элементов структурной упорядоченности, появление которой объясняют действием эколого-ценотических факторов. Противоречие устраняется путем разрыва термина «упорядоченность» с теорией самоорганизации. В результате тип распределения остается единственным критерием состояния сообществ. Теперь для признания сукцессии самопроизвольным процессом оказывается достаточным показать случайный характер размещения особей в пространстве.

Представлениям о непрерывности растительности противостоит концепция дискретности растительного покрова и флор. В понимании ее сторонников именно растительность является функциональным ядром биогеоценоза (Норин, 1986). Как материальный объект, фитоценотическая система существует в виде группы совместно произрастающих растений, между которыми устанавливаются ценотические отношения. Своим появлением фитоценоз полностью обязан конкурентным взаимодействиям и изменению среды растениями. Особая роль отводится эдификаторам, жизнедеятельность которых обеспечивает однородность среды в пределах ценогенного поля. Факторы внешней среды в число системообразующих не включены.

При ближайшем рассмотрении принципиального отличия между концепциями дискретного и континуального растительного покрова не обнаруживается. Подходы к описанию растительного покрова, разработанные в рамках обеих концепций, — две ветви одного ствола, основной единицы растительности. А это означает, что сторонники обеих парадигм пытаются судить о биологической организации растительности по данным описания объекта, состоянию которого свойственна высокая степень неопределенности и вероятности. Поскольку такое сочетание состояний характерно равновесным (неживым) объектам, все аргументы, выдвигаемые в поддержку концепции существования живых надорганизменных систем в растительном покрове, неубедительны.

В сложившейся ситуации представляется своевременным искать решение на пути, который уже становится традиционным — в использовании аппарата теоретической физики и математики.

Растительное сообщество состоит из большого числа разнообразных организмов, определенным образом размещенных в двухмерном пространстве. Но в исторических масштабах времени их свойством вести прикрепленный образ жизни можно пренебречь. В этом случае динамику структуры фитоценозов, вызванную изменением позиций растений при смене поколений, можно попытаться рассмотреть как отражение движений, происходящих в обычной механической системе. Применение этого допущения позволяет привлечь к изучению принципов организации растительных сообществ положения теоретической физики.

Как известно, уровень организации сложных систем определяется количеством содержащейся в них свободной энергии (Эткинс, 1987). Самоорганизация системы — это процесс увеличения в ней количества свободной энергии. Существует два способа изменения уровня энергии системы: посредством ее нагревания и посредством совершения над ней работы. Для нагревания достаточно создать градиент температуры. Но прямая передача энергии термодинамической системе лишь усиливает неупорядоченность в движении образующих ее элементов. Двигаться упорядоченно их вынуждает работа.

В результате изучения структурно-функциональной организации древостоя высокотравного дубняка установлено два важных факта. Во-первых, поведение деревьев в многочисленных растительных группировках определяют статистические закономерности. Во-вторых, операциональность статистического анализа данных описания строения древостоя обеспечивает только иерархическая модель сообщества. Простейшая динамическая модель сукцессии многоуровневой надорганизменной системы может быть представлена как ее самопроизвольный переход к равновесному состоянию на одних уровнях организации, и к неравновесному стационарному (упорядоченному) состоянию — на других.

В сукцессиях, формирующих древостои элементарных сообществ, упорядоченные структуры возникают практически всегда. Согласно Второму началу термодинамики, увеличение внутренней упорядоченности обязательно должно компенсироваться уменьшением порядка во внешней среде. Но вытекающую из этого принципа идею Э. Шредингера (1972), предположившего, что организмы поддерживают высокий уровень внутренней организации, извлекая упорядоченность из окружающей среды, биологи отвергли (Пасынский, 1968). Вплоть до настоящего времени упорядоченность живых организмов связывают исключительно с регуляторной деятельностью их внутренних информационных систем. Но для категорического отказа видеть в среде обитания один из источников упорядоченности живых систем нет объективных оснований. Просто существующие представления о принципах организации живых организмов настолько совершенны, что для их коррекции не остается места.

На надорганизменных уровнях иерархии ситуация иная. Хотя и немногочисленные, результаты изучения механизмов автооптимизации ценотических систем истолковываются в пользу гипотезы Э. Шреденгера (Прилуцкий, 2006). Структурно-функциональный анализ процессов, протекающих в сообществах гидрогенетического ряда дубняков, показал, что высокой упорядоченности фитоценоза всегда соответствует высокая информационная энтропия водного режима почвы, и наоборот. Очевидно, извлекая упорядоченность из эдафотопа, сообщества растений используют ее для повышения уровня своей организации. При этом использование ресурсов внешней информации ведет к увеличению беспорядка в среде обитания. Судя по всему, в фитоценозах рассматриваемый принцип реализуется в рамках общего закона эволюции: «…негэнтропия живой системы соответствует проходящему через нее потоку информации» (Красилов, 1973. С. 48). С накоплением информации, компенсирующей увеличение энтропии, прямо связаны уровень организации и устойчивость биологических систем. Данное заключение основано на результатах изучения различных аспектов жизнедеятельности дуба монгольского при различных динамических уровнях увлажнения почвы (Прилуцкий, 2003; Прилуцкий и др., 2009; Прилуцкий, Нарышкина, 2010). Факты свидетельствуют о том, что в биогеоценозах роль основного носителя информации принадлежит воде.

До настоящего времени не во всем поняты механизмы сукцессий, протекающих в растительном покрове влажных мест обитания. Высокое таксономическое разнообразие — не единственная особенность влажных дубняков. От других типов леса их отличают также нестационарные процессы, порождающие в ценопопуляциях дуба склонность к распаду на классы фенотипов (Прилуцкий и др., 2009). Неустойчивое состояние биотического компонента экосистемы высокотравного дубняка находит частичное объяснение при сопоставлении уровней доступности внешней информации в различных типах дубняков. Показано, что в лещинном дубняке извлечение информации из эдатопа создает в водном режиме энтропию 2.58. Здесь в условиях достаточной обеспеченности информацией дуб формирует свои наиболее устойчивые сообщества. Высокий уровень их функциональной организации и высокую адаптивную ценность вырабатываемых фенотипов обеспечивает эффективный стабилизирующий отбор. Достижение стационарного состояния ценопопуляцией лещинных дубняков подтверждено аппроксимацией распределения числа деревьев по ступеням толщины кривой Гаусса. При значении информационной энтропии 2.41, характерной эдафотопам кустарниково-разнотравного и леспедецевого дубняков, распределение числа стволов по ступеням толщины в древостое еще описывается нормальной кривой. Иными словами, ценопопуляции дуба при указанном уровне доступности внешней информации еще устойчивы, что свидетельствует о достаточно эффективном стабилизирующем отборе. Но величина информационной энтропии 1.95 характеризует уровень недоступности внешней информации, при котором ценопопуляция дуба существует в виде неорганизованной группировки, на что указывает экспоненциальный тип распределения деревьев в древостое рододендронового дубняка.

Установленная для высокотравного дубняка величина информационной энтропии 2.24 выше, чем в рододендроновом, но ниже, чем в леспедецевом. В отношении эффективности стабилизирующего отбора фенотипов дуба эта величина является критической. При значениях информационной энтропии ниже указанного уровня ценопопуляция дуба неустойчива. Усиление рекомбинационной изменчивости сопровождается дизруптивным отбором, который формирует два генетических оптимума.

Причину генетической изменчивости популяций видят в пространственной неоднородности и нестабильности экологических факторов (Ludwig, 1950; Красилов, 1977). Несколько вариантов развития полиморфизма в подобной ситуации показал И. И. Шмальгаузен (1968). Предлагаемые ими модели воспроизводят альтернативные стратегии поведения популяций при различных сочетаниях давления дизруптивного и стабилизирующего отборов. Но приведенные выше факты ставят новые вопросы. В результате предшествующих исследований установлено, что жизнедеятельность краевых ценопопуляций дуба монгольского происходит в условиях недостатка информации и на сухих, и на избыточно влажных почвах. Однако реакции ценопопуляций на недостаток доступной информации неодинаковы. В очень сухом дубняке, где уровень динамического увлажнения не достигает и 130 мм, недостаток внешней упорядоченности ведет к прекращению стабилизирующего отбора и дезорганизации сообщества. В ценопопуляции влажного дубняка, где среднемноголетний запас воды в почве приближается к 220 мм, происходит рост генетического разнообразия. Но развитие полиморфизма имеет парадоксальный характер, так. как. в этом случае отбор должен совершать работу против группы модальных фенотипов. Между тем, будучи в ценопопуляции наиболее многочисленной, эта группа при любых условиях должна играть роль аттрактора.

Противоестественный характер дизруптивного отбора вынуждает допустить его нестатистический механизм. Поиск детерминантов формообразовательного процесса во влажных типах дубняков следует начать с изучения механизмов образования сложной надвидовой системы. На первом этапе необходимо определить амплитуды экологических факторов в их эдафотопах, выяснить пространственную динамику и связи между спецификой состояния экологической среды и состоянием растительности.

Список литературы

Вальтер Г. 1982. Общая ботаника. М. 264 с. — *Красилов В. А.* 1973. К вопросу об общем законе эволюции живых систем // Материалы эволюционного семинара. Владивосток. С. 42–49. — *Красилов В. А.* 1977. Эволюция и биостратиграфия. М. 256 с. — *Норин Б. Н.* 1986. Принципы организации фитоценотических систем как функционального ядра биогеоценозов (на примере растительности субарктики) // Общие проблемы фитоценологии (II Всесоюз. совещание, 11–13 ноября 1986 г. Москва. Тез. докл. № 1–150). М. С. 54–56. — *Пасынский А. Г.* 1968. Биофизическая химия. М. 432 с. — *Прилуцкий А. Н.* 2003. Жизнеспособность дуба монгольского в условиях различной влагообеспеченности. Владивосток. 164 с. — *Прилуцкий А. Н.* 2006. Явления самоорганизации в сообществах дуба монгольского // Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 52. С. 188–198. — *Прилуцкий А. Н., Попков Б. В., Михалин М. В., Фисенко М. И.* 2009. Экологический ряд дубняков как система, распределенная в пространстве // Бюл. БСИ ДВО РАН. Вып. 3. С. 31–55. http://botsad.ru/jurnal/number3.htm — *Прилуцкий А. Н., Нарышкина Н. Н.* 2010. Динамика пыления популяции дуба монгольского // Юбилейный сборник научных трудов. Уссурийск. С. 192–207. — *Рьюз М.* 1977. Философия биологии. М. 317 с. — *Суханов В. В., Петропавловский Б. П.* 1993. Саморегуляция структуры растительных сообществ Сихотэ-Алинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 98. Вып. 3. С. 11–117. — *Шмальгаузен И. И.* 1968. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М. 451 с. — *Шредингер Э.* 1972. Что такое жизнь? С точки зрения физика… М. 88 с. — *Эткинс П.* 1987. Порядок и беспорядок в природе. М. 224 с. — *Barker A. D.* An approach to the theory of natural selection // Philosophy. 1969. Vol. 44. P. 271–290. — *Ludwig W.* 1950. Zur Theorie der Konkurenz. Die Annidation (Einnischung) als fünfter evolutions Factor // Neue Ergeb. Probl. Zool. Klatt-Festschrift. S. 516–537. — *Monser A. R.* The concept of evolution // Philosophy. 1965. Vol. 40. P. 18–34.

ДИНАМИКА ЛЕСНОГО ПОКРОВА БЕЛАРУСИ В УСЛОВИЯХ МЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА

А. В. Пугачевский, М. В. Ермохин, А. Г. Герасимович

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

Ключевые слова*: климат, лесные экосистемы, температурный режим, период вегетации.*

Данные последних десятилетий уже не оставляют сомнений в том, что глобальное потепление климата (вопрос о причинах которого до конца не решен) действительно имеет место и его влияние на экономику и природные условия становится все более ощутимым. Хотя эффект воздействия изменения климата имеет как позитивные, так и негативные последствия для природных и социально-экономических систем, по многим оценкам отрицательные последствия в большинстве регионов Земли все же наиболее существенны (Шерстюков, 2008). В частности, изменение климата, оказывая как прямое, так и опосредованное влияние, способствует опустыниванию земель, деградации лесов и других природных экосистем.

На территории Беларуси в последние 100 лет периоды потеплений сменялись сопоставимыми по интенсивности и продолжительности похолоданиями. Главной особенностью динамики климата было наличие двух существенных потеплений (Логинов, 2008). Первое (с 1910 по 1939 г.) характеризовалось ростом температур в теплое время года. Второй период потепления (с 1989 г.) в Беларуси характеризуется преимущественно зимним повышением температур. Так, в январе 1993 г. температура воздуха достигала +6–12 ºС, а в феврале 1990 г. — +10–17 ºС. Потепление затронуло и летние месяцы. Так в 1999, 2000 и

2002 гг. средняя температура июня–августа превысила норму в среднем на 2°. В отношении годового хода температур наиболее аномальным оказался 2010 г., который характеризовался холодной и снежной зимой (температура опускалась ниже –30 °С) и жарким и сухим летом (температура воздуха доходила до +40 °С).

Годичная сумма осадков увеличилась не более чем на 5 %, но заметно изменилось их распределение по месяцам и сезонам года. В последнее время все чаще отмечаются засушливые условия на протяжении месяца и более в период вегетации. Наиболее негативным является снижение количества осадков в июне по всей территории страны на 8–12 мм. Хотя оно составляет всего 9–15 % от их суммы в этом месяце, в отдельные годы это создает проблемы с водообеспеченностью лесной растительности.

Два десятилетия (с 1987 по 2006 г.) по сравнению с предыдущими (с 1967 по 1986 г.) отличались более высокой повторяемостью заморозков в мае–сентябре на всей территории Беларуси. Кроме того, если в период с 1946 по 1964 г. частота заморозков на севере страны была в 2.2 раза выше, чем на юге, то в последние десятилетия это соотношение уменьшилось до 1.5–1.0 раза. В отдельные годы заморозки на почве в южных районах республики были интенсивнее, чем в северных районах. Таким образом, мелиорация Белорусского Полесья привела к увеличению площади заморозкоопасных территорий в республике (Логинов, Микуцкий, 2007).

Изменение температурного режима в зимний период привело к уменьшению высоты и продолжительности сохранения снежного покрова. Так, в Березинском биосферном заповеднике в 1969–1990 гг. снежный покров устанавливался в среднем в третьей декаде октября и сохранялся до второй декады апреля (рис. 1). В 1991–2005 гг. начало формирования снежного покрова сместилось на первую декаду ноября (Герасимович и др., 2009). В среднем на 5 см уменьшилась высота снежного покрова. Это обусловило снижение влагозапасов к началу вегетационного периода почти на 25 % по сравнению с периодом до 1990 г.

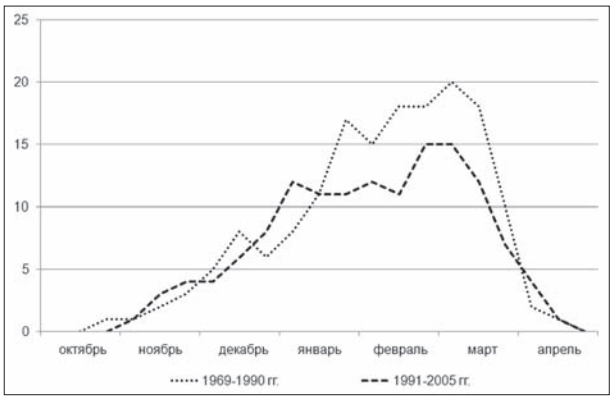


Рис. 1. Среднемноголетний ход сезонной динамики высоты снежного покрова в 1969–1990 и 1991–2005 гг. в Березинском биосферном заповеднике.
По оси абсцисс — месяц года; *по оси ординат* — высота снежного покрова, см.

В результате сократились сроки, уменьшились интенсивность и объемы весенних паводков, что, в сочетании с изменением характера землепользования, способствовало интенсивной трансформации пойменной растительности. На месте исторически сложившихся открытых пойменных лугов формируются кустарниковые и древесные сообщества, приводя к исчезновению уникальных луговых сообществ.

Климатические изменения последних десятилетий заметно повлияли на растительный покров. В первую очередь и наиболее очевидно на состояние растительности воздействие оказали экстремальные погодные и климатические явления — сильные морозы и заморозки, интенсивные засухи, ураганные ветры, шквалы и смерчи, обильные осадки, вызывающие паводки, сильные снегопады, град, гололед и др. (Логинов, Микуцкий, 2007). Однако, наиболее распространенные формы реакции растительности на изменения климата реализуется опосредованно — через производные от климатических факторов механизмы: колебания уровня грунтовых вод, пожары, размножение вредителей и стимуляция болезней растений, создание более или менее благоприятных условий для развития определенных экологических групп организмов (Аликина и др., 2001; Логинов, 1996).

Территория Беларуси расположена в переходной полосе между бореальными хвойными и широколиственными лесами. И наиболее часто встречающейся формой неблагоприятных климатических воздействий для лесов страны являются засухи, частота и интенсивность которых увеличилась в последние годы. Они регистрировались в 1992–1997, 1999, 2000, 2002, 2003, 2010 гг. Причем в 1992, 1993, 2002 и 2010 гг. засушливые явления отмечались по всей территории Беларуси. Доля засушливых лет возросла до 30 % на севере страны и до 52 % — на юго-востоке. С высокой температурой и продолжительным отсутствием осадков связана и повышенная повторяемость лесных и торфяных пожаров. Количество пожаров, приводящих к пирогенным сукцессиям, в засушливые годы превышало 5 000 в год. В экстремальном по погодно-климатическим условиям 1992 г. пожарами было пройдено 27.7 тыс. га лесов, из них почти половина (12.5 тыс. га) погибла. Наибольшая площадь погибших насаждений отмечается на юго-востоке Беларуси. Во время продолжительных засух резко возрастает пожарная опасность на болотах, которые в нормальных условиях практически не горят. При длительном отсутствии осадков происходит падение уровня грунтовых вод, иссушение торфа и повышение вероятности возгорания торфяников, в особенности осушенных.

Анализ материалов государственной статистической отчетности, свидетельствует, что наиболее масштабная гибель насаждений в Беларуси происходит в результате пожаров и засух (усыхание еловых лесов). За последние 17 лет из всех погибших насаждений 90.0 % погибло в результате этих факторов, а в годы с экстремальной напряженностью климатических факторов (1992 и 2003 гг.) их доля достигала

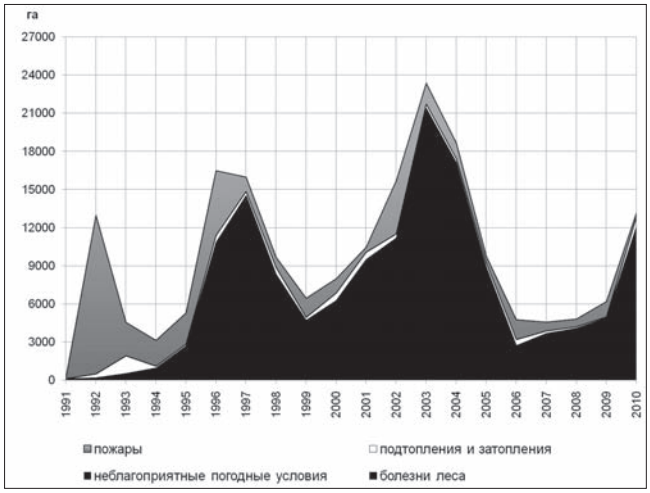


Рис. 2. Динамика гибели древостоев в лесах Беларуси в период с 1991 по 2009 г.

По оси абсцисс — год; по оси ординат — площадь погибших насаждений, га.

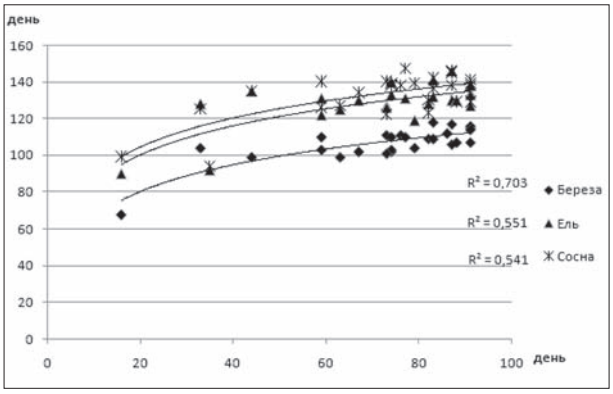


Рис. 3. Зависимость сроков начала распускания листовых почек от дат устойчивого перехода среднесуточных температур через 0 °С по Березинскому биосферному заповеднику.

По оси абсцисс — дата устойчивого перехода среднесуточных температур через 0 °С, день от начала года; по оси ординат — дата начала распускания листовых почек, день от начала года.

97.0 % (рис. 2). Засухи вызывают ослабление ели, что создает благоприятные условия для массового размножения стволовых вредителей, главным из которых является короед-типограф. Только в период с 1996 по 2010 г. погибло более 88 тыс. га средне- и высоковозрастных ельников. Неблагоприятные погодно-климатические условия ряда лет в 1990-х гг. и начале 2000-х гг. способствовали активизации вредителей и других древесных пород: соснового шелкопряда, обыкновенного соснового пилильщика, звездчатого пилильщика-ткача, а в последние годы — и непарного шелкопряда. В результате массовых размножений листо- и хвоегрызущих насекомых-вредителей за период 1991–2007 гг. погибло почти 1000 га насаждений, наиболее неблагоприятными в этом отношении были 1994 и 1997 гг. (Обзоры…, 2008).

В последующие после засух годы активизируются и болезни леса (сосудистые, некрозно-раковые, корневые и стволовые гнили). Наиболее тяжелые последствия для состояния лесов имели место в еловых, дубовых, ясеневых и, местами, черноольховых и березовых насаждениях. В среднем от болезней погибает около 500 га древостоев в год (рис. 2).

Еще одним экстремальным фактором, воздействующим на леса, являются ураганы. Почти ежегодно при ураганах и шквалах в республике происходит массовая гибель деревьев: в среднем около 1900 га насаждений в год. Однако их распределение по годам неравномерно. В отдельные годы (2000–2002 гг.) вообще не отмечалось значимых ветровалов и буреломов, но один ураган может резко изменить картину. Так, в результате только одного урагана в 1997 г. площадь ветровальников в лесах Беларуси превысила 6 000 га. И, в отличие от засух, ураганы и шквалы, приводящие к гибели лесов, практически не поддаются прогнозированию.

Отдельные формы реакции растительности на динамику климата: изменение сроков начала и продолжительность вегетации растений, величина прироста фитомассы, — в значительной степени напрямую регулируются погодно-климатическими факторами (Аликина и др., 2001; Логинов, 1996). На сезонный рост и развитие растений влияют уровень температур, длительность теплых периодов, характер сезонной динамики и суточного ритма температурного режима (Шульц, 1981). Сопоставление многолетних фенологических наблюдений с соответствующими гидрометеорологическими показателями дает возможность проанализировать некоторые изменения, происходящие в лесных экосистемах. Данные фенологических наблюдений не только дают сравнительную информацию о сезонной и многолетней динамике экосистем, но и одновременно динамика фенологических фаз растений отражает тенденции изменения климата, проявляющиеся через их изменения. Анализ фенологических рядов по Березинскому биосферному заповеднику показал, что сроки распускания листовых почек сосны, ели и березы тесно коррелируют с датами устойчивого перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °С (рис. 3). В отдельные годы (1989, 1990, 1995, 2002 гг.) переход через 0 °С в заповеднике отмечался уже в конце января–феврале. В эти же годы отмечалось и наиболее раннее (почти на месяц раньше среднемноголетней нормы) начало вегетации древесных растений. Деревья не способны быстро адаптироваться к резко меняющимся условиям среды, поэтому колебания температурного режима из года в год в начале вегетации негативно отражаются на их устойчивости и состоянии. К тому же, раннее начало вегетации резко повышает вероятность повреждения молодых побегов весенними заморозками.

Анализ фенологических рядов по 10 видам древесных и кустарниковых растений Березинского биосферного заповедника и 15 видам — национального парка «Беловежская пуща» подтвердил изменения в датах наступлении фенофаз древесных и кустарниковых растений. В более ранние сроки отмечено начало

цветения сосны, ели, березы, ольхи черной, ольхи серой, лещины и черемухи. Наблюдается устойчивый тренд смещения к более поздним значениям дат конца листопада у ольхи черной и ольхи серой. В то же время, у лещины и черемухи, наоборот, отмечено более ранний листопад. Систематизация и анализ данных по плодоношению древесных и кустарниковых видов за 1969–2005 гг. показали, что несколько увеличилось плодоношения (на 1 балл по Капперу) у березы бородавчатой, ольхи серой и черной, дуба черешчатого, клена остролистного, граба обыкновенного, осины, черемухи обыкновенной, рябины обыкновенной, крушины ломкой и лещины обыкновенной.

В результате увеличения среднегодовой (примерно на 1 °С) и большинства среднемесячных температур воздуха продолжительность вегетационного периода растений в 2000–2007 гг. стала на 13–23 дня больше, чем в 1960–1969 гг. Наиболее существенные изменения произошли на юго-западе Беларуси (Беловежская пуща), меньшие — на востоке (Березинский заповедник). У всех исследуемых видов в Березинском заповеднике увеличилась продолжительность летнего периода вегетации (от начала цветения до появления осенней окраски) и сократилась — осеннего: от начала пожелтения листьев (хвои) до окончания листопада (хвоепада) (Герасимович и др., 2009).

Кроме того, заметно увеличилась и сумма положительных температур воздуха, опередив даже предыдущее теплое десятилетие (1990–1999 гг.) на 125–325°. Это привело к смещению изолиний сумм температур на 200–250 км севернее. Синхронно изменились и суммы активных температур (выше 5 °С и 10 °С). Такое значительное перераспределение теплообеспеченности, если оно будет устойчивым, неизбежно отразится на ареалах распространения растений, в том числе и древесных. На территории Беларуси проходят границы распространения трех лесообразующих пород — ели европейской, граба обыкновенного и ольхи серой. Их распространение связано именно с теплообеспеченностью территории. В Полесье при сумме активных температур выше 10 °С равной 2480° сплошного распространения ели уже не наблюдается (Гельтман, 1982). В настоящее время эта изолиния сместилась на 250–300 км севернее и проходит по северной границе подзоны дубово-темнохвойных лесов (хотя ранее она почти совпадала с южной). Если такая тенденция сохранится, то можно ожидать постепенного смещения границы ареала ели в северо-восточном направлении. В сочетании с масштабной осушительной мелиорацией Полесья в 1960–1980-х гг. это уже привело к смещению этой границы в некоторых районах на 20–30 км севернее по сравнению с 1960-ми гг. (Ермохин, Пугачевский, 2009). Продолжающееся повышение температур увеличивает вероятность возникновения засух в вегетационный период при одновременном понижении уровня грунтовых вод. Это создает препосылки для дальнейшего сокращения ареала ели. А вот искусственно создаваемые древостои ели в Полесье на почвах нормального увлажнения попадают в группу риска и являются одними из первых в очереди на усыхание.

Северная граница ареала граба и южная ольхи серой в Беларуси близки к изолинии суммы температур выше 10 °С равной 2200° (Гельтман, 1982). В 2000–2010 гг. теплообеспеченность по всей территории Беларуси заметно превысила этот порог, что создает предпосылки к изменению ареалов этих пород: сокращению для ольхи серой и, напротив, продвижению на север — граба. Однако древесные растения, имея высокую продолжительность жизни, достаточно устойчивы к меняющимся условиям среды. Поэтому заметный сдвиг границ ареалов возможен только при условии изменения теплообеспеченности региона в течение многих десятилетий.

Таким образом, климатические изменения последних 40 лет значительно повлияли на состояние и структуру лесных фитоценозов Беларуси. При этом, однако, в первую очередь эти воздействия реализовывались через экстремальные погодно-климатические явления (Логинов, Микуцкий, 2007). Негативное воздействие комплекса климатически детерминированных факторов привело к ухудшению состояния лесов, снижению их устойчивости, массовому размножению вредных насекомых и развитию болезней, росту продолжительности пожароопасного периода (Аликина и др., 2001; Обзоры…, 2008; Федоров, Сарнацкий, 2001).

Дальнейшее изменение климата в соответствии с наиболее вероятными сценариями его динамики, может привести в Беларуси к целому спектру последствий, как негативных, так и позитивных для лесной растительности (Логинов, Пугачевский, 1998). Среди них:

- изменение структуры (состава и характера взаимоотношений между видами) древостоев в связи с изменением устойчивости и сдвигом ареалов основных лесообразующих пород;
- активное зарастание болот древесно-кустарниковой растительностью вследствие общего снижения уровня грунтовых вод и повышения интенсивности испарения с поверхности болот и их водосборных площадей;
- общее ускорение круговорота веществ в лесных экосистемах, в частности темпов разложения лесного опада и подстилки;
- повышение вероятности массовых размножений вредителей леса из-за общего ослабления устойчивости большинства древесных видов в сочетании с улучшением условий для размножения листохвоегрызущих насекомых и вторичных вредителей;
- обеднение (деградация и отступление) бореальной флоры и фауны лесов в сочетании с экспансией в лесные экосистемы видов лесостепного и степного флористических и фаунистических комплексов;

• возрастание вероятности возникновения и вредоносности для древесных растений поздних весенних заморозков в связи с более ранним началом вегетации;

• снижение текущего прироста древостоев в условиях все более частых засух в вегетационный период и ухудшения водообеспеченности начала вегетации;

• увеличение периода активного прироста древесины в связи с увеличением продолжительности периода вегетации;

• ухудшение условий перезимовки лесной растительности вследствие отсутствия или сокращения сроков наличия снежного покрова и его уменьшения его мощности;

• изменение сроков созревания плодов и семян древесных растений, а также лесных ягод в связи с более ранним началом вегетации.

Очевидно, что этот перечень далеко не является исчерпывающим. И для современной геоботаники, как и для собственно лесной экологии, задачей номер один является полномасштабная оценка воздействий изменения климата на лесные экосистемы и растительный покров в целом, прогнозирование его последствий и разработка мер адаптации к нему.

Список литературы

Аликина И. Я. и др. 2001. Изменение климата и использование климатических ресурсов. Минск. 262 с. — *Гельтман В. С.* 1982. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск. 326 с. — *Герасимович А. Г.*, *Пугачевский А. В.*, *Автушко С. А.*, *Срыбный А. В.* 2009. Изменения в сезонной цикличности природы Березинского биосферного заповедника // Особо охраняемые природные территории Беларуси. Исследования. Вып 4. Минск. — *Ермохин М. В.*, *Пугачевский А. В.* 2009. Современная динамика южной границы сплошного распространения ели (*Picea abies* Karst.) в Беларуси // Весці Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. № 1. С. 51–55. — *Логинов В. Ф.*, *Микуцкий В. С.* 2007. Изменение климата Беларуси и их последствия в различных отраслях // Прогнозирование и адаптация общества экстремальным климатическим изменениям: Материалы междунар. конф. по проблемам гидрометеорологической безопасности. М. С. 260–270. — *Логинов В. Ф.* 2008. Глобальные и региональные изменения климата: причины и следствия. Минск. 496 с. — *Логинов В. Ф.*, *Пугачевский А. В.* 1998. Изменение климата Беларуси и динамика лесной растительности // Состояние и мониторинг лесов на рубеже XXI века. Материалы Междун. науч.-практ. конф. Минск. С. 29–32. — *Логинов В. Ф.* 1996. Климат Беларуси. Минск. 235 с. — *Обзоры* распространения вредителей и болезней в лесах Республики Беларусь и прогнозы их развития за 1999–2007 гг. 2008. Минск. 132 с. — *Федоров Н. И.*, *Сарнацкий В. В.* 2001. Особенности формирования еловых лесов Беларуси в связи с их периодическим массовым усыханием. Минск. 180 с. — *Шерстюков Б. Г.* 2008. Пространственные и сезонные особенности изменения климата в период глобального потепления. Казань. 36 с. — *Шульц Г. Э.* 1981. Общая фенология. Л. 188 с.

МНОГОМЕРНЫЙ АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДИСТАНЦИОННОЙ ИНФОРМАЦИИ

Ю. Г. Пузаченко

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский пр., 33. E-mail: jpuzak@mail.ru

Ключевые слова: *растительный покров*, *сообщества, многомерный анализ.*

Общей проблемой геоботаники и по настоящее время остается соотношение организменной и индивидуалистической концепции в организации сообществ. Эта проблема имеет не только теоретическое, но и прикладное значение. В настоящее время организменная и индивидуалистическая концепция не рассматриваются как принципиально несовместимые. Любое сообщество в большей или меньшей степени содержит свойства непрерывности или некоторой целостности. Задача сводится к развитию методов измерения выраженности индицирующих их свойств и определение условий их проявления. Интерес к теме в последние 10 лет поддерживается и нейтралистской моделью Хаббела (Hubbell, 2001), порождающей равновесную модель независимого сосуществования экологически подобных видов в гомогенной среде.

Простейшие представления о возможных отношениях видов в гомогенной среде порождают две модели: виды потенциально конкурируют (отрицательная обратная связь), но различаются по эффективности использования разных ресурсов; виды связаны друг с другом положительными двусторонними или односторонними обратными связями и автоматически поддерживают друг друга в агрессивной среде. Первый вариант порождает хорошо теоретически обоснованную и экспериментально проверенную модель независимого размещения видов в гомогенной среде с видоспецифичной эффективностью использования ресурсов. В этой модели число сосуществующих видов равно числу ресурсов (Абросов, Ковров, 1977; Дегерминджи и др., 1979). Если в этой модели допустить, что ресурс или какие-либо условия изменяются в пространстве, то среда становится гетерогенна. Представив каждый ресурс (условие среды) через две взаимодополняющее подобласти, каждая из которых благоприятна для одного из викарирующих по этому условию видов, получаем, что в двухмерном пространстве можно разместить 6 видов: два независимых вида с принципиально разной эффективностью (чувствительностью) к разным условиям, два взаимодополня-

ющих их независимых вида и два вида, мультипликативно зависящих от условий среды и занимающих подобласть вдоль левой и правой диагонали пространства. В двухмерном пространстве может быть реализовано 8 условно гомогенных подпространств, в каждом из которых можно разместить три независимых вида. Дополнительно к ним можно разместить и 9 «диагональных», получив тем самым в сумме 33 вида. В четырехмерном пространстве может быть уже размещено около 80 видов, а в пятимерном — более 185. Эта оценка приблизительно соответствует числу видов в тропическом лесу на относительно ограниченной площади. Представить экологическое пространство с пятью координатами можно, добавив к трофности, освещенности и увлажнению характерную высоту и собственное время разных видов растений. В состоянии равновесия виды в целом в сообществе практически не зависят друг от друга и образуют пространственный континуум. Частота их встречаемости должна соответствовать какому-либо ранговому распределению.

Если допустить, что обилие видов нелинейно зависит от градиента и взамодополняющие по градиенту виды конкурируют в области пересечения ниш, то можно получить относительно дискретные границы, выделяемые лишь по некоторым видам. Очевидно, что такая модель порождает систему, целостную в эволюционном, но не в экологическом масштабе времени.

Если допустить положительные связи между видами и между видами и средой, то получаем организмоподобную систему. Уровень ее целостности определяется степенью облигатности этих связей и сложностью ее иерархической структуры. У такой системы будут достаточно четкие границы и она будет поддерживать себя в широком диапазоне условий среды. Типичным примером такой системы является верховое болото, развивающееся на основе контура положительной обратной связи «влагоемкость торфа — продукция сфагнумов», обеспечивающего устойчивость существования и разрастание болота в достаточно широком диапазоне климатических условий. Очевидно, что при определенных условиях эти же свойства проявляют луговые сообщества по отношению к лесной и кустарниковой растительности. Эти очевидные примеры демонстрируют факт проявления целостности. Однако, возможно, эта форма организации в более скромных масштабах имеет и более широкое распространение.

Предлагаемые методы анализа полевых описаний растительности должны создать количественную основу для выделения и оценки вклада всех возможных схем организации растительности в различных пространственных масштабах.

Предлагаемые ниже методы анализы структуры и организации растительного покрова в существенной степени развиты и верифицированы на территории Центрально-Лесного биосферного заповедника. Однако в целом они формировались в результате работ на Дальнем Востоке, в Окском заповеднике, Кавказском биосферном заповеднике, на стационарах США Ковета (Sankovski, 1994) и Хаббер-Брук (Пузаченко и др., 1996).

Эффективной системой полевых измерений организации растительности является трансект с регулярным шагом опробования. Для лесных сообществ наилучший шаг 20 м, соответствующей средней высоте леса. Каждый трансект закладывается на местности с использованием GPS с нивелировкой рельефа с шагом в 5 м. Применение лазерного нивелира и лазерного измерителя расстояния позволяет легко прокладывать трансект при минимальном нарушении растительного покрова вне просек. До их приобретения приходилось привязывать трансекты к просекам, по которым и проводилась нивелировка с помощью стандартного оптического нивелира, закладывая при этом описания в 25 м от просеки, что, конечно, вносило определенные возмущения. Описания растительности в общем проводились по стандартной схеме, но дополнительно для древесного яруса обязательно измерялась сумма площадей сечений с помощью реласкопа. Точность этих измерений была существенно повышена при использовании реласкопа с голографическим прицелом Masser RC2. Описание травяного и кустарникового ярусов проводилось на круговой площадке с диаметром 25 м и с более высокой точностью с разделением на подъярусы на квадратной площадке со стороной 5 м. На этой же площадке оценивалось проективное покрытие мхов (мхи определены А. Немыкиным). Всего для анализа может быть использовано 1391 описание, из которых с высоким качеством с двумя типами площадок для описания травяного яруса — 339 описаний на трансекте длиной 6780 м, пересекающем с востока на запад моренные гряды, низменности с озерными отложениями приледникового озера. Этот трансект проложен вдоль просеки. Наиболее высококачественные описания с применением реласкопа Masser выполнены на трансекте длиной 2280 м, проложенном в районе работ А. А. Роде и И. П. Герасимова через пробную площадь В. Г. Карпова. Трансект пересекает две возвышенности и понижение с озерными отложениями, сформировавшимися на моренной гряде в период максимальной высоты стояния приледникового озера. На этих двух трансектах дополнительно проведено с использованием объектива «рыбий глаз» измерение LAI для древесного и травяного яруса, измерение влажности и температуры почвы в слое 15 см (TDR), потока тепла с поверхности (пирометр), температуры и влажности воздуха на высоте 2 м при движении по трансекту и непрерывной записи. Для всех точек проведены описания почв по прикопке до глубины 60 см и по буру до глубины 1.5 м. Для всей территории по карте масштаба 1 : 10 000 составлена 3D модель рельефа, на основе которой рассчитаны уклоны, лапласианы, кривизны, освещенности с востока и запада для трех иерахических уровней рельефа. В результате каждое описание растительности характеризуется значениями различных переменных рельефа. Для рассматриваемой тер-

ритории подобраны все сцены спутника Landsat с 1985 по 2010 г. (всего 20 сцен). Соответственно, каждая точка описания растительности соотнесена с отражением солнечной радиации в течении всех сезонов года в 7 спектральных каналах и величиной теплового потока.

Общее представление о структуре на уровне как элементарной территории, так и ландшафта можно получить на основе рангового распределения, параметры которого описывают макросостояния системы как статистического ансамбля (Пузаченко, 2009).

В общем случае $p = \exp(a + bx)$, где a — свободная энергия, b — температура, в линейном пространстве x=i, I — ранг вида (распределение Гиббса, Мотомуры), в логарифмическом пространстве x=ln(i) (распределение Ципфа). Выбор модели корректируется информацией Кульбака:

$$I = \sum_{i=1}^{i=k} p_i \ln p_i / p_{равновесное}.$$

I=>0. Если $I<0$, модель некорректна. Чем больше I, тем более удалена система от равновесия. Система может быть стационарна, но неравновесна. В этом случае в модель включается вторая и реже третья степень x. Вторая степень обычно входит с отрицательным знаком и подразумевает зависимость выживания особей вида от его ранга в сообществе. В результате получаем распределения, выведенные Хаббелом (Hubbel, 2001). Если система стационарна, то информация Кульбака статистически незначимо отличается от нуля.

На рассматриваемой территории распределения деревьев подчиняются распределению Гиббса, но статистически значимо неравновесны: для территории в целом (I= 0.072), для большого (I= 0.518) и малого (I= 0.21). Равновесие во всех случаях нарушается повышенным участием в древостое относительно обычных видов, первую очередь — клена, липы и ильма, при абсолютном господстве ели и березы. Распределения Гиббса справедливы для травяного и мохового ярусов, в которых также выявляются существенно неравновесные виды. В частности, в моховом ярусе большой вклад в отклонения от равновесия вносят лесные сфагновые мхи.

Анализ взаимоположения видов в многомерном пространстве наиболее оправданно осуществлять методом многомерного шкалирования на основе дистанции на базе ранговой gamma корреляции: D=1-gamma. Размерность пространства определяется сравнением функции стресса с равновесной моделью случайного процесса (Пузаченко, 2004). В нашем случае для древесного яруса размерность равна трем, а для всех видов растений — четырем. Положение видов в векторном пространстве выделенных координат рассматривается в сопоставлении с гипотетической моделью размещения видов. В соответствие с моделью, если система равновесна, то виды, принадлежащие одному условно гомогенному пространству, по матрице коэффициентов должны быть независимы. В противном случае можно выделить виды, нарушающие равновесие и потенциально конкурирующие друг с другом. Для исследуемой территории модель равновесного размещения нарушают клен, липа и ясень, которые занимают практически одну и ту же часть экологического пространства, а вяз лишь немного удален от них. Аналогичные нарушения характерны и в отношениях сфагновых мхов. Координаты Эвклидова пространства рассчитываются методом нормальных уравнений Гаусса или непосредственно с помощью многомерного шкалирования по матрице расстояния между множеством описаний на трансекте. Физический смысл осей можно оценить на основе их сопоставления методами многомерного регрессионного анализа со свойствами рельефа, спектральными яркостями и индексами, полученными на основе Landsat, измерениями влажности почвы и ее описанными свойствами.

Обилие каждого вида с некоторой ошибкой описывается от координат Эвклидова пространства полиномиальной моделью. Качество описания обилия видов, встречающихся на большей части трансекта, обычно соответствует R^2>0.6. В совокупности для всех видов этот коэффициент детерминации определяет вклад континуальной модели в пространственную организацию растительности, и его величины для разных ландшафтов и видов могут существенно различаться. Любые статистические методы способны отразить только равновесные отношения. При условии высокого качества полевых измерений анализ отклонений для широко распространенных видов получает особый смысл. Отклонения, превышающие одну среднеквадратическую, и меньшие отклонения с одним знаком, образующие территориальный кластер, заслуживают особого рассмотрения. Отрицательные отклонения чаще всего связаны с действием разрушительных факторов, и они наиболее обычны. Положительные отклонения, особенно образующие непрерывный территориальный кластер, формально указывают на существование какого-то специфического локального фактора, увеличивающего обилие соответствующего вида и нарушающего общие равновесные отношения (нарушающими континуум). Они являются потенциальными индикаторами возможных эффектов положительных связей в сообществе и экосистеме. В нашем случае этот эффект наиболее надежно можно констатировать для ельника сфагнового IV бонитета (пробная площадь Карпова). Практически модоминатный ельник сформирован на торфянистых почвах со средней мощностью торфа 50 см с возрастом около 1500 лет со сплошным покровом из 4 видов сфагнумов. Положительная обратная связь между елью и сфагнумом вполне очевидна. Древесный ярус имеет относительно низкое LAI и пропускает достаточно света. Опад из игл не подавляет рост мхов, и в то же время сфагнум препятствует возобновлению практически всех видов деревьев, кроме ели. Такие ельники на территории заповедника практически не под-

вержены сплошным ветровалам и являются максимально устойчивыми сообществами. Таким образом, на основе многомерного шкалирования получаем модель континуального сообщества с выделением видов, потенциально нарушающих равновесные отношения, и описаний, по тем или иным причинам существенно отклоняющихся от общих статистически равновесных отношений.

Исследование объективности границ можно построить, опираясь на методы дискретного анализа растительного покрова. Осуществив кластерный анализ на основе дистанции, используемой в многомерном шкалировании, выделяем дискретные классы состояния растительного покрова. Применяя дискриминантный и дисперсионный анализы, определяем виды, различающие выделенные классы. Обычно выделенные классы практически однозначно отображаются в координатах многомерного шкалирования или на всем множестве видов. В условиях относительно слабонарушенных лесов все классы статистически значимо отображаются через все переменные рельефа. Вероятность отображения класса можно определить как сумму квадратов вероятностей отнесения каждого класса к их заданным образам на основе их связи с рельефом. Обычно получаем, что центры классов однозначно воспроизводятся рельефом, а их границы определяются с вероятностью существенно меньше единицы. Таким образом, дискретные территориальные образования в области их границ однозначно не воспроизводимы рельефом. Однако это не может быть доказательством их реальной дискретности, а фиксирует лишь факт существенной роли «непрерывного» рельефа в пространственной организации растительного покрова. Безусловным тестом существования объективных границ являются величины дистанций между соседними точками на трансекте. Сопоставляя дистанции с выделенными классами, получаем, что в большинстве случаев на их границах происходит резкий скачок значений дистанций, в то время как внутри одного класса варьирование дистанций незначительно. Распределение дистанций в целом резко ассиметрично, с хорошо выраженной модой малых значений. Сопоставляя обилие видов в граничных классах, можно выделить те из них, которые в первую очередь определяют дискретность границы. Таким образом, на непрерывном рельефе в рассматриваемых старых лесах без антропогенных воздействий совершенно определенно выявляются дискретные границы. Аналогичный анализ осуществляется и на основе дистанционной информации. Последняя имеет для анализа пространственной организации растительного покрова самостоятельное значение. Очевидно, что если существует однородный выдел, то значения отраженной солнечной радиации в каждом спектральном канале будут подобны во всех принадлежащих ему пикселях. Соответственно, можно рассчитать определитель для яркостей в соседствующих пикселях скользящего квадрата. Если квадрат включает пиксели, принадлежащие одному однородному сообществу, то определитель будет близок к нулю. Если скользящий квадрат попадает на объективно существующую границу, то его значение будет стремиться к единице. Такого рода анализ показал реальное существование границ, ни коим образом не связанных с рельефом. Границы могут быть как практически замкнутые, так и фрагментарные, но важно, что они объективно существуют. Необходимо отметить, что они могут иметь различную выраженность на сценах, полученных для одного и того же месяца, но в разные годы, при различных предшествующих съемке погодных условиях. На настоящий момент можно лишь констатировать, что такие границы практически не выражены на месте рубок в 1960–1970-х гг. в охранной зоне заповедника и хорошо выражены в естественных лесах.

В целом же дистанционная информация с высокой надежностью воспроизводит состояния растительного покрова и по обучающей выборке позволяет построить карты, отражающие различные его свойства.

Проведенный анализ растительного покрова конкретной территории позволяет утверждать, что около 60–70 % в его пространственной организации соответствует непрерывной модели, примерно 10–20 % — эффектам дискретности границ, а остальное — эффектам целостности. Эта оценка может рассматриваться как предварительная. Можно полагать, что растительный, точнее биогеоценотический покров по мере своего саморазвития увеличивает вклад в организацию последних двух автохтонных механизмов, уменьшая свою зависимость от рельефа и почвообразующих пород. Проведенный анализ позволяет количественно описать факт текущей перестройки растительного покрова за счет увеличения роли широколиственных пород и сфагновых мхов. Наблюдая растительный покров на территории заповедника в течении 20 лет, можно привести множество фактов, указывающих на этот внешне противоречивый процесс, определяемый, начиная с 1970-х гг., приближением климата к климатическому оптимуму голоцена. Применяя многомерный анализ, можно двумя независимыми методами выделить виды, нарушающие равновесие, и определить их вклад в процесс преобразования растительного покрова в целом для территории и в частности для конкретных сообществ.

Список литературы

Абросов Н. С., Ковров Б. Г. 1977. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск. 187 с. — *Дегерменджи А. Г., Печуркин Н. С., Шкидченко А. Н.* 1979. Аутостабилизация факторов контролирующих рост в биологических системах. Новосибирск. 143 с. — *Пузаченко Ю. Г., Придня М. В., Мартин В., Санковский А. Г.,* 1996. Отображение видовых экологических ниш для сообществ смешанных лесов бассейна р. Хаббард-Брук (Белые горы, Новая Англия, Северная Америка) // Экология. № 6. С. 403–409. — *Пузаченко Ю. Г.* 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М. 416 с. — *Пузаченко Ю. Г.* 2009. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ.// Биосфера. № 1. С. 25–38. — *Hubbell S. P.* 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton. 375 p. — *Sankovski A. G.* 1994. Diversity and structure of

southern Appalachian and southwestern Caucasus forest with respect in historical events and present environment. A Dissertation Submitted to the Graduate Faculty of the University of Georgia in Partial Fulfillment. Athens Georgia. — coweeta.ecology.uga.edu/theses/1994_sankovski_uga.pdf

ВЗАИМОСВЯЗИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И МЕРЗЛОТЫ В ТУНДРАХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

В. Ю. Разживин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: volodyar@binran.ru

Ключевые слова: *кочкарные тундры, кустарничковые тундры, сукцессионная динамика, сильнольдистая мерзлота, сезонноталый слой, термокарст, плейстоцен, голоцен.*

Изучение взаимосвязей между растительностью и многолетнемерзлыми породами имеет длительную историю. Изменения структуры и состава растительности и мощности сезонноталого слоя (СТС), температуры многолетнемерзлых пород, процессов протаивания и промерзания в пространстве и во времени изучались Б. Н. Городковым (1932), М. И. Сумгиным (1937), Б. А. Тихомировым (1957, 1959), А. П. Тыртиковым (1969, 1979), А. В. Павловым (2008) и др. Основное внимание уделяется изменению мощности СТС и температуры верхних горизонтов многолетнемерзлых пород во взаимосвязи с составом и структурой растительности. Эти исследования показали, что моховой и лишайниковый покров, а также торфяные горизонты почв обладают значительным теплоизоляционным эффектом и приводят к уменьшению глубины сезонного протаивания и понижению температуры почв.

В субарктических (гипоарктических) тундрах для отложений легкого механического состава свойственна малольдистая мерзлота, средообразующий эффект которой незначителен. Для супесчаных, суглинистых и глинистых отложений равнинных ландшафтов обычна сильнольдистая мерзлота с мощностью СТС от 40 см до 100–120 см, обладающая мощным средообразующим эффектом, создавая водоупор. Формирующиеся в этих условиях кустарничковые осоково-пушицевые моховые кочкарные тундры занимают как бы промежуточное положение между настоящими тундрами и болотами (Крючков, 1968, Razzhivin, 2005). Если в субарктических тундрах сплошной и достаточно мощный растительный покров ослабляет и нивелирует криогенные процессы в условиях сильнольдистой мерзлоты (криотурбация, солифлюкция и т. д.), то в высокоширотной Арктике (арктические тундры и полярные пустыни) эти процессы определяют горизонтальную и вертикальную структуру биогеоценозов (Матвеева, 1998, Walker et al., 2008), а также являются одним из ведущих лимитирующих факторов (Razzhivin, 1999a).

Равнинная растительность на сильнольдистой мерзлоте представляет собой сложную динамичную систему, в которой кочкарные тундры играют ключевую роль, не только преобладая в растительном покрове, но и являясь наиболее устойчивым типом сообществ в отношении тундровых пожаров (Полозова, 1986). При относительной бедности и однообразии видового состава кустарничковых осоково-пушицевых лишайниково-моховых кочкарных тундр в Северо-Восточной Азии и на западе Северной Америки (Крючков, 1968, Александрова, 1977, Walker et al., 1994), заслуживает внимания разнообразие горизонтальной и вертикальной структуры сообществ, обусловленное различиями в составе и соотношении содоминирующих видов. Разнообразие сообществ трудно объяснить только различиями в условиях среды — они занимают равнинные и низменные пространства на олиготрофных суглинистых (от тяжелых супесей до глин) отложениях с преимущественно атмосферным увлажнением и средним по мощности снежным покровом.

Для определения роли различных факторов среды в формировании разнообразия равнинной тундровой растительности нами проведены исследования в южной полосе субарктических тундр (Александрова, 1977) на западе Чукотского полуострова, где кочкарные тундры господствуют на равнинах, плато, шлейфах и уступах пологих склонов, на валиках полигональных болот и т. д. и представлены большим количеством ассоциаций (Катенин, 1974), а также в Нижнеанадырской низменности. На ровных и слабонаклонных террасах с кислыми суглинистыми почвами на Чукотском полуострове разнообразие кустарничково-кочкарнопушицевых тундр определяется сукцессионной динамикой при однородных эдафических условиях (Razzhivin, 1999b). Наблюдается регулярное чередование следующего ряда растительных сообществ (вклейка II): пушицевая (*Eriophorum angustifolium*[1]) избыточно влажная тундра (1 стадия) → морошково (*Rubus chamaemorus*) — сфагновомоховая тундра (2 стадия) → гипоарктокустарничково (*Betula exilis, Ledum decumbens, Salix pulchra*) — кочкарнопушицево (*Eriophorum vaginatum*) — сфагновомоховая тундра (3 стадия) → гипоарктокустарничково (*Betula exilis, Ledum decumbens, Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*)-кочкарнопушицево (*Eriophorum vaginatum*) — моховая тундра со сфагновыми мхами и кустистыми лишайниками (4 стадия). Монодоминантные пушицевые сообщества первой стадии с примесью *Carex*

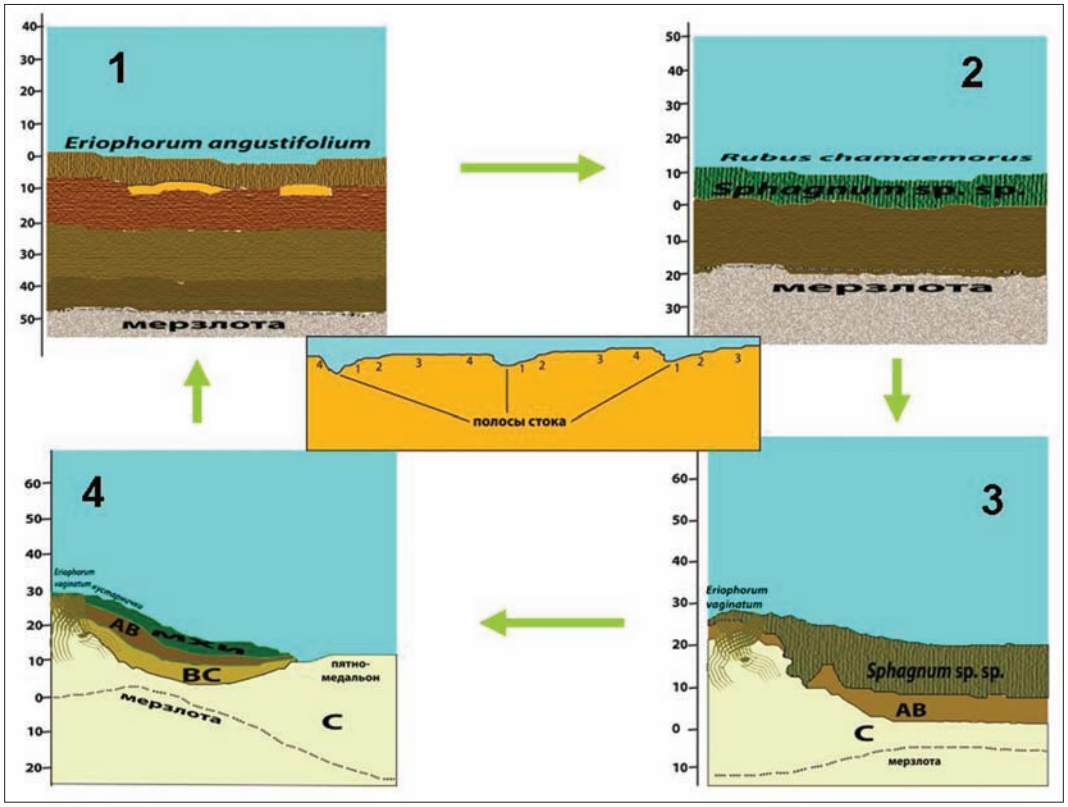
[1] Таксономическая номенклатура: Elven et al., 2007, Afonina, Czernyadjeva, 1995, Konstantinova, Potemkin, 1996.

aquatilis subsp. *stans* выстилают и окаймляют полосы стока на слабо наклонных террасах. Мощность СТС достигает 50–70 см. По мере биогенной аккумуляции органического вещества и привноса органики и мелкозема с талыми водами этот экотоп выходит из режима полосы стока. В видовом составе постепенно начинают преобладать сфагновые мхи (*Sphagnum warnstorfii, S. capillifolium, S. balticum, S. russovii*) и морошка (*Rubus chamaemorus*), проективное покрытие пушицы снижается до 3–5 %, отмечаются отдельные экземпляры *Eriophorum vaginatum*. Развитие сфагновой дернины приводит к резкому уменьшению мощности СТС до 20 см и формируются сообщества второй стадии. На следующей стадии (3) в сообществе формируется синузия *Eriophorum vaginatum*, появляются гипоарктические кустарнички *Betula exilis, Ledum palustre* subsp. *decumbens* и др., приуроченные к кочкам пушицы. Наряду с присутствием сфагновых мхов усиливается роль мхов *Aulacomnium turgidum, Hylocomium splendens* и печеночника *Ptilidium ciliare*, которые заполняют межкочечное пространство. Нанокомплексность наблюдается не только в наземной, но и в подземной сфере вслед за мозаичностью почвы. СТС под кочками пушицы достигает 60 см, тогда как в межкочечных понижениях он не более 30 см. На следующей (четвертой) стадии, по мере возрастания в сообществе роли кустарничков, проективное покрытие которых достигает 45–65 %, наблюдается снижение участия сфагновых мхов при возрастании обилия *Drepanocladus uncinatus, Hylocomium splendens* и др., на кочках пушицы появляются дикрановые и политриховые мхи и появляются кустистые лишайники. Синузия *Eriophorum vaginatum* приходит в угнетенное состояние, вероятно вследствие конкуренции за элементы минерального питания. Неравномерное протаивание мерзлоты усиливает криотурбацию и в межкочечных понижениях в разрывах дернины обнажаются пятна голого грунта, что приводит к еще большему протаиванию межкочечных понижений. Постепенно площадь пятен-медальонов увеличивается, что связано с деградацией моховой дернины межкочечных понижений и, соответственно, увеличением мощности СТС. Пятна-медальоны сливаются в единую сеть, усиливаются эрозионные процессы и в результате разрушения дернины образуется полоса стока. Наблюдается эндоэкогенетическая циклическая сукцессия, когда в результате увеличения обилия гипоарктических кустарничков подавляется синузия *Eriophorum vaginatum*, а синузия сфагновых мхов подавляется зелеными мхами. В морошково-сфагновомоховом сообществе мощность СТС не более 20 см из-за господства сфагновых мхов. С каждой следующей стадией уровень мерзлоты понижается, разрушается целостность органогенного горизонта почвы, на дневную поверхность по незадернованным пятнам прорываются суглинки минерального горизонта. В Нижнеанадырской низменности те же закономерности наблюдаются на разных уровнях от фациального до ландшафтного. Продолжительность той или иной стадии зависит от ландшафтно-геоморфологических условий. Так на плоских водоразделах абсолютно доминируют кочкарники со слабо выраженным кустарничковым ярусом, тогда как на пологих шлейфах, слабо наклонных террасах и т.д., где есть условия для формирования стока, наблюдается полный сукцессионный ряд. Сходный по механизму сукцессионный цикл на многолетнемерзлых отложениях с вовлечением редкостойных лиственничников описан на Камчатке (Бакалин, Ветрова, 2008) и в Охотии (Омелько и др., 2010).

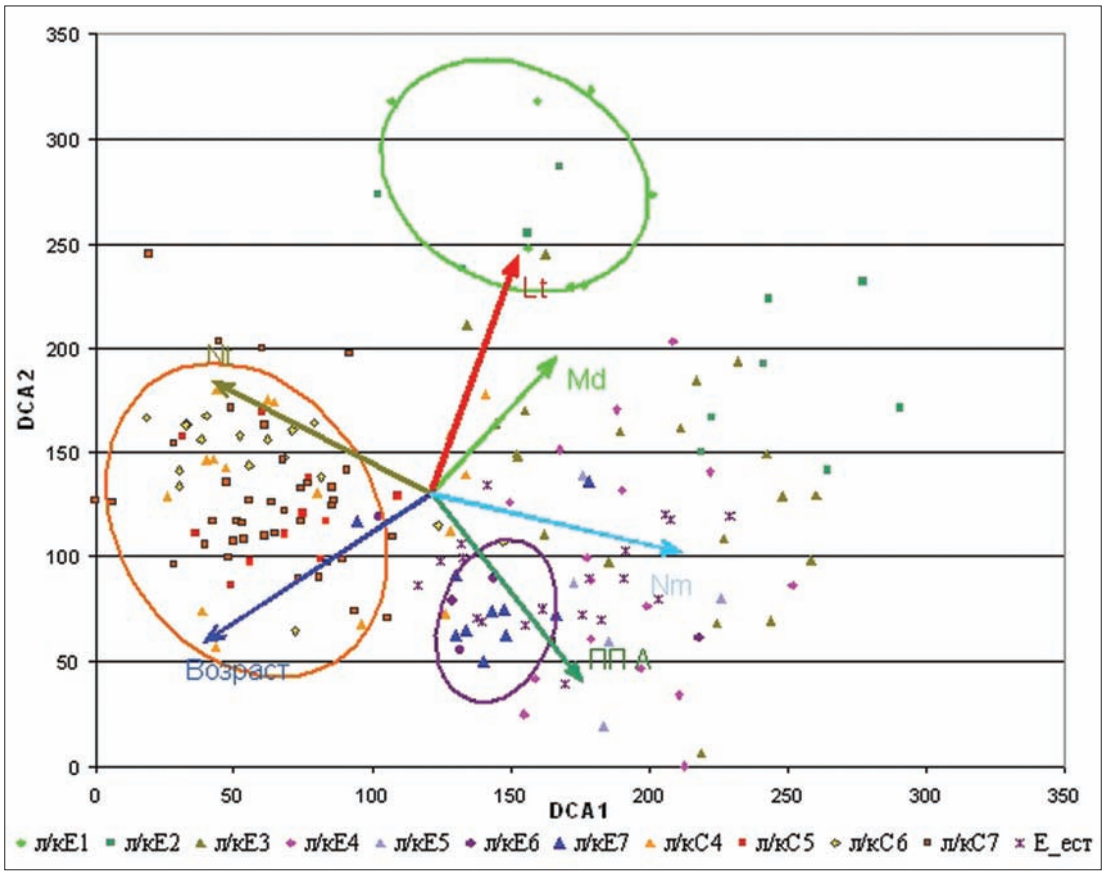
Кочкарные тундры обычны на равнинах и низменностях тундровой зоны от Таймыра до дельты р. Маккензи, но доминируют в Берингийском секторе и Яно-Колымской низменности (Крючков, 1968, Walker et al., 1994). В Азиатском секторе они обычны и в Бореальной зоне в границах Гипоарктического ботанико-географического пояса (Юрцев, 1966), южная граница которого в значительной мере совпадает с границей распространения многолетнемерзлых пород. Это территория, не охваченная покровным оледенением на протяжении всего плейстоцена.

В результате плиоценового прогрессирующего похолодания Арктический бассейн в позднем плиоцене преобразовался в Северный Ледовитый океан и уже 2.5 млн. лет назад на арктическом побережье зарегистрированы тундроподобные экосистемы и сформировалась вечная мерзлота (Бискэ, Баранова, 1976, Шер и др., 1979). Дальнейшее усиление континентальности климата привело 2–1.5 млн. лет назад к развитию мерзлоты и распространению травянистых экосистем, подобных тундростепям плейстоцена (Sher, 1997). Б. А. Юрцев (1966) полагает, что древнейшие гипоарктические ландшафты формировались на побережьях Арктического бассейна с начала плиоцена и приобрели черты современного типа к началу ледникового периода на северной окраине первичных таежных лесов в связи с превращением Арктического бассейна в Северный Ледовитый океан.

Криофитностепная растительность играла ключевую роль в растительном покрове криоаридных эпох плейстоцена на всей рассматриваемой территории, а в континентальных районах Западной Берингии — на протяжении всего плейстоцена, включая межледниковья (Sher, 1997). Плейстоценовый тундростепной комплекс не имеет полных современных аналогов (Шер, 1990) и современные криофитностепные сообщества, судя по разного рода палеонтологическим данным (Шер, 1997а, б; Берман, 2001), являются лишь крайне обедненным подобием плейстоценовых степей. По-видимому, в тундростепных ландшафтах плейстоцена, наряду с ведущей ролью криоаридной степной растительности, было заметным участие тундр арктического склада в перигляциальных условиях северной части шельфа, гипоарктокустарничковых тундр в основной части рассматриваемой территории и лиственничных редколесий с кустарниковым и кустарничковым ярусами на юге. Сообщества переходного типа от арктотундровых, горнотундровых и лесотундровых к степным были, вероятно, обычным явлением.



Сукцессионная динамика кустарничково-кочкарнопушицевых тундр на пологой террасе (запад Чукотского полуострова). К ст. В. Ю. Развживина (с. 197–200).



Ординация DCA культур ели, сосны и естественных лесов региона.

л/кЕ — лесные культуры ели, л/кС — лесные культуры сосны, Е_ест — естественные леса, цифрами указаны возрастные стадии культур. Векторами показаны факторы: Lt — освещенность (шкалы Элленберга), Md — доля луговых видов, Nm — доля неморальных видов, Nt — доля нитрофильных видов, ПП А — проективное покрытие древесного яруса, возраст — возрастная стадия. К ст. Е. В. Тихоновой, О. А. Пестеровой, Т. В. Черненьковой (с. 245–248).

Кочкарные тундры современного типа играли, наряду с болотами, подчиненную роль, но были распространены повсеместно, за исключением высокоарктического шельфа. Предполагается, что равнинные тундровые ландшафты современного облика сформировались около 8000–6000 лет назад вслед за климатическим "оптимумом" Восточной Сибири в результате трансгрессии арктического бассейна, вызвавшей резкое потепление и гумидизацию климата, сопровождавшихся прогрессирующим развитием термокарста (Шер, 1997а, б; Romanovskii et al., 2000; Sher et al., 2005; Каплина, 2009). Тем не менее, на острове Врангеля, отделившемся в результате морской трансгрессии от материка 12–13000 лет назад, встречены реликтовые кочкарнопушицевые тундры и ряд олиготрофных гипоарктических видов (*Ledum decumbens, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea* var. *minus, Pyrola grandiflora*) (Razzhivin, 1999a). Эти факты входят в противоречие с представлениями об однородности тундростепных ландшафтов арктического шельфа и заставляют предположить достаточно широкое распространение кочкарнопушицевых тундр современного облика, по меньшей мере, с позднего плейстоцена, хотя и среднеплейстоценовые условия, особенно в эпохи потеплений, представляются благоприятными для экспансии кочкарных тундр в северном направлении (Razzhivin, 2005) и повсеместного усиления ландшафтных позиций.

Глобальная плейстоцен-голоценовая перестройка биоты и формирование тундр современного типа тесно связаны не только с общеклиматическими изменениями, но и с изменением мерзлотно-гидрологических условий. До недавнего времени господствовали представления о том, что отложения плейстоценового ледового комплекса (едомы) формировались при избыточном увлажнении (Шер, 1990; Котов и др., 2001; Котов, 2002; и др.): «почти повсеместно шло накопление высоко насыщенных льдом синкриогенных льдов осадков едомной формации» (Шер, 1997а, с. 22). Хотя, как отмечает тот же автор (Шер, 1997а, б), многие данные о характере тундростепной биоты плохо согласуются с представлением о формировании сильнольдистой мерзлоты в позднем плейстоцене. Накопленные за последнее десятилетие данные в основном подтвердили представления С. В. Томирдиаро (1980) о резко континентальном аридном климате приморских низменностей Якутии в это время (Каплина, 2010). Это позволяет по-новому интерпретировать коренную перестройку природных условий и биоты на рубеже плейстоцена и голоцена. Глобальное потепление 14–13 тыс. лет назад повлекло смену травянистых осоково-злаково-полынных тундростепей кустарниковыми тундрами с широким развитием вересковых и сфагновых мхов (Котов и др., 2001), таяние льдов Полярного бассейна и трансгрессию океана. Последовавшее вслед за этим прогрессирующее развитие термокарста обусловлено не столько потеплением, сколько резкой гумидизацией климата в результате затопления арктического шельфа (Шер, 1997а, б). Именно кустарничковой и кустарниковой тундровой растительности, подобной современной кустарниковой тундре европейской Арктики, благоприятствуют условия протаивающей малольдистой мерзлоты плейстоценового ледового комплекса и представляется закономерной асинхронность кустарниковой фазы и развития термокарста. Активная трансформация верхних горизонтов позднеплейстоценовых пород началась лишь спустя 4 тыс. лет после глобального потепления в результате трансгрессии, повлекшей гумидизацию климата и изменение гидрологических условий. Тундростепные и тундровые экосистемы скорее адекватно отреагировали на глобальные природные перестройки, чем проявили высокую степень инерции и защиты от климатических воздействий (Котов и др., 2001). Вслед за бурным развитием термокарста в раннем голоцене и кустарниковой фазой термического оптимума около 8 тыс. лет назад произошла стабилизация северных ландшафтов, но ведущую роль в растительном покрове стали играть уже кочкарные тундры, наиболее приспособленные к условиям переувлажнения и способствующие формированию и сохранению сильнольдистой мерзлоты. Формирование гипоарктических равнинных тундр и северных редколесий современного типа явилось одним из ведущих факторов стабилизации мерзлотных условий и, соответственно, эрозионных процессов. Происходящее в настоящее время «закустаривание» субарктических тундр, связанное с изменением климата, имеет достаточно четко очерченный «ландшафтно-экологический адрес». Это пологие шлейфы и террасы с комплексом кочкарных и кустарничковых тундр на сильнольдистых отложениях, где баланс смещается в сторону кустарничковых тундр, а также горные террасы легкого механического состава с малольдистой мерзлотой, где роль кустарничков и кустарников еще более усиливается. В то же время водораздельные равнины и низменности с господством кочкарных тундр слабо реагируют на современные климатические изменения.

Список литературы

Александрова В Д. 1977. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения, XXIX. Л.: Наука. 189 с. — *Бакалин В. А., Ветрова В. П.* 2008. Взаимосвязь растительности и мерзлоты в зоне распространения многолетней мерзлоты на Камчатке // Экология. Т. 39. № 4. С. 338–346. — *Берман Д. И.* 2001. Заключение // Холодные степи северо-восточной Азии. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 162–167. — *Бискэ С. Ф., Баранова Ю. П.* 1976. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое // Берингия в кайнозое: Мат-лы Всесоюз. симпоз. "Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое". Хабаровск, 10–15 мая 1973 г. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 121–129. — *Городков Б. Н.* 1932. Вечная мерзлота в северном крае // Тр. изуч. производительных сил АН СССР. Сер. северная. № 1. С. 5–109. — *Каплина Т. Н.* 2009. Аласные комплексы Северной Якутии // Криосфера Земли. Т. 13, № 4. С. 3–17. — *Катенин А. Е.* 1974. Геоботанические исследования на Чукотке I. Растительность среднего течения реки Амгуэмы // Бот. журн. Т. 59. № 11. С. 1583–1595. — *Котов А. Н.* 2002. Плейстоценовые оледенения южной части Нижнеанадырской впадины и севера Корякского нагорья // Четвертичная

палеогеография Берингии. Магадан: МПО СВНЦ ДВО РАН. С. 67–75. — *Котов А. Н., Андерсон П. М., Ложкин А. В.* 2001. Изменение скоростей осадконакопления в долгоживущих озерах при флуктуациях климата и устойчивость тундровых криолитосистем Беринги // Криосфера Земли. Т. 5. № 3. С. 33–39. — *Крючков В. В.* 1968. Кочкарные тундры // Бот. журн. Т. 53. № 12. С. 1716–1730. — *Матвеева Н. В.* 1998. Зональность в растительном покрове Арктики // СПб.: Наука. 220 с. — *Омелько А. М., Якубов В. В., Бакалин В. А., Великанов А. В., Черданцева В. Я., Скирина И. Ф., Яковлева А. Н., Крестов П. В.* 2010. Растительный покров Ланжинских гор (Охотия) // Комаровские чтения. Вып. 57. Владивосток: Дальнаука. С. 103–163. — *Павлов А. В.* 2008. Мониторинг криолитозоны // Новосибирск: Акад. изд-во «Гео». 229 с. — *Полозова Т. Г.* 1986. Влияние пожара на растительность южных гипоарктических тундр на Западной Чукотке // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1657–1663. — *Сумгин М. И.* 1937. Вечная мерзлота почв в пределах СССР // М.: Изд-во АН СССР. 173 с. — *Тихомиров Б. А.* 1957. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // Бот. журн. Т. 42. № 11. С. 1691–1717. — *Тихомиров Б. А.* 1959. Влияние растительности на летнее протаивание почвы в области многолетнемерзлых пород // Мат. общ. мерзлотоведению. М.: Изд-во АН СССР. С. 207–209. — *Томирдиаро С. В.* 1980. Лессово-ледовая формация Восточной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене // М.: Наука. 184 с. — *Тыртиков А. П.* 1969. Влияние растительного покрова на промерзание и протаивание грунтов // М.: Изд-во МГУ. 192 с. — *Тыртиков А. П.* 1979. Динамика растительного покрова и развитие мерзлотных форм рельефа // М.: Наука. 116 с. — *Шер А. В.* 1990. Актуализм и дисконформизм в изучении экологии плейстоценовых млекопитающих // Журнал общей биологии. Т. 51, № 2. С. 163–177. — *Шер А. В.* 1997а. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем. Сообщение 1 // Криосфера Земли. Т. 1, № 1, С. 21–29. — *Шер А. В.* 1997б. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем. Сообщение 2 // Криосфера Земли. Т. 1, № 2, С. 3–11. — *Шер А. В., Каплина Т. Н., Гитерман Р. Е., Ложкин А. В., Архангелов А. А., Вирина Е. И., Зажигин В. С., Киселев С. В., Кузнецов Ю. В.* 1979. Путеводитель научной экскурсии по проблеме «Позднекайнозойские отложения Колымской низменности». Тур XI // XIV Тихоокеанский научный конгресс. Москва. С. 1–114. — *Юрцев Б. А.* 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения XIX. М.; Л.: Наука. 94 с. — *Afonina O. M., Czernyadjeva I. V.* 1995. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. Vol. 5. P. 99–142. — *Elveen R., Murray D. F., Razzhivin V. Yu., Yurtsev B. A.* 2007 onwards. Checklist of the Panarctic Flora (PAF) Vascular Plants. Version: May 2007. http://www.binran.ru/infsys/paflist/index.htm. — *Konstantinova N. A., Potemkin A. D.* 1996. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated check-list and bibliography // Arctoa. Vol. 6. P. 125–150. — *Razzhivin V. Yu.* 1999a. Zonation of vegetation in the Russian Arctic // Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Mat. Naturv. Klasse, Skrifter, Ny serie 38. P. 113–130. — *Razzhivin V. Yu.* 1999b. Cyclic succession of zonal tundra plant communities in Chukotka // R. D. Hollister (Ed) *Plant Response to Climate Change: Integration of ITEX Discoveries.* Proc. from the 9th ITEX Meeting 5–9 January, 1999. Arctic Ecology Laboratory report 1, Michigan State University. East Lansing, MI, U.S.A. — *Razzhivin V. Yu.* 2005. Tussock tundra // Encyclopedia of the Arctic. New-York & London: Routledge. P. 2077–2078. — *Romanovskii N. N., Gavrilov A. V., Tumskoy V. E., Kholodov A. L., Siegert C., Hubberten H. W., Sher A. V.* 2000. Environmental evolution in the Laptev Sea region during Late Pleistocene and Holocene // Polarforschung. V. 68. P. 237–245. — *Sher A. V.* 1997. Beringida: land, sea, and the evolution of cryoxeric environments and faunas // Beringian Paleoenvironments Workshop. Florissant, Colorado. P. 145–148. — *Sher A. V., Kuzmina S. A., Kuznetsova T. V., Sulerzhitsky L. D.* 2005. New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals. // Quaternary Science Reviews. V. 24, № 5–6, P. 533–569. — *Walker M. D., Walker D. A., Auerbach N. A.* 1994. Plant communities of a tussock tundra landscape in the Brooks Range Foothills, Alaska // Journal of Vegetation Science. Vol. 5. N 6. P. 843–866. — *Walker D. A. et al.* 2008. Arctic patterned ground ecosystems: A synthesis of field studies and models along a North American Arctic Transect // Journal of Geophysical Research.Vol. 113. G03S01, doi:10.1029/2007JG000504.

СТРУКТУРА ТРАВЯНОГО ПОКРОВА СЫРЫХ ЧЕРНООЛЬШАНИКОВ ХОПЁРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н. А. Родионова

Хопёрский государственный природный заповедник
397418, Россия, Воронежская обл., Новохоперский р-н, с. Варварино

Ключевые слова: *сырые черноольшаники, обводнение, микросайты.*

Хоперский государственный природный заповедник (ХГПЗ) расположен на северо-востоке Воронежской области в юго-восточной части Окско-Донской низменности на границе степной и лесостепной зон. Более 15 % лесопокрытой площади заповедника занято черноольшаниками. Они произрастают в низовьях оврагов правобережья Хопра, вокруг пойменных озер, однако наибольшие массивы расположены в глубоко вдающихся в надпойменную террасу бывших меандрах р. Хопер. Леса представлены чистыми насаждения ольхи черной возрастом до 130 лет и занимают местообитания от свежих до мокрых.

Самые большие площади в крупных массивах черноольшаников Хоперского заповедника занимают ольшаники сырые. По расположению в больших массивах они граничат с ольшаниками влажными, а также располагаются в притеррасных участках в местах активного выхода грунтовых вод из-под террасы и на сильно сположенных гривках. Ольшаники сырые представлены чистыми ольховыми насаждениями, на пристволовых повышениях ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) обычен вяз гладкий (*Ulmus laevis*

Pall.), в протоках — ива пепельная (*Salix cinerea* L.) и смородина черная (*Ribes nigrum* L.). На валеже отмечаются массовые всходы ольхи черной, в «окнах» — ее многочисленный подрост. Уровень обводнения больших массивов притеррасных черноольшаников поддерживается за счет активного постоянного подтока грунтовых вод из-под террасы, атмосферных осадков и системы водотоков, отводящих излишки воды в центральную пойму.

Почвы ольшаников сырых торфянистые, слабо дренированные, переувлажненные. Микрорельеф представлен пристволовыми повышениями ольхи черной (до 50 см высотой и до 2,5 м в диаметре), протоками, мочажинами (глубина обводнения 5–25 см), валежом, вывалами и кочками трав. Рельеф проток — мозаичный, с микроповышениями и микропонижениями биогенного и абиогенного происхождения. Микроповышения биогенного происхождения — это останцы вывалов и валежа (высотой до 15 см), микропонижения — останцы замытых вывальных ям, иногда — каналы бобров, покопки кабанов. Микроповышения абиогенного происхождения — отложения грунта в местах ослабления паводкового потока, микропонижения — русла паводковых потоков после высоких половодий, размывы грунта в местах выхода родников из-под террасы. Травянистый покров мозаичный и его структура обусловлена структурой микросайтов.

Для уточнения структуры микросайтов и травяного покрова были заложены пробные площади (рис. 1), сделан с помощью нивелира профиль рельефа поверхности (рис. 2) и проведены геоботанические описания двух участков сырых черноольшаников: с переменным и постоянным увлажнением.

Ольшаник сырой с переменным увлажнением обследован нами в урочище Бережина. Грунт — торфянистый на основании из сизой глины, в обычные годы сырой, в сухой 2010 г. — влажный. Уровень увлажнения зависит от количества атмосферных осадков. Низкое количество осадков в 2010 г. после засушливого 2009 г. способствовало быстрому иссушению верхних слоев почвы, вывалов и валежа. Формула древостоя 10 Ол с редкими деревьями вяза гладкого, выходящего во II ярус. Сомкнутость древостоя 0,4–0,6. Ольха высотою до 30–31 м, диаметром до 60 см, жизненность в среднем 4, отмечено редкое усыхание сучьев в середине ствола, суховершинность единичных деревьев и повреждение листьев фитофагами. Второй ярус — вяз гладкий высотой до 14 м, диаметром до 12 см. Подрост — ольха и вяз гладкий, подлесок — смородина черная. Из микроместообитаний отмечены протоки, мочажины (в месте выхода грунтовых вод), пристволовые кочки и валеж ольхи черной. В травяном покрове явно выражена мозаичность: в протоках доминирует осока береговая (*Carex riparia* Curt.), на микроповышениях рельефа проток — крапива киевская (*Urtica kioviensis* Rogow.), в микропонижениях — ирис водный (*Iris pseudoacorus* L.) и ежеголовник прямой (*Sparganium erectum* L.); в довольно обширных мочажинах — ряска трехдольная (*Lemna trisulca* L.) и другие гидрофиты, которые сменились после обсыхания местообитания подмаренником болотным (*Galium palustre* L.) и омежником водным (*Oenanthe*

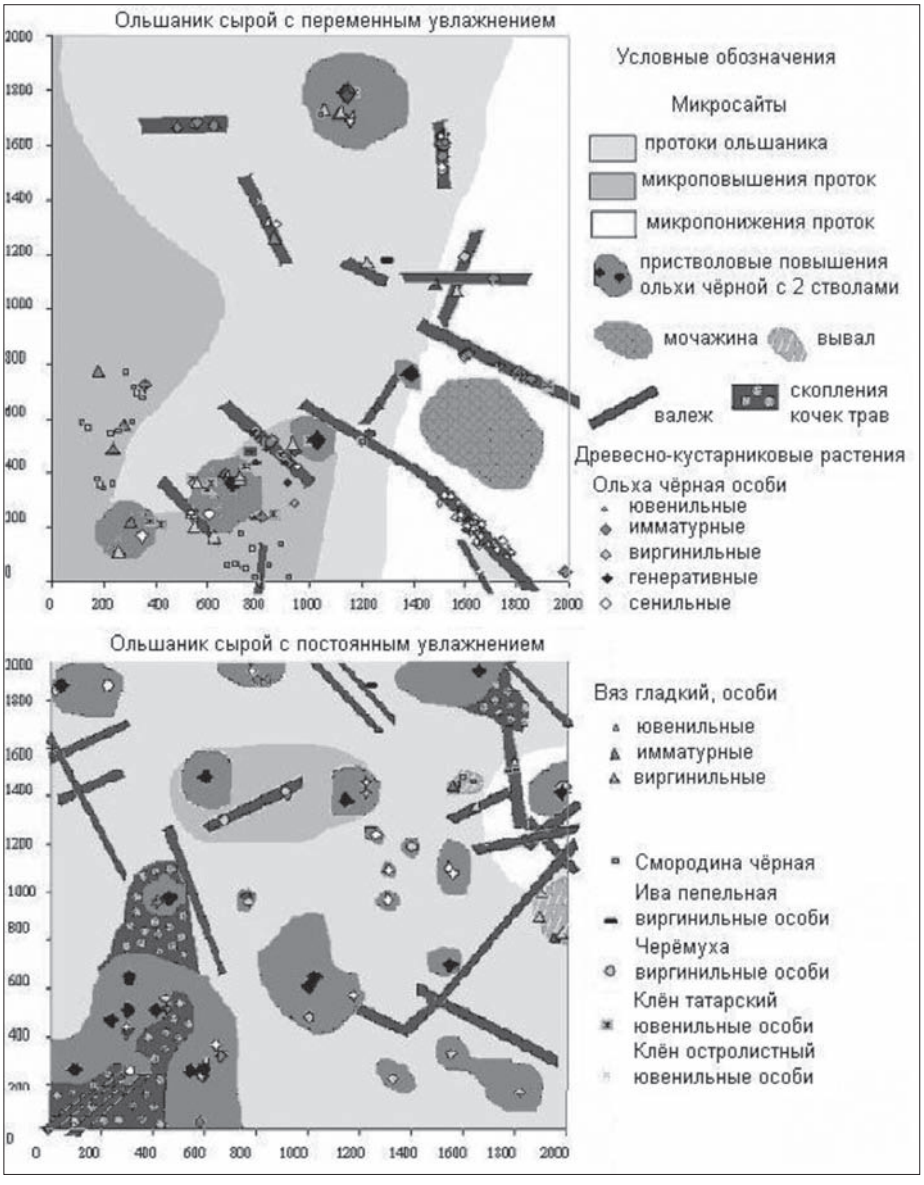


Рис. 1.

Рис. 2.

aquatica (L.) Poir.). На валеже преобладают зюзник европейский (*Lycopus europaeus* L.) и осока удлиненная (*Carex elongata* L.), на пристволовых повышениях ольхи — телиптерис болотный (*Thelypteris palustris* Schott). На пробной площади отмечено 18 видов травянистых растений, из них 2 гигромезофита, 13 гигрофитов и 3 гидрофита.

Сырые ольшаники больших массивов, расположенные в притеррасных участках, в местах активного выхода грунтовых вод из-под террасы, отличаются от сырых ольшаников в глубине массивов более выровненным режимом обводнения. Ольшаник в ур. Отрог постоянно обводнен независимо от количества атмосферных осадков и высоты паводков, благодаря узкой, глубоко врезанной в террасу форме урочища и активному подтоку грунтовых вод из-под основания террасы. Почвы в ур. Отрог представлены торфами разной мощности (до 2 м) на основании из сизой глины. Грунт в засушливом 2010 г. свежий, в обычные годы — сырой, с многочисленными выходами воды на поверхность. Формула древостоя 10 Ол, сомкнутость 0,8. Ольха имеет высоту 28–30 м, диаметр 20–40 см, жизненность в среднем 4, отмечено редкое усыхание сучьев в середине ствола и повреждение листьев фитофагами. Второй ярус отсутствует. Подрост — ольха и вяз гладкий, подлесок — смородина черная, черемуха (*Padus avium* Mill.), ива пепельная. Из микроместообитаний отмечены пристволовые повышения ольхи черной, многочисленный валеж, протоки, мочажины и кочки растительного происхождения (кочедыжника женского). Мозаичность травяного покрова четко выражена. На пристволовых повышениях ольхи доминирует *Thelypteris palustris*, на вывалах и валеже — кочедыжник женский (*Athyrium filis-femina* (L.) Roth), на кочках которого произрастает крапива пикульниколистная (*Urtica galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz) и лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.). На пробной площади отмечено 6 видов травянистых растений, из них 3 гигромезофита и 3 гигрофита. Низкое видовое богатство объясняется очень высоким проективным покрытием (местами до 100 %) кочедыжника женского.

Профиль рельефа, заложенный в этом ольшанике (см. рис. 2), позволил выявить высотные характеристики микросайтов. Верхушки вывалов возвышаются над уровнем грунта до 40 см, пристволовые повышения и кочки *Athyrium filis-femina* — до 36 см, валеж — до 30 см. Высота этих микросайтов и особенности субстрата определяют состав травяной растительности, произрастающей на них: на вывалах — гигромезофильной и мезофильной, на пристволовых повышениях и кочках трав — гигромезофильной и гигрофильной, на валеже — гигрофильной. В протоках произрастают гидрофильные виды растений.

Наблюдения за гидрогенными флуктуациями травяного покрова вследствие изменения общего увлажнения территории проводятся методом ежегодных описаний растительности постоянной трансекты в ольшанике сыром ур. Отрог (Родионова, 2008).

Степень увлажнения трансекты изменялась по годам. В 1996 и 1997 годах грунт на трансекте, в августе во время описания оставался свежим, в травяном покрове преобладали *Urtica kioviensis*, осока береговая (*Carex riparia* Curt.) и череда олиственная (*Bidens frondosa* L.), большинство видов травостоя достигли состояния цветения и плодоношения. В 1998–1999 гг. увлажнение незначительно увеличилось, к началу августа на трансекте оставались влажные низины, недавно освободившиеся от воды и занятые всходами, ювенильными и имматурными особями растений. Переходным по характеру увлажнения можно считать 2000 г., в котором трансекта была залита до августа, мочажины оставались переувлажненными и осенью. В растительном покрове мочажин отмечено высокое обилие гидрофитов, на обсыхающих

участках присутствовали гигрофиты в ювенильном и имматурном состоянии. В 2001 г. трансекта освободилась от воды только к концу августа, но в переувлажненных мочажинах глубина воды достигала 5–7 см, в растительном покрове преобладали гидрофиты. Более сухим был 2002 г., в начале августа воды на поверхности грунта уже не было, но растения в низинах между кочками ольхи черной находились, в основном, в состоянии всходов, в ювенильном и имматурном состоянии. В 2003–2004 гг. к концу августа на трансекте остались мочажины, заполненные водой до 10–20 см. В многоводные 2005 и 2006 гг. ольшаник был залит в течение всего года, вода почти по всей длине трансекты стояла на 20–25 см выше уровня грунта низин. В низинах развился покров ряски маленькой (*Lemna minor* L.), ряски трехдольной (*Lemna trisulca* L.) и многокоренника обыкновенного (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.), на повышениях микрорельефа — разреженные группировки видов других экологических групп. 2007–2008 годы интересны переменным увлажнением — высоким обводнением в начале года и резким падением уровня воды на трансекте во второй половине лета. В начале лета растительность, как и в предыдущие годы, состояла из *Lemna minor, L. trisulca*, но во второй половине июля трансекта полностью пересыхала, и на ней начинали появляться немногочисленные всходы гигрофитов. В 2009–2010 гг. трансекта была обводнена непродолжительное время во время снеготаяния.

За годы наблюдений на трансекте происходили смены доминирующих видов (табл.).

Таблица

Среднее проективное покрытие видов растений периодически доминирующих в травяном ярусе трансекты в сыром ольшанике

Виды	Годы наблюдений														
	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Urtica kioviensis	39.2	44.8	48.2	22.4	0.1	0.7	1.4	0.5	0.1	0	0	0	0	0.2	22.2
Carex riparia	12.0	4.8	2.4	0.7	0.4	0.6	2.1	1.4	2.2	1.6	0.7	0.1	0.1	0.3	0.3
Bidens frondosa	13.0	3.1	4.1	3.6	1.0	0.5	0.4	0.7	0.2	0.1	1.1	0.4	0.2	0.5	5.5
Spirodela polyrrhiza	0	0	0	0	11.1	0.3	0	0	0.1	2.0	25.3	5.9	0.3	0	0
Lemna minor	0	0	0	0	9.2	52.5	56.8	0.04	0.2	8.4	47.5	15.4	1.9	2.4	0
Lemna trisulca	0	0	0	0	26.9	39.3	0.1	7.5	0.2	1.7	0.3	18.6	0.2	0	0

Urtica kioviensis, многолетний вид с зимнезелеными побегами (Печенюк, 1993), в условиях черноольшаников активно размножается семенами, доминирует в годы с низким уровнем увлажнения местообитаний. Корневая система крапивы киевской развита слабо. Весною во время снеготаяния, при подъеме воды в ольшаниках, перезимовавшие особи крапивы часто отрываются от грунта и свободно плавают. Течение паводковых вод выносит побеги крапивы из обычных местообитаний. Высокие и мощные весенние паводки наблюдались в 2005–2006 гг., и на трансекте крапива киевская с 2005 по 2009 г. не отмечалась. После круглогодичного обводнения трансекты в 2005–2006 гг. и летом 2007 г. уровень воды снизился только осенью 2007 г. В августе 2008 г. трансекта обсохла, и осенью появились всходы крапивы киевской, которые, видимо, не перезимовали, и весной 2009 г. этот вид на трансекте отсутствовал. В июле были отмечены всходы и имматурные особи высотою 0.5–3 см. При обследовании трансекты 29 сентября крапива достигла высоты 60 см и на некоторых площадках образовала проективное покрытие 100 %. Весною 2010 г. ольшаник был залит, и часть побегов крапивы киевской унесло паводковыми водами. Летом как всходы, так и особи старших возрастных групп *Urtica kioviensis* присутствовали по всей длине трансекты, и к 6 октября ее встречаемость достигла 80 %, а среднее проективное покрытие — 56,6 %, причем на 24 площадках (44 % длины трансекты) ее проективное покрытие было более 90 %.

Carex riparia, многолетний корневищный вид, разрастается в основном вегетативно, семенные всходы отмечаются редко. Выносит обводнение в течение всего года, но проективное покрытие снижается. Скорость разрастания низкая, наибольшего проективного покрытия достигает после ряда лет с низким увлажнением территории.

Bidens frondosa — сорный вид, проникший в ХГПЗ в 1980-х годах (Радькова, 1997). При низком уровне увлажнения и при летнем обсыхании грунта в многоводные годы вид массово появляется на любых нарушениях почвенного покрова (покопки кабана, вывал), на валеже, вывалах и пристволовых повышениях ольхи черной.

Гидрофиты *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna minor* и *L. trisulca* часто приносятся в ольшаники талыми водами весной из близлежащих водоемов и доминируют в сырых ольшаниках в годы с высоким уровнем обводнения. При падении уровня воды *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza* способны долгое время вегетировать на переувлажненном грунте.

Таким образом, структура травяного покрова сырых ольшаников зависит от структуры микросайтов и уровня увлажнения как года наблюдений так и предшествующих лет. Благодаря выраженному в ольшанике микрорельефу, в травяном покрове присутствуют виды различных экологических групп, которые, при изменении увлажнения, находят условия выживания на различных элементах микрорельефа. Поскольку травяной покров сырых черноольшаников испытывает гидроклиматогенные флуктуации, для выявления его полного состава и структуры необходимо проводить исследования в течение ряда лет.

Список литературы

Печенюк Е. В. 1993. *Urtica kioviensis* Rogov. в Хопёрском государственном заповеднике // Бот. журн. Т. 78. № 8. С. 50–53. — *Радькова (Родионова) Н. А.* 1997. Внедрение *Bidens frondosa* в черноольшаники Хопёрского заповедника // VI молодежная конференция ботаников: тез. СПб. С. 86. — *Родионова Н. А* 2008. Динамика травяного покрова сырого черноольшаника при изменении увлажнения // Бот. журн. Т. 93. № 6. С. 871–879.

СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЯ КУЛЬТУР ЛИСТВЕННИЦЫ В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

Н. И. Рыжкова

Институт леса Карельского научного центра РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. E-mail: ryzhkova_krc@mail.ru

Ключевые слова: *лиственница сибирская, состав древостоя, структура древостоя.*

Строение древостоя в большой степени определяет средообразующий и ресурсный потенциал насаждений. Именно динамика и состояние древостоя, по мнению В. Ф. Лебкова (1989), обуславливают уровень продуктивности и степень устойчивости насаждения при неблагоприятных внешних и внутренних воздействиях. Под структурой древостоя понимается совокупность ценотических (состав и взаимное размещение деревьев по площади) и таксационных (возраст, средние значения диаметра и высоты, полнота, запас, сомкнутость полога) характеристик. В разное время строением древостоев занимались Н. В. Третьяков (1927), Г. Е. Комин (1963), В. П. Тимофеев (1963), В. Ф. Лебков (1967), А. И. Бузыкин и др. (1985), О. П. Секретенко, А. И. Бузыкин (2004), А. А. Вайс (2006) и др., в том числе строением лиственничных сообществ — К. Е. Никитин (1966), В. П. Тимофеев (1968), Н. В. Дылис (1969).

Исследования проводились в культурах лиственницы на пяти пробных площадях (ПП), заложенных автором в различное время на территории Ленинградской области (2 ПП) и Республики Карелия (3 ПП). Во всех насаждениях имеется примесь к лиственнице других пород — сосны, ели и березы.

Пробные площади 1–3 (табл. 1) заложены в Элисенваарском лесничестве Лахденпохского района Республики Карелия, в лиственничнике кисличном. Типичными древостоями в районе исследования являются производные сосняки (реже ельники) с участием лиственных пород — березы, осины. Непосредственными объектами исследования служили культуры лиственницы сибирской, созданные финнами в 1934–1935 годах и в настоящее время зарегистрированные как ботанический памятник природы.

Почвы — свежие супесчаные. Происхождение посадочного материала лиственницы — неизвестно. Полнота — 0.8. Состав: 7Л1Е1С1Б. Бонитет — 1. В напочвенном покрове преобладает кислица, обильны также майник двулистный, щучка дернистая, хвощ лесной, земляника лесная, костяника каменистая. Подрост — 10 Е, 30 лет, высота до 4 м, густота — 2.5 тыс. экз./га.

В возрасте 75 лет лиственница на данных участках имеет высоту 23–26 м и средний диаметр 33.4 см, запас лиственницы составляет 289 кбм/га. Общий запас данного насаждения с участием других пород — 436 кбм/га.

На пробных площадях проводили сплошной перечет по породам. Диаметр замеряли мерной вилкой на высоте груди — 1.3 м в двух направлениях. Высоту определяли только для деревьев главной породы. Для повышения точности определения средней высоты деревьев главной породы измеряли высоты у нескольких деревьев, отражающих распределение по диаметру. Средняя высота породы в этом случае снимается с графика высот, для построения которого по горизонтальной оси откладывали диаметры, а по вертикальной — высоты обмеренных деревьев.

Таблица 1

Таксационные показатели древостоев на пробных площадях

№ ПП	Состав первого яруса насаждения	Таксационные показатели древостоя лиственницы					
		Возраст, лет	Количество деревьев		Высота, м	Диаметр, см	Запас главной породы, кбм/га
			шт./ПП	шт./га			
1	7Л1Е1С1Б	75	43	293	26.7	34.0	346
2	7Л1Е1С1Б	75	31	211	26.2	32.7	228
3	7Л1Е1С1Б	75	49	272	26.5	33.5	294
4	10Л+Е	270	20	477	41.8	52.9	1632
5	10Л+Е	265	53	177	41.0	69.8	1070

Пробные площади 3–5 заложены на территории Ленинградской области в Линдуловской лиственничной роще (табл. 1), в культурах 1738 и 1743 годов, созданных в первом случае (ПП 4, лиственничник травяный) посевом семян лиственницы сплошь на старопахотных землях с предварительной подготовкой почвы — выжигание травы и вспашка почвы на достаточную глубину. А во втором (ПП 5, лиственничник кустарничково-зеленомошный) — посадкой правильными рядами с размещением 4.26×4.26 м 5-летних

сеянцев, взятых с первого участка. Культуры также были созданы на старопахотных землях с распашкой. Посадка сеянцев проводилась под лопату в ямки. При перечете учитывались только деревья лиственницы, т. е. первый ярус. А. А. Ниценко (1959) описал грунты как преимущественно моренные, слабо валунные мелкие пески, иногда подстилаемые суглинком на значительной глубине, а почвы — легкие преимущественно мелкопесчаные. Все они сходны по механическому составу, хорошо дренированные из-за расположения ПП на склонах. Под культурами лиственницы они относятся в основном к дерновому типу, не имея внешних признаков оподзоливания. Типичными коренными древостоями здесь являются ельники с примесью сосны, березы и осины.

На первом участке с посевом деревья размещены беспорядочно и гуще, на втором же участке с посадкой, деревья размещены правильными рядами (Редько, Мялкёнен, 2003). В некоторых рядах заметны пропуски — следы вывала или уборки погибших деревьев. Изначально густота посадок здесь была равна 551 шт./га. Спустя 270 лет по данным учета на ПП на первом участке сохранилось 477 деревьев на гектаре, а запас древостоя составляет 1632 кбм/га. А на втором участке соответственно 177 деревьев и 1070 кбм/га. Диаметр колеблется в пределах от 23 до 101 см. Максимальная высота зафиксирована на второй ПП и составляет 45 м, при диаметре на высоте груди 63 см. Производительность культур лиственницы соответствует первому классу бонитета.

Естественное возобновление в культурах представлено елью. В подлеске встречается малина обыкновенная, рябина обыкновенная, клен остролистный. Напочвенный покров образуют представители лесного разнотравья (герань лесная, вероника дубравная, земляника обыкновенная, чина луговая) и крупнотравья (сныть обыкновенная), а также злаки (бор развесистый, перловник, ожика волосистая, луговик извилистый). Богатый видовой состав, развитость подлеска и напочвенного покрова указывают на высокое плодородие почв.

Структурная организация древостоя — один из элементов устойчивого состояния насаждения, а распределение числа деревьев по диаметру часто отождествляют со строением древостоев в связи с тем, что он является одним из его основных показателей. (Василенко, 2009). По мнению Ю. П. Демакова (2000) диаметр является одним из наиболее надежных показателей конкурентоспособности дерева. Процессы роста, дифференциации и отпада характеризуют именно ряды распределения деревьев по диаметру (Дыренков, 1974). Выделяют целый комплекс факторов, влияющих на дифференциацию древостоев по диаметру. К таким факторам относятся, например, возраст, высота, условия местопроизрастания, породный состав, полнота, хозяйственная деятельность человека и другие. (Никитин, 1966; Лебков, 1967; Калинин, 1978). Структура древостоя в смешанных насаждениях определяется соотношением количества и размеров деревьев различных пород (Вайс, 2009). Следует также отметить, что смешанные насаждения имеют свои закономерности роста и развития и, как следствие, распределение по диаметру (Высоцкий, 1962). Многие исследователи (Тюрин, 1931; Третьяков и др., 1952 и др.) установили в одновозрастных древостоях наличие нормального распределения числа деревьев по ступеням толщины, выразив его нормальной кривой распределения. Результаты исследования подтверждают, что строение насаждений лиственницы по диаметру наиболее соответствует закономерностям строения нормальных насаждений.

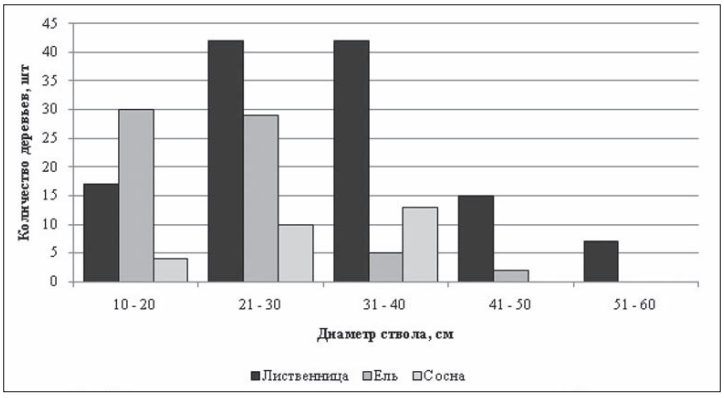


Рис. 1. Распределение числа стволов лиственницы, ели и сосны по диаметру в 75 лет на территории Элисенваарского лесничества.

Распределение деревьев по диаметру 75-летних культур лиственницы в Элисенваарском лесничестве смещено влево и отличается выражением максимумов в средней части на интервалах 21–30 и 31–40 см (рис. 1). Максимальное количество деревьев приходится на диаметр меньше среднего. Такое распределение, возможно, свидетельствует о незавершившемся формировании структуры древостоя и следует ожидать дальнейшей его дифференциации с отпадом ослабленных деревьев.

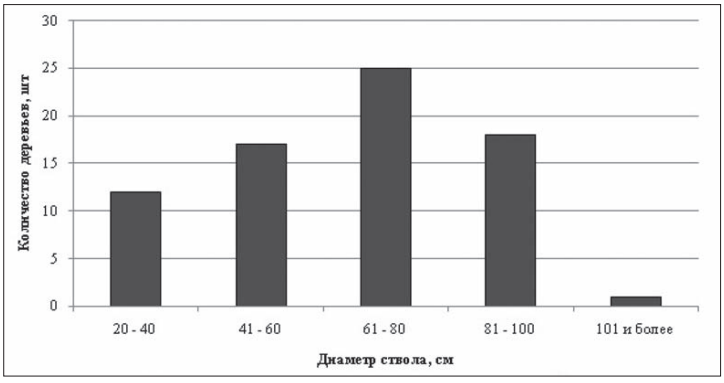


Рис. 2. Распределение числа стволов лиственницы по диаметру в 270 лет на территории Линдуловской лиственничной рощи.

Распределение деревьев ели и сосны по диаметру резко отличается от нормального

(рис. 1). У ели максимальное количество стволов находится в самом тонкомерном интервале 10–20 см, что свидетельствует о большом количестве деревьев с диаметрами ниже среднего. Также наблюдается резкое уменьшение количества стволов в каждом последующем интервале. Причиной этого является известная способность ели долгое время существовать под пологом главной породы. Наоборот, ряд распределения деревьев сосны по диаметру имеет ярко выраженное правостороннее расположение, максимальное количество стволов сместилось в сторону крупных деревьев — произошло отмирание отставших в росте, т.к. сосна в отличие от ели не выдерживает затенения.

В Линдуловской лиственничной роще (рис. 2) распределение по диаметру приближено к нормальному и имеет максимум в средней части. С возрастом средний диаметр древостоя повышается, а распределение деревьев по диаметру становится более плавным и симметричным.

Полученные данные свидетельствуют о том, что с возрастом происходит увеличение среднего диаметра древостоя, сдвигается в сторону более высокого диаметра максимум сосредоточения деревьев, уменьшается количество относительно тонких деревьев. Таким образом, конкуренция в одновозрастных насаждениях ведет к естественному отпаду отставших в росте деревьев. В конечном итоге изменяется структура древостоя, увеличивается число крупных деревьев.

Древостои при средней густоте на всех пробных площадях характеризуются высокими средними размерами деревьев, полнотой и запасами. Относительно равномерное размещение деревьев по площади способствует увеличению стволовой массы.

Анализ распределение числа деревьев по диаметру в смешанных древостоях позволяет сделать вывод о том, что лиственница хорошо адаптируется к местным условиям среды и способна конкурировать с местными хвойными породами.

Список литературы

Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г. 1985. Анализ структуры древесных сообществ. Новосибирск: Наука. 96 с. — *Вайс А. А.* 2006. Структурная организация древостоя // Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика: Матер. междунар. конф. Владивосток: Дольнаука. С. 35–37. — *Вайс А. А.* 2009. Строение смешанных пихтачей по диаметрам, площадям сечений и площадям роста // Научный журнал КубГАУ № 8. — *Василенко Н. А.* 2009. Динамика строения древостоев смешанных лесов юга Дальнего Востока // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. № 9. С. 78–86. — *Высоцкий К. К.* 1962. Закономерности строения смешанных древостоев. М.: Наука. 177 с. — *Горский П. В.* 1950. Руководство для прохождения летней и зимней практики по лесной таксации, Петрозаводск. 105 с. — *Демаков Ю. П.* 2000. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл. 416 с. — *Дылис Н. В.* 1969. Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения. XXI. М. — *Дыренков С. А.* 1974. Модель и метод прогноза изменений с возрастом структуры древостоев элементов леса // Количественные методы анализа растительности. Уфа. С. 194–197. — *Калинин М. И.* 1978. Моделирование лесных насаждений. Львов: Вища школа. 207 с. — *Комин Г. Е.* 1963. К вопросу о возрастной структуре насаждений // Лесной журнал. № 3. С. 37–42. — *Лебков В. Ф.* 1967. Принципы и методы изучения строения и динамики древостоев // Совершенствование методов таксации и устройства лесов Сибири. М.: Наука. С. 5–17. — *Лебков В. Ф.* 1989. Типы строения древостоев // Лесоведение. № 4. С. 12–20. — *Никитин К. Е.* 1966. Лиственница на Украине. Киев. 331 с. — *Ниценко А. А.* 1959. Очерки растительности Ленинградской области. Л.: изд-во Ленинградского ун-та. 142 с. — *Редько Г. И., Мялкёнен Э.* 2003. Линдуловская лиственничная роща. Хельсинки: Изд. НИИЛФ. 90 с. — *Секретенко О. П., Бузыкин А. И.* 2004. Пространственная структура одновозрастных древостоев // Структурно-функциональная организация и динамика лесов: Материалы Всероссийской конференции. Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. С. 196–198. — *Тимофеев В. П.* 1963. Влияние горизонтальной и вертикальной структуры на продуктивность насаждений // Сб. выращивание высокопродуктивных лесов. Мн.: Урожай. С. 15–31. — *Тимофеев В. П.* 1968. Выращивание лиственницы // Внедрение лиственницы в лесные культуры. М.: Лесная промышленность. С. 18–64. — *Третьяков Н. В.* 1927. Закон единства в строении насаждений. М.: Новая деревня. — 113 с. — *Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г.* 1952. Справочник таксатора. Л.: Гослесбумиздат. 852 с. — *Тюрин А. В.* 1931. Нормальная производительность лесонасаждений сосны, березы, осины и ели. М.; Л.: Селколхозиз. 362 с.

ВАРЬИРОВАНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ В СУКЦЕССИОННОМ РЯДУ

Р. Б. Сандлерский, Ю. Г. Пузаченко

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский проспект, 33. E-mail: srobert_landy@mail.ru, jpuzak@mail.ru

Ключевые слова: *энергетический баланс, испарение, биологическая продуктивность, динамика.*

Основной целью биогеоценологии является вскрытие всех закономерностей процессов преобразования вещества и энергии в биогеоценозах, а биогеоценоз в целом представляет собой ту лабораторию, в которой совершается процесс аккумуляции и трансформации энергии, слагающийся из многих разнообразных физиологических, физических и химических процессов, также взаимодействующих между собой (Сукачев, Дылис, 1964). Основную работу по преобразованию энергии в биогеоценозе выполняет растительность.

Биогеоценотическая работа растительных сообществ по преобразованию вещества и энергии и связь их с другими компонентами биогеоценоза осуществляются в ходе физиологических процессов, происходящих в растениях. Соответственно для выявления закономерностей трансформации энергии биогеоценозом в целом, и фитоценозом в частности, необходимы оценки составляющих энергетического баланса отражающих характер физиологических процессов: фотосинтез, дыхание (из которых в сумме составляется баланс соединений углерода), водообмен и обмен минеральных веществ.

Оценка основных энергетических переменных для биогеоценотического покрова возможна на основе информационно-термодинамического подхода, в рамках которого биогеоценоз — открытая система, осуществляющая работу по поддержанию своей структуры за счет преобразования солнечной энергии. При этом распределение поглощенной энергии по составляющим баланса зависит от структуры системы, определяющей неравновесность преобразования энергии. Основы настоящего подхода были заложены еще В. И. Вернадским в трудах о живом веществе как об источнике свободной энергии в биосфере (Вернадский, 2004) и активно поддержаны основоположником биогеоценологии В. Н. Сукачевым (Сукачев, Дылис, 1964). В информационно-термодинамическом подходе важнейшей составляющей в преобразовании солнечной энергии является *эксергия* («exergy») — максимальная работа, которую может совершить термодинамическая система при переходе из текущего состояния в состояние равновесия со средой (Jorgensen, Svirezhev, 2004). Эксергией иногда называется работоспособность системы, она есть функция дистанции между текущим состоянием системы и термодинамическим равновесием. Применительно к биогеоценотическому покрову эксергия — часть поглощенной солнечной энергии, идущая на биологическую продуктивность и эвапотранспирацию. Остальная поглощенная энергия переходит в *связанную энергию* — переход энергии в тепловой поток и энтропию, *приращение внутренней энергии* — аккумуляция энергии системой, идущей на поддержание межкомпонентных и межвидовых взаимодействий, локальные круговороты (почвообразовательные процессы, накопление углерода).

Получить оценки составляющих энергетического баланса для всего множества биогеоценозов и биогеоценотического покрова на основе наземных измерений практически невозможно. Такие оценки возможны на основе данных дистанционного зондирования, которые отображают энергетическое состояние земной поверхности в момент съемки в различных спектральных диапазонах. Спутниковые измерения отраженной солнечной энергии в сопоставлении с солнечной постоянной позволяют рассчитать поглощенную солнечную радиацию на единицу поверхности. Тепловой съемочный канал позволяет рассчитать тепловой поток от деятельной поверхности и ее температуру.

Процессы превращения вещества и энергии в биогеоценозах и обмен ими зависят от следующих характеристик (Сукачев, Дылис, 1964): 1) свойства первичных компонентов (растительность, атмосфера, горные породы) и их размещения в биогеоценозе, 2) рельеф и время их существования, 3) характер окружения данного биогеоценоза (его среды существования) 4) почва как суммарный результат взаимодействия всех компонентов между собой. Развитие методов дистанционного зондирования и приборной базы позволяет измерить широкий набор характеристик биогеоценозов и их компонентов: свойства компонентов измеряются как непосредственно в поле на трансектах с регулярным шагом опробования, так и с помощью дистанционной информации и характеристик рельефа, которые могут быть получены по его цифровым моделям. В конечном итоге сочетание комплекса наземных и дистанционных измерений при исследовании энергетического баланса должно содействовать пониманию механизма взаимодействия рельефа, почвы, растительности и атмосферы в призменном слое на различных иерархических уровнях организации биогеоценотического покрова и создать основу для разработки модели формирования мезоклимата, как результата его функционирования и саморазвития.

Представленный подход и комплекс измерений реализован для территории Центрально-Лесного биосферного заповедника и его охранной зоны — 32°53′ в. д., 56°46′ с. ш. Ландшафт заповедника: моренно-грядовая возвышенность с темнохвойными неморальными и бореальными естественными лесами, в сочетании с лесными и верховыми болотами, ветровалами, вырубками, разновозрастными вторичными лесами и используемыми и заброшенными полями и лугами. Территория обеспеченна комплексными полевыми описаниями биогеоценозов — более 2000 описаний, цифровой моделью рельефа на основе топографической карты масштаба 1 : 10 000. На двух трансектах длиной 7.3 и 1.2 км с шагом 20 м, обеспеченных измерениями основных характеристик растительности (суммы площадей сечений древостоя, листовой индекс (LAI)) и почвы (механический состав, цвет по шкале Манселла) ежегодно, в различные сезоны выполняется комплекс измерений энергетических характеристик (температура, влажность почвы и воздуха). Для территории доступно 20 безоблачных сцен Landsat с 1986 по 2009 г. для различных сезонов. Таким образом, разнообразие территории и обеспеченность ее полевыми измерениями позволяет хорошо тестировать физический смысл полученных оценок энергетического баланса. В настоящем сообщении представлены результаты анализа энергетических для 5 сроков: 22 марта 2001 г., 27 апреля 2000 г., 3 мая 1990 г., 20 июня 2002 г., 27 сентября 2000 г.

Методика расчета отраженной солнечной энергии по спектрозональной сканерной съемке Landsat (спектральные диапазоны каналов 450–2350 мкм) изложена в соответствующих руководствах (Landsat 7 Science Data Users Handbook): значения яркостей снимка в канале пересчитываются в поток излучения

отраженного земной поверхностью (Вт/м^2), приход энергии оценивается по солнечной постоянной, поглощенная энергия — разность между пришедшей и отраженной энергией. По теплому длинноволновому каналу (10120–14500 мкм) рассчитывается тепловой поток (Вт/м^2) и температура деятельной поверхности (°С). Расчет энергетических характеристик территории осуществлен по методике предложенной S. E. Jorgensen и Y. M. Svirezhev (2004). Измерение эксергии по мультиспектральной съемке осуществляется через дистанцию между распределением энергии по спектру поглощенной солнечной энергии и равновесным состоянием, с гипотетическим поглощением солнечной энергии пропорционально распределению энергии в спектре солнечной постоянной. Степень отклонения реального спектра поглощения от равновесного оценивается как энтропия Кульбака (мера различия двух сравниваемых распределений и параметр открытых неравновесных термодинамических систем). Связанная энергия рассчитывается как произведение теплового потока и энтропии отраженной солнечной энергии. Приращение внутренней энергии оценивается как поглощенная энергия за вычетом эксергии и связанной энергии. Для оценки непосредственных затрат энергии на биологическую продукцию использовалась разность отраженной энергии в красном и ближнем инфракрасном диапазонах — индекс продуктивности (вегетационный индекс). Таким образом для исследуемой территории по спектрозональной съемке Landsat с пространственным разрешением 28.5×28.5 м, рассчитаны следующие энергетические характеристики: приходящая солнечная энергия, отраженная солнечная энергия, поглощенная энергия (радиационный баланс), альбедо, неравновесность преобразования солнечной энергии — энтропия Кульбака, эксергия солнечной радиации, энтропия отраженной солнечной энергии, тепловой поток и температура деятельной поверхности, связанная энергия, приращение внутренней энергии, индекс продуктивности.

Для анализа пространственного варьирования энергетических характеристик рассчитывались их средние значения для обобщенных типов биогеоценозов: хвойные леса, лиственные леса, вывалы, луга и сельскохозяйственные земли, верховые болота, а так же небольшие пруды антропогенного происхождения (эталоны максимального поглощения солнечной энергии). Анализ пространственно-временного варьирования энергетических характеристик для территории заповедника и его охранной зоны позволил выявить основные особенности преобразования солнечной энергии различными типами биогеоценозов:

1. В целом для рассматриваемой территории преобразование энергии принципиально различается для периода с наличием снежного покрова и вегетационного периода. В конце зимы (март) преобразование энергии максимально близко к равновесному, энергия в системе расходуется на чисто физические процессы, и, соответственно, тепловой поток определяется теплоемкостью деятельной поверхности. В вегетационный период преобразование энергии направлено на максимизацию круговорота влаги и производство биологической продукции, связанное с неравновесностью преобразования солнечной радиации биогеоценотическим покровом. В целом для территории эксергия и неравновесность максимальны летом (июнь), тогда же наблюдаются максимальное производство продукции и транспирация. Весной и осенью наблюдается переходная ситуация с низкой неравновесностью.

2. Сезонное варьирование термодинамических переменных в разных типах биогеоценозов в целом сходно и отличается лишь величиной эксергии и поглощенной радиации: хвойные леса, поглощают максимальное количество солнечной энергии и имеют максимальные затраты энергии на испарение при минимальной неравновесности, продукции и тепловом потоке. Лиственные леса и вывалы имеют существенно меньшие затраты на испарение при большей продуктивности и тепловом потоке, минимальны затраты на испарение у лугов и сельскохозяйственных земель при максимальных продукции и тепловом потоке. Принципиально отличается сезонное варьирование энергетических характеристик на верховых болотах. Летом верховые болота затрачивают в сравнении с лесными и луговыми комплексами минимум энергии на испарение и биологическую продуктивность и они наиболее равновесны, максимальные неравновесность и продуктивность у болот в переходные периоды, при чем, в целом для вегетационного периода их неравновесность сохраняется примерно на одном уровне, с максимумом осенью.

В целом анализ соотношений термодинамических переменных для различных типов биогеоценозов показывает, что поток энергии, поглощенный поверхностью, перераспределяется по составляющим баланса с несколько различными механизмами и это перераспределение зависит от структуры системы, выраженной через неравновесность. Неравновесность преобразования солнечной энергии определяет в первую очередь затраты энергии на синтез биологической продукции и мало влияет на эксергию солнечной радиации — затраты энергии на испарение.

На основе метода главных компонент оценена инвариантность преобразования энергии ландшафтом в целом и обобщенными типами биогеоценозов. Выявлены энергетические переменные с минимальным временным варьированием, поддержание которых, можно определить как целевую функцию преобразования энергии биогеоценозом: для биогеоценозов исследуемой территории это поглощенная энергия, эксергия и тепловой поток. Способность к поддержанию основных инвариантов образует закономерный ряд, повторяющий сукцессионный: «луга — вывалы — лиственные леса — хвойные леса», наименьшей саморегуляцией обладают антропогенные объекты — селитебные земли и дороги. В отличие от лесных и луговых комплексов, для верховых болот наиболее инвариантны внутренняя и связанная энергии, тепловой поток и биологическая продукция. Болота в отличие от лесов, осуществляющих транспорт влаги из почвы в

атмосферу, удерживают высокий прогрев территории и консервируют атмосферные осадки в подземном стоке, сохраняя при этом уровень биологической продукции, сопоставимый с хвойными лесами. По среднему инвариантному значению оценен масштаб регулирования теплового потока за счет затрат энергии на испарение, практически пропорционального эксергии в вегетационный период (см. рисунок). Хвойный лес по отношению к мелколиственному понижает температуру на 1 °С, по отношению к вывалам — почти на 2 °С, а по отношению к безлесным пространствам — на 4 °С, болота теплее хвойного леса в среднем на 4.8 °С. Таким образом характер и эффективность преобразования энергии биогеоценозом и биогеоценотическим покровом определяется их внутренней структурой изменяющейся в ходе их саморазвития и суксцессионных смен.

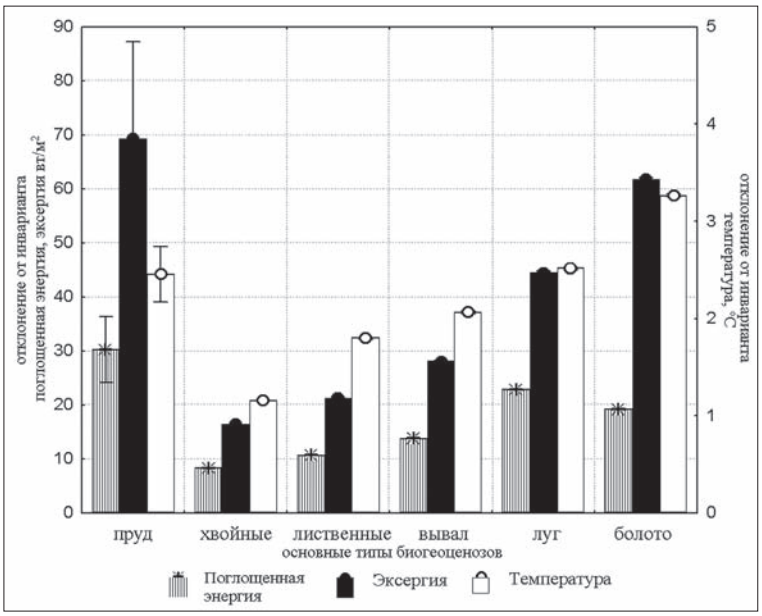


Рис. 1. Средние значения отклонений от инвариантов поглощенной энергии, эксергии и температуры для основных типов биогеоценозов.

Энергетические характеристики, рассчитанные по дистанционным данным достоверно описываются измеренными в поле свойствами компонентов биогеоценозов: так пространственное варьирование по трансекту эксергии и температуры деятельной поверхности для июня определяется на 82 % и 83 %, соответственно, суммой площадей сечений деревьев и на 83 % и 84 % листовым индексом: чем больше листовой индекс и сумма площадей сечений деревьев, тем выше эксергия и ниже температура. Температура земной поверхности, измеренная в поле и рассчитанная по тепловому каналу Landsat коррелирует на 70 %. Измеренные в поле свойства биогеоценотического покрова описывают варьирование инварианта эксергии на 40 %, теплового потока на 25 %: саморегуляция определяется, в основном, долей участия хвойных пород в древостое, возрастом и запасом леса (увеличение регуляции), проективным покрытием травостоя и мхов (уменьшение). Варьирование свойств рельефа определяет 10 % варьирования инварианта эксергии и 13 % теплового потока.

Таким образом, анализ космических снимков на основе термодинамического подхода позволяет оценить основные особенности пространственно-временного варьирования термодинамических переменных биогеоценотического покрова в их функциональной взаимосвязи, а также в зависимости от отдельных свойств биогеоценоза.

Исследования выполнены, при финансовой поддержке РФФИ № 09-05-00292а.

Список литературы

Вернадский В. И. 2004. Биосфера и Ноосфера. М. 576 с. — *Сукачев В. Н., Дылис Н. В.* 1964. Основы лесной биогеоценологии. М. 574 с. — *Jorgensen S.E., Svirezhev Y. M.* 2004. Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems. Langford Lane Kidlington. Oxford. Elsevier. 369 p. — *Landsat* 7 Science Data Users Handbook // http://ltpwww.gsfc.nasa.gov

МИКРОЭКОСИСТЕМНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЙ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ (ДЕЛЬТА-РАЗНООБРАЗИЕ)

Н. С. Санникова, С. А. Шавнин

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а. E-mail: sannikovanelly@mail.ru

Ключевые слова: *биогеоценоз, микроэкосистемный подход, типы разнообразия.*

В современной науке о растительности традиционно различают три типа ее разнообразия — видовое (альфа), межценотическое (бета) и межрегиональное (гамма), — отражающие гетерогенность флористических и фитоценотических таксонов разных рангов. При этом вариабельность других компонентов биогеоценозов, а особенно их хорологической структуры и функций в пределах самих ценоэкосистем, вообще не рассматривается (Миркин и др., 2002; Демченко, 2002).

Согласно постулатам лесной биогеоценологии парцеллярность видового состава и структуры растительности лесов обусловлена мозаичностью эдафических, микроклиматических и биоценотических фак-

торов (Сахаров, 1950; Сукачев, 1964; Дылис и др., 1964а; Дылис и др., 1964б; Дылис, 1969, 1978; Карпов, 1969). Тесная связь этих факторов с изменениями структуры и функций древостоя-эдификатора выявлены нами на основе «микроэкосистемного» подхода и адекватных методов математико-статистического анализа (Санникова, 1992, 2003; Санникова, Петрова, 2009). На той же методологической основе можно изучить и количественно оценить хорологическую изменчивость и взаимосвязи параметров не только фитоценоза, но и любых других компонентов лесной ценоэкосистемы.

Цель настоящей работы — оценить перспективу применения микроэкосистемного подхода для изучения и оценки особого, мало изученного типа биологического разнообразия — хорологической изменчивости компонентов лесной ценоэкосистемы в ее пределах на примере одного из репрезентативных типов сосновых лесов.

Исследования проведены в типе леса «сосняк бруснично-вересково-лишайниковый» Припышминского лесного массива подзоны предлесостепи Западной Сибири. Древостой на пробной площади (0.5 га) — с абсолютным доминированием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) 95–100-летнего возраста с неравномерной полнотой (от 12.7 до 54.1 м^2/га). В нижнем ярусе фитоценоза доминируют кустистые лишайники (*Cladina alpestris, C. rangiferina, C. sylvatica*). Относительно обильны *Calluna vulgaris* (sp–cop$_1$), *Vaccinium vitis-idaea* (sp). В составе мхов преобладают *Pleurozium schreberi* и *Dicranum undulatum.* Подрост сосны — редкий, в «окнах» древостоя.

Сопряженный учет дендрометрических параметров структуры древостоя проведен на 70 круговых учетных площадках с радиусом 10 м (314 м^2), в центрах которых на микроплощадках размером 1×1 м определены параметры микробиотопа — ФАР, толщина подстилки, влажность почвы (на глубине 10–20 см), плотность микоризных окончаний (Веселкин, 2001) на тонких корнях деревьев сосны (на 1 пог. см), проективное покрытие лишайников и мхов, количество шишек сосны, опавших на поверхность почвы в среднем за один год (пересчитанное в число полных семян в них).

Изучение и математическая формализация связей между всеми учтенными параметрами ценоэкосистемы выполнены с помощью методов корреляционного и регрессионного анализа (Лакин, 1990). В качестве параметра хорологической изменчивости (разнообразия) структуры и функций древостоя, факторов микробиотопа (напочвенной среды) принят коэффициент их изменчивости (C_v). Для выявления его связи с абсолютной полнотой древостоя-эдификатора во всем диапазоне ее изменений все круговые учетные площадки ранжированы на 20 групп полноты, для каждой из которых вычислен средний коэффициент C_v по каждому параметру ценоэкосистемы.

В итоге исследований выявлены следующие особенности хорологической изменчивости изучавшихся параметров ценоэкосистем.

Параметры древостоя-эдификатора. Плотность древостоя сосны на круговых учетных площадках в изучавшемся сосняке бруснично-вересково-лишайниковом изменяется в широких пределах — от 7 до

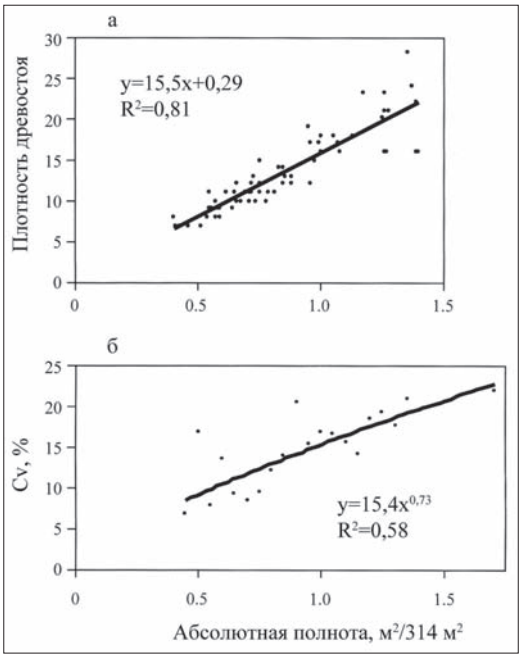


Рис. 1. Связь плотности древостоя (количество деревьев на учетной площадке размером 314 м^2) (а) и коэффициента ее вариации (б) с абсолютной полнотой древостоя.

По осям абсцисс — абсолютная полнота древостоя (а, б); по осям ординат — плотность древостоя (а), коэффициент вариации (б).

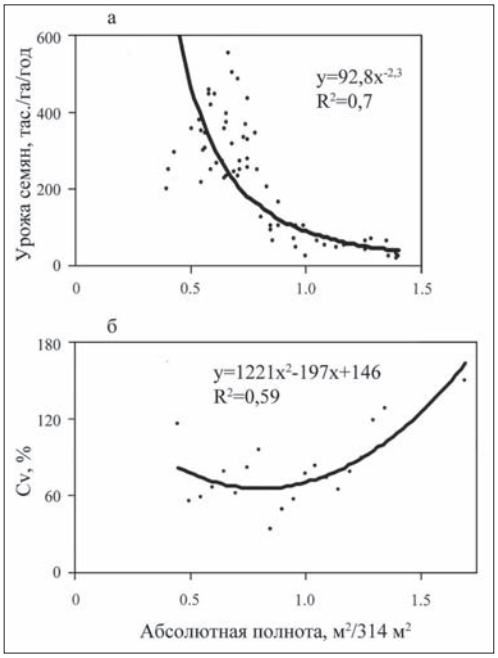


Рис. 2. Связь урожая семян (а) и коэффициента его вариации (б) с абсолютной полнотой древостоя.

По осям абсцисс — абсолютная полнота древостоя (а, б); по осям ординат — урожай семян (а), коэффициент вариации (б).

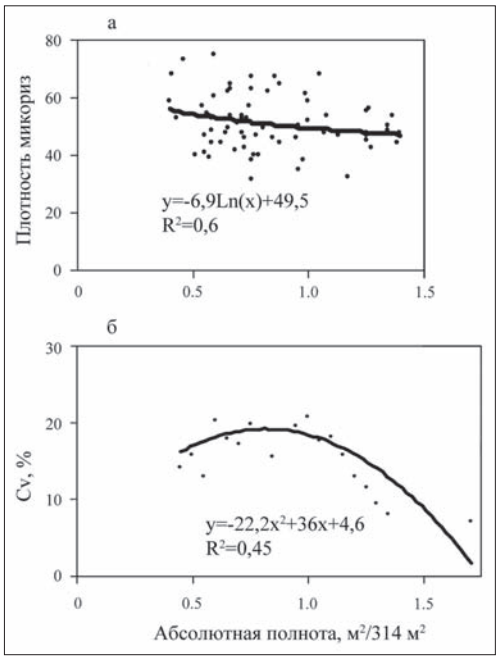


Рис. 3. Связь плотности эктомикориз (а) и коэффициента ее вариации (б) с абсолютной полнотой древостоя.
По осям абсцисс — абсолютная полнота древостоя (а, б); по осям ординат — плотность микориз, экз./1 пог. см (а), коэффициент вариации (б).

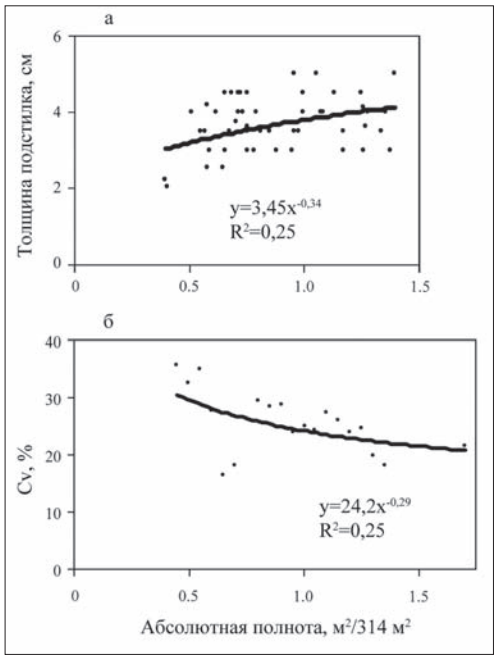


Рис. 4. Связь толщины подстилки (а) и коэффициента ее изменчивости (б) с абсолютной полнотой древостоя.
По осям абсцисс — абсолютная полнота древостоя (а, б); по осям ординат — толщина подстилки (а), коэффициент вариации (б).

28 деревьев (рис. 1, а) в тесной (R^2=0.81) линейной связи с увеличением абсолютной полноты древостоя. При этом коэффициент вариации плотности древостоя также прямолинейно возрастает — в среднем с 8 % при полноте 0.5 м²/314 м² до 22 % при полноте 1.5 м²/314 м² (рис. 1, б). Это прослеживается по степени дисперсии на графике показателя плотности на рис. 1, а.

Урожай семян сосны в данном типе леса, как показано нами ранее (Санников, Санникова, 1985), достигает максимума (около 400 тыс. семян/га/год) при средней полноте древостоя 0.6. По мере увеличения абсолютной полноты свыше 0.5–0.6 м²/314 м² его семеношение гиперболически уменьшается на порядок при полноте 1.3 м²/314 м² (рис. 2, а). При этом возрастающая с 60 до 120 % изменчивость семенной репродукции древостоя в среднем в несколько раз больше, чем вариабельность большинства других биометрических параметров ценоэкосистемы (рис. 2, б).

Степень развития эктомикориз на тонких (толщиной менее 1 мм) корнях деревьев — один из морфофункциональных параметров их ризосферы, отражающий условия и соотношение факторов органогенного и минерального почвенного питания (Шемаханова, 1962; Шубин, 1973; Read, 1998). В сосняке брусничково-вересково-лишайниковом средняя плотность микоризных окончаний (на 1 см длины проводящих корней) изменялась в пределах от 35 до 76 экз. (рис. 3, а), несколько уменьшаясь по мере увеличения полноты древостоя (R^2=0.6), что, вероятно, связано со снижением при этом влажности почвы и понижением содержания в ней минеральных элементов (Веселкин, 2001). Интересно, что параметр изменчивости (C_v) плотности эктомикориз быстро падает — с 15 % при абсолютной полноте древостоя на учетной площадке 1 м² до 7–8 % при полноте 1.5 м² (рис. 3, б).

Параметры микробиотопа. Влажность верхнего корнеобитаемого слоя почвы (на глубине 10–20 см) отрицательно связана (R^2 от 0.31 до 0.81) с повышением полноты древостоя и индекса его корневой конкуренции во всех типах суходольных сосняков (Санникова, 1992). В данном случае она уменьшается с 10 % при средней абсолютной полноте на учетной площадке 0.35 м² до 4.5 % при полноте 1.5 м² (рис. 4, а). При этом коэффициент ее вариации также падает почти вдвое — с 0.50 до 0.27 (рис. 4, б). Вероятно, это связано с увеличением плотности древостоя (см. рис. 1,а) и насыщенности почвы его сосущими корнями.

Толщина хвоево-мохово-лишайниковой лесной подстилки, измеренной с помощью оригинального электрометрического прибора, оказалась в средней степени (R^2=0.25) связанной с абсолютной полнотой древостоя (рис. 5, а), возрастая с 3.0 см при полноте 0.4 м² до 4.0 см при полноте 1.5 м². При этом вариабельность толщины слоя неразложившегося грубого гумуса уменьшается с 35% до 22% (рис. 5, б). Таким образом, происходит стабилизация хорологических колебаний этого параметра, по-видимому, обусловленная выравниванием структуры полога крон и объема опада отмершей фитомассы деревьев по мере их смыкания.

Параметры нижнего яруса фитоценоза. Микроэкосистемный анализ выявил также на порядок большую, по сравнению с параметрами структуры древостоя, вариабельность проективного покрытия почвы

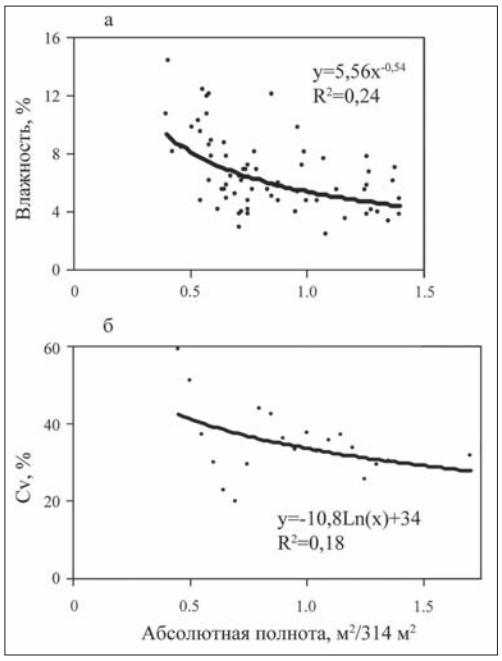


Рис. 5. Связь влажности почвы (а) и коэффициента его вариации (б) с абсолютной полнотой древостоя.

По осям абсцисс — абсолютная полнота древостоя (а, б); по осям ординат — влажность почвы (а), коэффициент вариации (б).

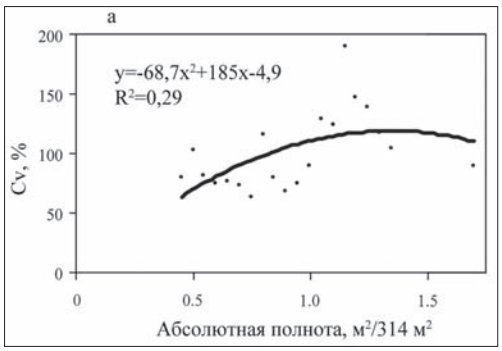


Рис. 6. Связь изменчивости проективного покрытия лишайников (*Cladina*) с абсолютной полнотой древостоя.

По оси абсцисс — абсолютная полнота древостоя; по осям ординат, коэффициент вариации.

кустистыми лишайниками рода *Cladina* — 65–125 % (рис. 6) и редкого в данном типе леса травяно-кустарничкового покрова (190–275 %). Широкая мозаичность размещения гелиофильных лишайников во многом обусловлена большей амплитудой изменчивости фактора ФАР, а кустарничков и трав (в частности *Calluna vulgaris*; Петрова и др., 2010) — проникновения ФАР, дождевых осадков к почве и вариабельностью корневой конкуренции древостоя (Санникова, 1992).

Аналогичным образом на базе микроэкосистемного подхода могут быть выявлены и математически формализованы особенности изменчивости любых других параметров структуры и функций в пределах лесных биогеоценозов, например, таких экологически важных параметров, как встречаемость, численность, рост и жизненность подроста, проективное покрытие и фитомасса травянистой и кустарниковой растительности и т. д. Изучение количественных закономерностей мозаичности структуры лесных экосистем имеет широкий спектр применения в лесной экологии, биогеоценологии, ландшафтоведении и лесоводстве, в частности лесопарковом.

В итоге микроэкосистемного анализа параметров структуры и функций различных компонентов ценоэкосистемы сосняка бруснично-вересково-лишайникового в подзоне предлесостепи Западной Сибири впервые выявлены и математически формализованы особенности их внутрибиогеоценотического разнообразия. В целом установлены небольшие уровни хорологической вариабельности (5–35 %) параметров древостоя (его плотности и микориз на сосущих корнях сосны), микробиотопов (толщина подстилки и влажность почвы), по сравнению с параметром семеношения древостоя (60–120 %) и нижнего яруса фитоценоза (65–125 %). При этом коэффициенты вариации (C_v) почти всех параметров ценоэкосистемы более или менее тесно и достоверно связаны (R^2 — от 0.18 до 0.59) с хорологическими изменениями абсолютной полноты древостоя-эдификатора. В целом описанные закономерности представляют специфичный, ранее почти не изученный (за исключением альфа-разнообразия) внутрибиогеоценотический биохорологический уровень (тип) разнообразия лесных экосистем, который может быть назван «дельта-разнообразием». Его изучение в различных регионах и типах ценоэкосистем — одно из перспективных направлений в общем плане изучения, поддержания и регулирования биоразнообразия лесных биогеоценозов.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект № 09-П-4-1039).

Список литературы

Веселкин Д. В. 2001. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с корневой конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург. С. 113–126. — *Демченко А. А.* 2002. Сравнительная характеристика и оценка фиторазнообразия заповедных территорий Урала: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Екатеринбург. 28 с. — *Дылис Н. В.* 1969. Структура лесного биогеоценоза. М. 55 с. — *Дылис Н. В.* 1978. Основы биогеоценологии. М. 150 с. — *Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенский И. М.* 1964а. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 69. № 4. С. 65–72. — *Дылис Н. В., Цельникер Ю. Л., Карпов В. Г.* 1964б. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. М. С. 91–215. — *Карпов В. Г.* 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. 333 с. — *Лакин Г. Ф.* 1990. Биометрия: М.. 352 с. — *Петрова И. В., Мищихина Ю. Д., Санникова Н. С.* 2010. Структурно-функциональные связи *Calluna vulgaris* и древостоя-эдификатора // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург. С. 93–98. — *Санников С. Н., Санникова Н. С.* 1985. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М. 149 с. — *Санникова Н. С.* 1978. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск. С. 21–26. — *Санникова Н. С.* 1992. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург. 65 с. — *Санникова Н. С.* 2003. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология. № 2. С. 90–95. — *Санникова Н. С., Петрова И. В.* 2009. Микроэкосистемный подход в лесной популяционной экологии

и биогеоценологии // Генетическая типология и география лесов России. Екатеринбург. С. 76–80. — *Сахаров М. И.* 1950. Элементы лесных биогеоценозов // Докл. АН СССР. Т. 71. Вып. 3. С. 507–560. — *Сукачев В. Н.* 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М. С. 5–49. — *Шемаханова Н. М.* 1962. Микотрофия древесных пород. М. 374 с. — *Шубин В. И.* 1973. Микотрофность древесных пород: Ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л. 247 с. — *Read D. J.* 1998. Plants on the web // Nature. Vol. 396. P. 22–23.

ПИРОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ В ПИХТО-ЕЛЬНИКЕ КРУПНОПАПОРОТНИКОВОМ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Р. З. Сибгатуллин

Висимский государственный природный биосферный заповедник
624150, Свердловская область, Кировград, ул. Степана Разина, 23. E-mail: visimnauka@yandex.ru

Ключевые слова: *пожар, сукцессия, травяно-кустарничковый ярус лесных сообществ, проективное покрытые, продуктивность.*

Висимский заповедник организован в 1971 г. и расположен на Среднем Урале в Свердловской области. В настоящее время его площадь составляет 33496 га. Основным типом растительности заповедника являются леса, занимающие почти 87 % его территории и представленные в основном в виде производных — березовых и смешанных с хвойными насаждений. В то же время уникальность заповедника определяется наличием 2 участков первобытной (спонтанной) темнохвойной тайги площадью около 1000 га.

Леса Висимского заповедника в период его хозяйственного освоения на протяжении 300 лет неоднократно подвергались воздействию пожаров (Турков, 1979). На его территории за почти 40 лет существования произошло 3 пожара (1998, 2003 и 2010 гг.). В статье рассматриваются сукцессии лесной растительности после сильного и обширного пожара в июне 1998 г. Причиной возникновения пожара была молния, потушил его через 5 дней дождь. Распространению пожара способствовало большое количество горючего материала, образовавшегося после катастрофического ветровала 1995 г. (Сибгатуллин, 1996). Пожар прошел с запада на восток полосой шириной от 1.0 до 1.5 км и длиной 10 км. Общая площадь его составила около 1600 га. Зарастание гари в пихто-ельнике крупнопапоротниковом изучалось на постоянной трансекте, заложенной на гари (общая длина 3 км, 60 площадок 5×5 м), в конце июля — начале августа определялось проективное покрытие травянистых и кустарниковых растений. Количественный учет и замер высот древесных пород проводится с 2001 г. на 5 площадках по 1 м^2, заложенных на каждой большой площади (25 м^2). Учет надземной продукции травянистого яруса проводился на 40 постоянных площадках по 0.5 м^2, укосы растений производились рядом. Видовые названия растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Последствия пожара для растительности различны и зависят от интенсивности горения. В местах скопления ветровальных деревьев, особенно хвойных пород, она достигала максимума, и здесь полностью выгорели подрост, кустарниковый и травяно-кустарничковый ярусы, подстилка. Гумусовый слой поврежден с образованием «корки спекания». Кора у деревьев обгорела на большую высоту, часто вплоть до вершины, хвоя и листва погибли и большей частью осыпались. В промежутках между вывалами интенсивность горения была меньше, но растительность и подстилка, как правило, также выгорели, однако без повреждения гумусового слоя. Деревья обгорали на меньшую высоту, примерно на треть. На периферии пожара, где он терял свою силу, травяно-кустарничковый ярус местами сохранился (до 50 %), деревья обгорели только у комля, хвоя и листва большей частью сохранились. На большей части гари древесная растительность погибла полностью.

Восстановление растительности началось в год пожара, и к концу вегетационного периода общее проективное покрытие достигло 30.7 %. Доминантами были *Rubus idaeus* и *R. sachalinensis*, *Calamagrostis obtusata* и *Equisetum sylvaticum*. В 2000–2001 гг. лидирующее положение занял *Chamaenerion angustifolium* — более половины от общего покрытия (рис. 1). Сходное развитие травянистой растительности на первых этапах зарастания гари (1998–2002 гг.) в заповеднике показано Н. В. Беляевой (2007). Как отмечает Т. А. Комарова (1986, 1992) массовое появление всходов *C. angustifolium* наблюдается на лесных гарях на 2–3-й год после пожара. Общее покрытие растений на гари увеличилось до 70–80 %. Абсолютное доминирование *C. angustifolium* сохраняется с 2000 г. до 2004 г. С 2005 г. начинает увеличиваться доля участия в составе травостоя *Calamagrostis obtusata* и *C. langsdorffii* (рис. 1). *Equisetum sylvaticum* в первые 3 года после пожара входил в число доминантов постпирогенного сообщества, но последние 10 лет его доля составляет около 5 % (рис. 1). В травянистом покрове из папоротников в год пожара отмечен *Athyrium filix-femina*, на следующий год — *Diplazium sibiricum*, на второй и третий появились *Dryopteris austriaca*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*. Эти виды, доминировавшие в коренном пихто-ельнике крупнопапоротниковом, постоянно присутствуют в гаревом сообществе, но в единичных экземплярах. Появился в год пожара и остается в составе пирогенного сообщества адвентивный вид (Марина, 2001) — *Cirsium setosum*. Данные, характеризующие продуктивность надземной части травянистого яруса, также показывают доминирующую роль *Chamaenerion angustifolium*, а в первые годы после пожара — и *Equise-*

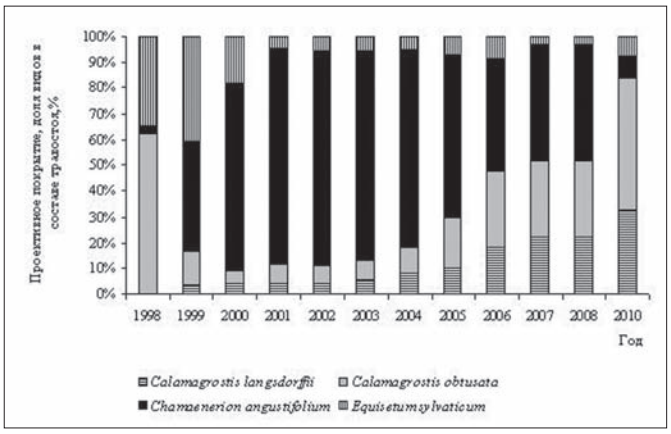


Рис. 1. Структура травяно-кустарничкового яруса пихто-ельника крупнопапоротникового.

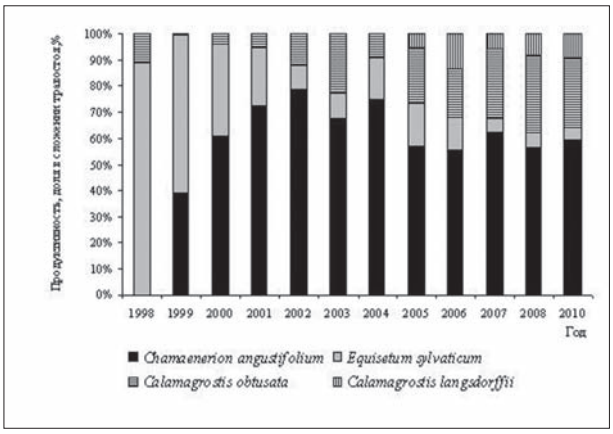


Рис. 2. Продуктивность травяно-кустарничкового яруса пихто-ельника крупнопапоротникового.

tum sylvaticum (табл. 1). Последние 3 года постепенно возрастает доля участия в продуктивности травостоя *Calamagrostis obtusata* и *C. langsdorffii* (рис. 2). На второй год после пожара на площадках учета продуктивности появилась *Betula pubescens,* в настоящее время ее численность составляет 13500 шт/га. На отдельных площадках сомкнутый и густой полог *B. pubescens* препятствует развитию травянистых растений, особенно *Chamaenerion angustifolium* и *Equisetum sylvaticum.*

Таблица 1

Продуктивность травяно-кустарничкового яруса пихто-ельника крупнопапоротникового (кг/га)

Вид растения	Год											
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2010
Chamaenerion angustifolium	0.0	570.0	526.6	762.3	1172.7	861.4	796.0	844.6	838.2	865.2	581.2	257.5
Equisetum sylvaticum	122.3	879.6	306.6	230.0	139.0	124.2	164.8	244.7	197.5	77.9	57.3	22.7
Calamagrostis obtusata	15.2	9.2	34.6	58.5	180.0	285.2	99.2	313.0	272.2	362.9	301.3	114.3
Calamagrostis langsdorffii	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	80.4	208.9	84.9	84.9	40.4

Rubus idaeus и *R. sachalinensis* входят в число доминантов на гари, но в последние 5 лет их среднее покрытие снизилось с 25 до 7–8 %. Из остальных видов подлеска в зарастании единично участвуют *Sambucus sibirica*, *Rosa acicularis, Sorbus sibirica* и *Salix caprea*. Всего в зарастании гари пихто-ельника крупнопапоротникового участвует 60 видов растений.

Из древесных пород отмечена *Betula pubescens*, многочисленность и легкость семян березы обеспечивает ей преимущество на первых этапах восстановительных сукцессий на вырубках и гарях. Процесс заселения гари древесными породами зависит от экологических свойств конкретного местообитания, состава напочвенного покрова и его развития. Распространение березы приурочено к увлажненным биотопам с разреженным покровом травостоя и подлеска. В таких местах обильно разрастаются 3 вида мхов — *Polytrichum juniperinum, Marchantia polymorpha и Pohlia nutans* (определение мхов провела Л. В. Марина). *Polytrichum juniperinum* создает благоприятные условия для прорастания семян березы и ее дальнейшего развития (Мелехов, 1986). В таких местообитаниях *Betula pubescens* присутствует в количестве до 6000 шт./га. В местах, где преобладают малина обыкновенная и иван-чай узколистный, создавая густые заросли с покрытием до 80–100 %, подрост березы практически отсутствует. Кроме того, в зарастании гари участвует *Populus tremula* (рис. 3).

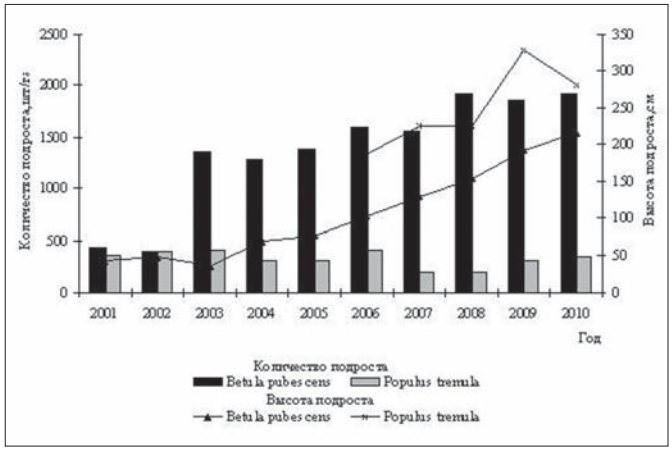


Рис. 3. Количество и высота подроста на гари пихто-ельника крупнопапоротникового.

Подрост *P. tremula* встречается на небольшом участке гари, примыкающем к сохранившемуся выделу березово-осинового леса площадью 3.5 га. Он густой, но его рост сильно ограничивает лось, обгрызающий верхушечные побеги, что вызывает усиленное отрастание боковых побегов, которые на следующий год могут также повреждаться лосем. Подобный пресс в течение нескольких лет приводит к гибели отдельных молодых особей *P. tremula*. В 2010 г. доля сухостоя составила 14 %. В последние 5 лет на гари вне площадок учета отмечено появление единичных экземпляров *Picea obovata* и *Pinus sibirica.* Рост их участия в составе подроста, а в дальней-

шем и в древесном пологе будет происходить медленно, в основном под пологом молодого березняка. Кроме того, после перегнивания сгоревших деревьев образуется отличный субстрат для хвойного возобновления. Измеренная площадь боковой поверхности упавших деревьев на постоянной пробной площади № 1 в пихто-ельнике крупнопапоротниковом составляет 1232 м^2/га. В дальнейшем, можно предположить, что на гари пихто-ельника крупнопапоротникового образуются отдельные куртины березы с единичным подростом хвойных пород, в промежутках между ними высокотравье с *Rubus idaeus, Rosa acicularis, Padus avium.*

Список литературы

Беляева Н. В. 2007. Динамика травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ Висимского заповедника после ветровала и пожара // Лесоведение. № 4. С. 25–35. — *Комарова Т. А.* 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса южного Сихотэ-Алиня). Владивосток. 224 с. — *Комарова Т. А.* 1992. Послепожарные сукцессии в лесах южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 224 с. — *Марина Л. В.* 2001. Мониторинг адвентивной флоры Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург. С. 346–349. — *Мелехов И. С.* 1986. Лесоведение. М. 408 с. — *Сибгатуллин Р. З.* 1996. Катастрофический вывал 1995 года и его последствия для лесов заповедника // Проблемы заповедного дела. Екатеринбург. С. 99–101. — *Турков В. Г.* 1979. Динамика растительного покрова Висимского заповедника в процессе хозяйственного освоения его территории (XVII–XX вв.) // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск. С. 34–50. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.

СОСТОЯНИЕ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ УРОЧИЩА МОРОЗОВА ГОРА ЗАПОВЕДНИКА ГАЛИЧЬЯ ГОРА (НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ)

Э. М. Славгородская

Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»
399240, Липецкая обл., Задонский р-н, с. Донское. E-mail: emma7@mail.ru

Ключевые слова: *лесные сообщества, демографическая структура, заповедник «Галичья гора».*

Урочище Морозова гора заповедника «Галичья гора» представляет собой протянувшийся с севера на юг известняковый склон долины левого берега р. Дон. Площадь урочища 100 га. Заповедано в 1941 г. (Заповедник..., 2004). 40.5 га занимает лес с преобладанием дуба (*Quercus robur* L.) порослевого происхождения и берёзы (*Betula pendula* Roth). В 1973 г. площадь леса составляла 35 га (Григорьевская, 1977).

Урочище трансформировано предшествующим природопользованием. В 1942 г. лес и подлесок были вырублены. В урочище была построена линия обороны, следы которой сохранились до сих пор: окопы, блиндажи, ходы сообщения, укрытия для орудий. Вырубленный лес имел возраст около 30–40 лет (Виноградов, Голицын, 1949). На южной и северной окраинах урочища сохранились следы бывших каменоломен. Из них до 1960-х гг. брали камень для построек. В 1970-е гг. через южную часть урочища были проложены высоковольтные линии электропередач, был вырублен лес вдоль прокладываемых линий (полоса до 50 м шириной). В это же время была построена асфальтированная дорога вдоль всего урочища. Дамба дороги перераспределила поверхностный сток, направив его через бетонные трубы в существующие овраги. Были осуществлены в южной части урочища по залежам посадки дуба желудями (0.5 га) и сосны (*Pinus sylvestris* L.) с березой (1.5 га). Пойменные участки на севере урочища распахивались до 1969 г. (Недосекина, Скользнева, 2010). Плакорные участки вдоль леса использовались как пашня до 1973 г. (Григорьевская, 1977). С 1960-х гг. лес урочища испытывает слабые бессистемные рубки: сухостой на дрова, жердняк на хозяйственные нужды.

Растительность урочища, в том числе и лес, была описана А. Я. Григорьевской (1977). В 2006 г. в этом урочище мною проведены демографические исследования в популяциях *Quercus robur*, *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* (Славгородская, 2007а, б). Т. В. Недосекиной и Л. Н. Скользневой (2010) прослежена 30-летняя динамика флористического состава и количественного участия видов на лесном стационаре (постоянная площадь размером 20×50 м) урочища Морозова гора.

В 2010 г. было проведено исследование популяций преобладающих видов деревьев урочища с целью выявления стадий сукцессионного состояния лесных сообществ.

Материалы и методы. В работе использована традиционная методика, применяемая в популяционной биологии (Диагнозы..., 1989; Учебно-полевая..., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Оценка..., 2000; Восточноевропейские..., 2004; Смирнова, Торопова, 2007). В популяциях *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Betula pendula, Acer platanoides* L. было заложено 50 пробных площадей размером 10×10 м. На каждой пробной площади отмечали возрастное состояние всех особей изучаемых видов.

Оценка сукцессионного состояния лесных сообществ проводилась путем сравнения онтогенетических спектров и численности популяций видов деревьев входящих в их состав (Смирнова и др., 1990: Восточноевропейские..., 2004).

Площадь леса урочища Морозова гора определена по космическому снимку доступному в Google, сделанному 6 июня 2006 г.

Результаты и их обсуждение. Выделено два варианта леса. Они сходны флористически, но различаются по структуре, состоянию популяций преобладающих древесных видов и сукцессионному статусу. Первый вариант — сообщества лесного массива. Второй вариант — сообщества опушки.

В результате работы были построены онтогенетические спектры популяций *Quercus robur, Tilia cordata, Betula pendula, Acer platanoides* (табл.) которые соответствуют тому или иному состоянию (этапу жизни).

Таблица

Онтогенетические спектры популяций *Quercus robur, Tilia cordata, Betula pendula* и *Acer platanoides*

Виды	Онтогенетические состояния число особей / %									Σ
	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*	
Quercus robur (лесной массив)	2/0.6	3/0.9	0	0	89/ 25.9	9/2.6	181/52.8	0	59/17.2	343
Quercus robur (опушка)	133/58.6	63/27.8	15/6.6	16/7.0	0	0	0	0	0	227
*Tilia cordata (*лесной массив)	1/ 2.8	4/11.1	8/22.2	2/5.6	21/58.3	0	0	0	0	36
Tilia cordata (опушка)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Betula pendula (лесной массив)	0	0	0	0	0	1/2.6	18/47.4	5/13.2	14/36.8	38
Betula pendula (опушка)	0	5/5.9	0	30/35.3	50/58.8	0	0	0	0	85
Acer platanoides (лесной массив)	23/22.8	43/42.6	10/9.9	15/14.9	10/9.9	0	0	0	0	101
Acer platanoides (опушка)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Популяции раннесукцессионных видов *Quercus robur* и *Betula pendula* в центре лесного массива регрессивные. В световых окнах нет возобновления. На опушке ценопопуляции этих видов инвазионные.

Популяции позднесукцессионных видов *Tilia cordata* и *Acer platanoides* расположены только в центре лесного массива и имеют инвазионное состояние.

По соотношению типов онтогенетических спектров популяций *Quercus robur, Betula pendula* и *Tilia cordata, Acer platanoides* сукцессионный этап развития лесного массива определен как средний этап сукцессии после сильного нарушения.

Опушка лесного массива состоит из популяций раннесукцессионных видов (*Quercus robur* и *Betula pendula)*, имеющих инвазионные онтогенетические спектры. На опушке отсутствуют популяции позднесукцессионных видов. Наблюдается ранний этап сукцесии после сильного нарушения (распашки).

Заключение. После 1942 г. лес развивается спонтанно и не испытывает значительных внешних воздействий. В настоящее время лесное сообщество урочища Морозова гора расширяется, занимая прилегающие к лесу травяные сообщества. В центре лесного массива формируется теневой широколиственный лес с участием позднесукцессионных видов *Tilia cordata* и *Acer platanoides,* а в прилегающие травяные сообщества осуществляется экспансия раннесукцессионных видов *Quercus robur* и *Betula pendula.*

Список литературы

Виноградов Н. П., Голицын С. В. 1949. Послевоенное состояние наиболее интересных местонахождений реликтовых растений Верхнего Поосколья и Северо-Донского реликтового района // Труды Воронеж. гос. ун-та. Т. 15. Воронеж. С. 178. — *Восточноевропейские* леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. 2004. / Отв. ред. О. В. Смирнова. М. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с. — *Восточноевропейские* широколиственные леса. 1994. М. 364 с. — *Григорьевская А. Я.* 1977. Растительность Морозовой горы // Материалы к познанию природы Галичьей горы. Воронеж. С. 43–73. — *Диагнозы* и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. 1989. М. 102 с. — *Заповедник* «Галичья гора». 2004. Воронеж. 60 с. — *Недосекина Т. В., Скользнева Л. Н.* 2010. Естественная динамика растительных сообществ заповедника «Галичья гора» // Экологические исследования в заповеднике «Галичья гора». Сб. статей. Вып. 2. Воронеж. С. 5–19. — *Оценка* и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. 2000. М. 196 с. — *Славгородская Э. М.* 2007а. К изучению популяций *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* Roth урочища Морозова гора (заповедник «Галичья гора») // Экологические исследования в заповеднике «Галичья Гора». Сб. статей. Вып. 1. Воронеж. С. 19–26. — *Славгородская Э. М.* 2007б. О возрастном составе популяций *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* Roth урочища Морозова гора заповедника «Галичья гора» // Материалы III Всерос. школы-конф. «Актуальные проблемы геоботаники». II часть. Петрозаводск. С. 186–187. — *Смирнова О. В., Торопова Н. А.* 2007. Популяционная концепция в фитоценологии и проблема сукцессий и климакса // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конференция. Лекции. Петрозаводск. С. 302–319. — *Смирнова О. В.*, *Чистякова А. А.*, *Попадюк Р. В. и др.* 1990. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере лесов европейской части СССР). Пущино. 92 с. — *Учебно-полевая* практика по ботанике: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. 1990. М. 191 с.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ОЦЕНКА АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ В СОСТАВЕ И СТРУКТУРЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОГО САХАЛИНА

А. А. Смирнов

Сахалинский государственный университет
693008, Южно-Сахалинск, ул. Ленина, 290. E-mail: asm03@yandex.ru

Ключевые слова: *растительность, синтаксономия, Сахалин.*

В соответствии с лесорастительным районированием Б. П. Колесникова (1955) северная часть Сахалина входит в среднюю и южную подзоны зоны хвойных лесов. Более детальное районирование А. И. Толмачёва (1955) относит эту часть острова к подзоне лиственничных лесов (с 3 районами) и подзоне зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели (с 6 районами). Лиственничные леса являются зональным типом растительности северного Сахалина. Они чаще характерны для пониженных элементов рельефа и представляют собой одноярусные одновозрастные редкостойные насаждения лиственницы со сплошным багульниковым или сфагновым покровом (так называемые лиственничные мари). В средней же части острова в составе зональной растительности преобладают темнохвойные леса, которые предпочитают свежие местообитания на склонах различных экспозиций и платообразных вершинах сахалинских низкогорий, образуя сложные по структуре разновозрастные высокополнотные насаждения с различным соотношением ели и пихты в их составе. В местах соприкосновения вышеназванных экотопов нередко образуются смешанные лиственнично-темнохвойные леса.

Для описания современного состава и структуры основных типов лесной растительности северного Сахалина использованы личные данные, полученные в период 2001–2008 гг. Это материалы 296 полных геоботанических описаний, выполненных с использованием индексов глазомерной оценки проективного покрытия видов, принятых в системе Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Александрова, 1969), материалы лесотаксационных исследований, проведённых методом угловых проб (Bitterlich, 1948, 1952; Временное…, 1965; Анучин, 1971). В качестве базовой основы для оценки произошедших за последние годы антропогенных изменений растительного покрова использованы фактические материалы, представленные в работе Н. Е. Кабанова (1940). А для сравнений использованы данные, полученные в общих районах исследований — район заливов Пильтун и Чайво, склоны Набильского хребта, среднее течение рек Набиль, Пиленга, Тымь, а также долины рек Лангры, Вал, Уанга, Эвай, Джимдан.

Таблица

Общая характеристика основных типов лесной растительности северного Сахалина

Тип растительности	Высота, м	Диаметр, см	Запас, м3/га	Число стволов, шт./га
Елово-пихтовые и еловые леса				
Abieteto–piceetum amurensis dryopteridosum (Кабанов, 1940)	20–30	30–55	445	475
Acc. ***Vaccinio vitis-idaeae–Piceetum jezoensis***	14–20	16–24	300	593
Abieteto-piceetum hypnosum (Кабанов, 1940)	21–30	35–50	275	475
Acc. ***Lycopodio-Piceetum jezoensis***	10–24	16–36	105–220	500–800
Лиственничные леса				
Laricetum calamagrostosum (Кабанов, 1940)	22–26	30–40	340	500
Acc. ***Spiraeo salicifoliae–Laricetum cajanderi***	10–20	16–30	150–220	400–960
Laricetum ledosum (Кабанов, 1940)	12–21	25–40	250	485
Acc. ***Ledo palustris–Laricetum cajanderi***	13–16	20–24	100–195	330–700
Laricetum pumilae pinoso-cladinosum (Кабанов, 1940)	12–16	25–30	–	–
Acc. ***Salici taraikensis–Laricetum cajanderi***	10–14	16–24	40–150	270–870
Каменноберезовые леса				
Ermani-betuletum herbosum (Кабанов, 1940)	8–20	15–40	–	–
Acc. ***Cirsio kamtschatici–Betuletum ermanii***	10–15	32	90–150	150–200
Белоберезовые леса				
Betuletum-calamagrostosum (Кабанов, 1940)	7–8	25–30	–	–
Acc. ***Poo nemoralis-Betuletum platyphyllae***	8–24	10–25	100–200	500–1000
Ивовые и тополевые леса				
Populeto-salicetum herbosum (Кабанов, 1940)	27–31	50–65	–	–
Acc. ***Calamagrostio epigeii–Populetosum suaveolentis***	8–28	12–90	100–200	250–1000
Заросли кедрового стланика				
Pumilae-pinetum cladinosum (Кабанов, 1940)	0.6–7	15–16	–	–
Acc. ***Empetro stenopetali–Pinetum pumilae***	0.6–5	6	3.5–33	600–1980

Темнохвойные леса (***Vaccinio vitis-idaeae–Piceetum jezoensis*** Krestov et Nakamura 2002***, Lycopodio–Piceetum jezoensis*** ass. nov. hoc loco***)***. Ассоциации объединяют растительные сообщества, занимающие в различных частях северной половины острова обширные территории, характеризующиеся мезофильными и ксеромезофильными условиями и отличающиеся высокой производительностью фитомассы. Включают наиболее распространенные и типичные массивы коренных темнохвойных сахалинских лесов. Они подвергались сильному антропогенному воздействию и в значительной мере сейчас представлены различны-

ми дериватами коренных формаций. В настоящее время не только древостои, но и отдельные деревья с максимальными параметрами (высотой более 30 м и диаметром более 1 м) практически не встречаются, а средняя высота древостоев снизилась до 14–24 м, средний диаметр — до 16–36 см, запас древесины — до 105–300 м^3/га, при этом число стволов на одном га достигает 800 шт. (см. табл.). Следует также отметить, что такой тип растительности северного Сахалина, как долинные елово-пихтовые леса (***Piceetum equisetorum***), отмеченные Н. Е. Кабановым (1940) в виде узких лет по долинам рек, в настоящее время практически уничтожен хозяйственной деятельностью. Фрагменты таких лесов, сохранившиеся в долинах некоторых рек только на отдельных участках (примером является долина р. Эвай), расстроены рубками и пожарами.

Лиственничные леса (***Spiraeo salicifoliae–Laricetum cajanderi*** ass. nov. hoc loco, ***Ledo palustris–Laricetum cajanderi*** Ermakov et al. 2004, ***Salici taraikensis–Laricetum cajanderi*** ass. nov. hoc loco). В настоящее время лиственничники занимают ведущее положение в составе лесной растительности северного Сахалина. Ассоциации объединяют коренные лиственничные леса и их производные, которые тяготеют к пониженным местам и различным террасам, но повсеместно отсутствуют в высокогорьях и у верхней границы леса. Для большинства местообитаний лиственничников характерно некоторое застойное увлажнение (чаще в зоне контакта свежих и застойно-переувлажнённых участков), а также чередование периодов застойного и проточного увлажнения. Наиболее заметные антропогенные изменения произошли в лиственничниках, произрастающих в долинах рек и на невысоких речных террасах. Легкая доступность и значительные запасы древесины сделали их легким и привлекательным объектом хозяйственной деятельности. Здесь еще встречаются отдельные деревья с максимальными параметрами, но средние значения высоты древостоев, диаметра стволов и запасов древесины уменьшились более чем наполовину, а численность стволов возросла вдвое (см. табл.). Достаточно слабые изменения отмечаются в лиственничниках багульниковых. Они лучше защищены избыточным увлажнением от лесных пожаров, а низкие лесоводственные характеристики привлекают хозяйственное внимание только на легкодоступных территориях. В настоящее время на северном Сахалине наиболее широко представлены лиственничники, произрастающие на обширных лишайниково-лиственничных гарях, находящихся на различных стадиях восстановления. Средняя высота таких древостоев составляет 10–14 м, диаметр стволов 16–24 см, запас древесины 40–150 м^3/га. Хозяйственного использования такие леса практически не имели и не имеют и страдают только от постоянных и периодических пожаров.

Каменноберезовые леса (***Cirsio kamtschatici–Betuletum ermanii*** ass. nov. hoc loco). Каменноберезняки отмечаются небольшими участками на склонах низкогорий и своеобразными лентами у верхней границы леса. За прошедший период общее состояние и распространение каменноберезовых лесов на севере Сахалина практически не изменилось. Они не так сильно страдают от лесных пожаров, а кроме того, не являются объектом хозяйственной деятельности. Общие лесоводственные характеристики каменноберезняков отмечены в представленной таблице.

Белоберезовые леса (***Poo nemoralis–Betuletum platyphyllae*** ass. nov. hoc loco). Этот тип растительности являются производной лесной формацией, которая включает сообщества на разных этапах восстановления темнохвойных и светлохвойных лесов. Н. Е. Кабанов (1940: 142) указывает: «На Советском Сахалине роль белой березы (*Betula platyphylla* Suk.) невелика, и она редко образует здесь сколько-нибудь сплошные насаждения..., встречается спорадически, небольшими группами или чаще единичными деревьями...». За 70 лет хозяйственного освоения северного Сахалина березняки стали встречаться во всех районах и распространились повсеместно от речных долин до верхней границы леса, избегая только мест с застойным почвенным увлажнением. Быстро и хорошо береза закрепляется на многочисленных гарях и вырубках, но чистые насаждения образует редко. Общие характеристики насаждений белой березы практически не изменились (см. табл.), но площадь лесов возросла многократно.

Ивовые и тополевые леса (***Calamagrostio epigeii–Populetosum suaveolentis*** Acht. 2000). Встречаются в поймах и на хорошо дренированных участках приречных террас. Эти леса заметно потеряли свои былые позиции, как по площади, так и по запасам, но еще играют заметную роль в растительном покрове благодаря исключительно большим размерам слагающих их деревьев. Отдельные экземпляры главной лесообразующей породы — тополя Максимовича (*Populus maximowiczii* A. Henry) и сегодня нередко достигают в оптимальных условиях высоты 36 м, диаметра 1.5 м, и объема ствола до 15 м^3.

Заросли кедрового стланика (***Empetro stenopetali–Pinetum pumilae*** ass. nov. hoc loco). Эти растительные сообщества очень широко распространены на севере Сахалина, чаще на территориях, подвергавшихся воздействию неоднократных пожаров. Они получили широкое распространение особенно в последние десятилетия в связи с обширными лесными пожарами и занимают в настоящее время весьма значительные площади — открытые пространства на бедных и периодически сухих местообитаниях, где кедровый стланик, по крайней мере на первых этапах сукцессии, не имеет конкурентов. Структура зарослей кедрового стланика может изменяться от несомкнутых молодых сообществ до трудно проходимых зарослей. Но сообщества кедрового стланика с высотой 6–7 м при диаметре отдельных стволов у основания до 16 см (см. табл.) и возрастом до 100 лет, которые отмечал Н. Е. Кабанов, в настоящее время встретить практически невозможно.

Заключение

К настоящему времени растительный покров северной части Сахалина очень сильно изменён деятельностью человека, а коренная растительность этой части острова претерпела значительную трансформацию. За последние 70 лет в составе и структуре лесов северного Сахалина произошел целый ряд негативные изменений.

Заметно сократилась доля и качество темнохвойных лесов, а некоторые отмеченные ранее типы леса потеряли свое былое значение или практически исчезли (ельник долинный).

Основным типом лесной растительности стали лиственничники, но и в этих сообществах средние значения высоты древостоя, диаметра стволов и запасов древесины в пересчете на га уменьшились более чем наполовину.

Сократились площади ивовых и тополевых лесов, но они еще играют заметную роль в растительном покрове благодаря большим размерам слагающих их деревьев.

В результате хозяйственного освоения территорий северного Сахалина, массовых рубок и лесных пожаров широкое распространение получили вторичные растительные сообщества, представленные лиственничниками, белоберезняками и зарослями кедрового стланика.

Единственным типом лесной растительности, не подвергшимся значительным изменениям и сохранившим свои ценотические позиции на северном Сахалине, являются каменноберезняки, которые не интересны как объекты хозяйственного использования и не так сильно страдают от лесных пожаров.

Список литературы

Александрова В. Д. 1969. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л. 275 с. — *Анучин Н. П.* 1971. Лесная таксация. М. 512 с. — *Временное* руководство по таксации лесосек методами круговых площадок и линейной выборки. М. 108 с. — *Кабанов Н. Е.* 1940. Лесная растительность советского Сахалина. Владивосток. 211 с. — *Колесников Б. П.* 1955. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск. 104 с. — *Толмачёв А. И.* 1955. Геоботаническое районирование острова Сахалин. М.; Л. 80 с. — *Braun-Blanquet J.* 1964. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Anfl. Wien; New York. 865 S. — *Bitterlich W.* 1948. Die Winkelzahlprobe // Allgemeine Forst und Holzwirtliche Zeitung. Wien. S. 3–7. — *Bitterlich W.* 1952. Das Spiegelrelaskop // Osterreichs Forst und Holzwirtschaft. 7 Jahrg. № 1. S. 15–20.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

Н. И. Ставрова, В. В. Горшков

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

Ключевые слова: *ель сибирская, ценопопуляции, структура, сукцессии, северная тайга.*

Исследования пространственного размещения древесных растений на ценопопуляционном уровне практически отсутствуют. Даже сведения о пространственной структуре наиболее изученного компонента ценопопуляций — древостоя в бореальных темнохвойных лесах признаются исследователями крайне ограниченными (Пугачевский, 1992; Вайс, 2009).

Цель работы состояла в изучении характера пространственного размещения особей, относящихся к разным компонентам ценопопуляций *Picea obovata* Ledeb. в послепожарном временном ряду, продолжительностью ~ 500 лет. Исследования выполнены на территории Кольского полуострова в серии сообществ (15 постоянных пробных площадей размером 0.06–0.15 га), относящихся к типу леса ельник кустарничково-зеленомошный и имеющих давность последнего пожара 54, 85, 143, 220, 260, 360 и более 500 лет. На каждой пробной площади по квадратам размером 5×5 м проанализировано распределение общего числа особей ели сибирской, а также числа особей, относящихся к трем основным компонентам ценопопуляций: древостою, крупному и мелкому подросту. Для оценки характера пространственной структуры проводилось сравнение эмпирических распределений с распределением Пуассона и определялась величина коэффициента дисперсии (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969).

В исследованных северотаежных лесах число деревьев ели сибирской на площадках размером 5×5 м варьирует от 0 до 9–11 экз. Диапазон плотности особей и ее средняя величина не имеют направленного изменения в сукцессионном ряду. Средняя плотность древостоев в исследованных сообществах составляет 2.10±0.25 экз./25 м^2 (1.4–3.7 экз./25 м^2). Распределение деревьев ели на площадках размером 25 м^2 в интервале давности пожара 54–350 лет подчиняется закону распределения Пуассона (критерий χ^2 p = 0.41–0.95), что свидетельствует о случайном пространственном распределении особей. Величина коэффициента дисперсии в подавляющем большинстве случаев лежит в узком интервале от 1.07 до 1.30. Различие между средней и максимальной плотностью особей на площадке размером 25 м^2 в отдельных сообществах варьирует от 2–3 до 5 экз. (рис. 1, 2). Пространственное распределение деревьев ели в сообществах с давностью

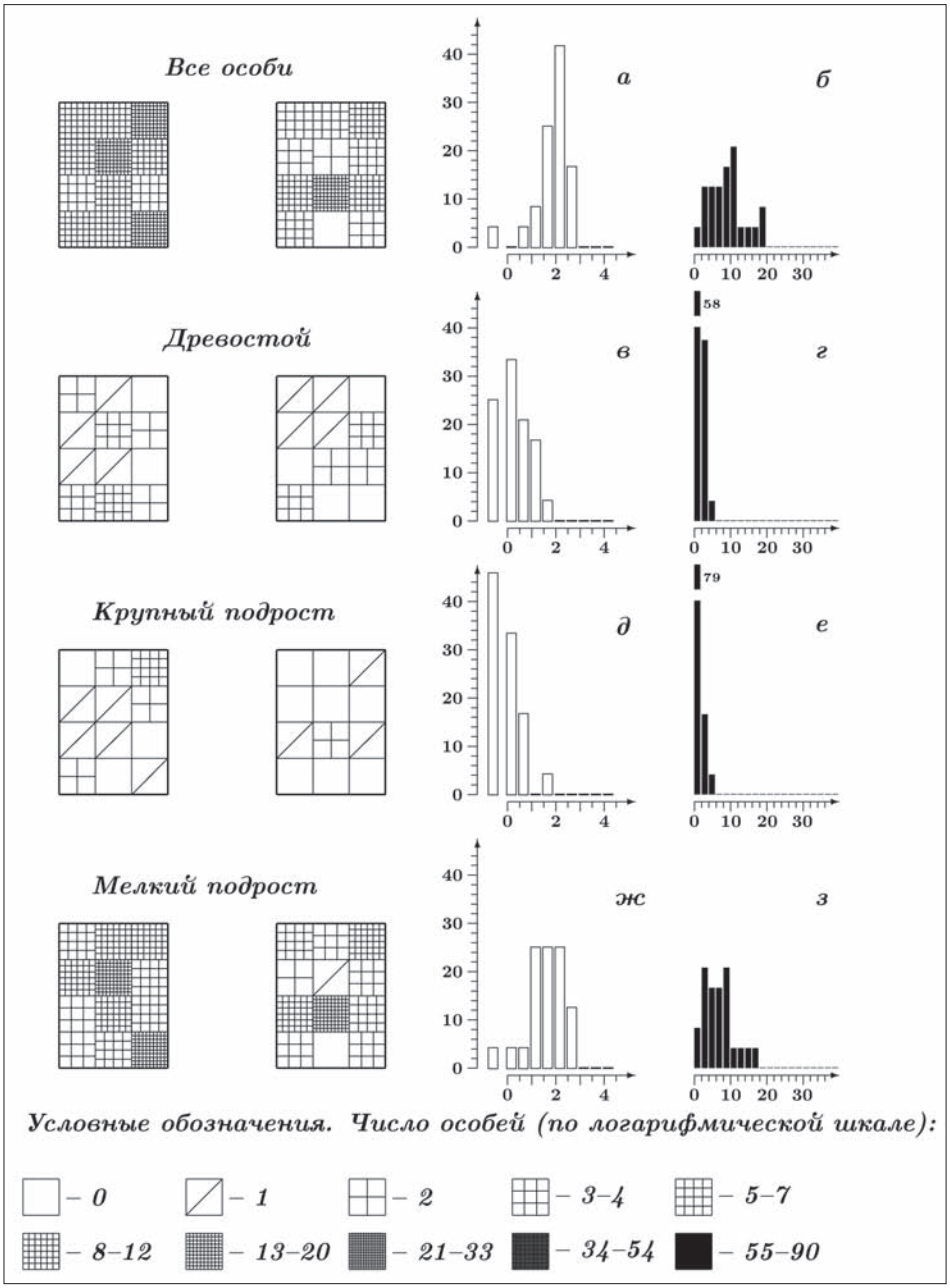


Рис. 1. Распределение особей ели сибирской по площадкам размером 5×5 м и встречаемость площадок с разным числом особей (*а–з*) в сообществе с давностью пожара 54 года.

По оси ординат: встречаемость, %; по оси абсцисс: *а, в, д, ж* — натуральный логарифм числа особей; *б, г, е, з* — число особей.

пожара более 500 лет не соответствует распределению Пуассона (критерий χ^2 $p < 0.001$), т. е. является неслучайным. Ориентируясь на величину коэффициента дисперсии (S^2/M = 1.5–1.55), его можно рассматривать как слабо контагиозное: при средней плотности 1.4–1.5 экз./25 м^2 число особей на отдельных площадках достигает 8–12 экз. (рис. 3). Такой характер пространственной структуры формируется, когда особи ели сибирской вегетативного происхождения, расположенные группами вокруг «материнских» деревьев, достигают параметров древостоя.

Число особей крупного подроста ели сибирской в пределах квадратов 5×5 м варьирует от 0 до 7–8 экз. Начальный и заключительный (50–85 и более 250 лет после пожара) периоды сукцессии отличаются более высокой плотностью крупного подроста (0.77±0.06 экз./ 25 м^2) по сравнению с периодом 140–220 лет после пожара (0.22±0.06 экз./25 м^2). В интервале 85–220 лет после пожара пространственное распределение крупного подроста в большинстве случаев является случайным (критерий χ^2 p=0.07–0.78) с величиной коэффициента дисперсии 0.91–1.35. На ранних (менее 60 лет после пожара) и поздних (более 250 лет после пожара) стадиях сукцессии распределение крупного подроста отличается от распределения Пуассона (S^2/M = 1.44–2.65). Более высокая степень контагиозности размещения крупного подроста ели (S^2/M = 2.53–2.65) наблюдается в сообществах с давностью пожара более 500 лет (рис. 3). Повышение контрастности распределения крупного подроста обусловлено в первую очередь процессами вегетативного возобновления.

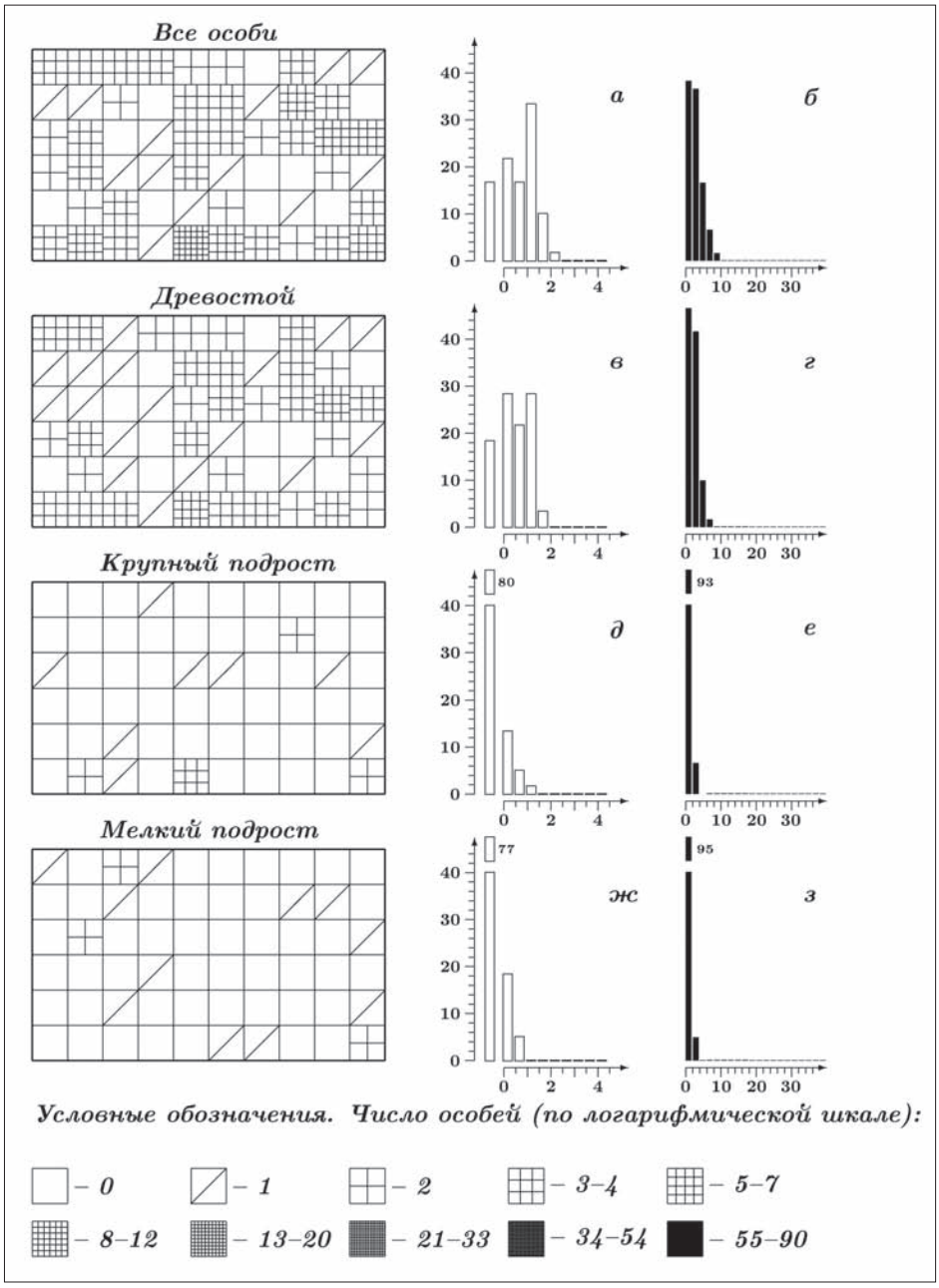


Рис. 2. Распределение особей ели сибирской по площадкам размером 5×5 м и встречаемость площадок с разным числом особей (*а–з*) в сообществе с давностью пожара 143 года.

По оси ординат: встречаемость, %; по оси абсцисс: *а, в, д, ж* — натуральный логарифм числа особей; *б, г, е, з* — число особей.

Средняя плотность мелкого подроста ели сибирской в изученных сообществах составляет от 0.1 до 8.3 экз. на 25 м^2 варьируя на отдельных площадках от 0 до 49 экз. Достоверно более высокие значения средней плотности (3.6±0.8 экз./25 м^2) характерны для начальных и заключительных стадий сукцессии (менее 100 и более 300 лет после пожара). Значительно более низкие — для промежуточных: от 0.20±0.06 экз./25 м^2 (140–220 лет после пожара) до 1.3±0.1 экз./25 м^2 (250–300 лет после пожара). Пространственное распределение мелкого подроста ели на протяжении практически всего периода сукцессии существенно отличается от распределения Пуассона (критерий χ^2 $p < 0.001$), изменяясь от умеренно контагиозного (S^2/M = 2.0–2.67) до резко контагиозного (S^2/M = 4.07–14.73). Последнее характерно для сообществ с наиболее высокой (>300 лет) давностью пожара (рис. 3). В этот период среднее и максимальное количество особей на площадке размером 25 м^2 различается на 15–40 экземпляров. В течение относительно небольшого периода на одном из промежуточных этапов сукцессии (от 120–140 до ~200 лет после пожара) при наиболее низкой средней плотности мелкого подроста его пространственное распределение становится случайным, при этом максимальная плотность не превышает 2 экз./25 м^2 (рис. 2).

Характер пространственной структуры всей совокупности особей ели сибирской интегрирует особенности структуры отдельных компонентов ценопопуляций. Среднее число особей ели сибирской в изученных сообществах составляет от 2.4 до 9.0 экз./25 м^2, варьируя в пределах отдельных площадок от 0

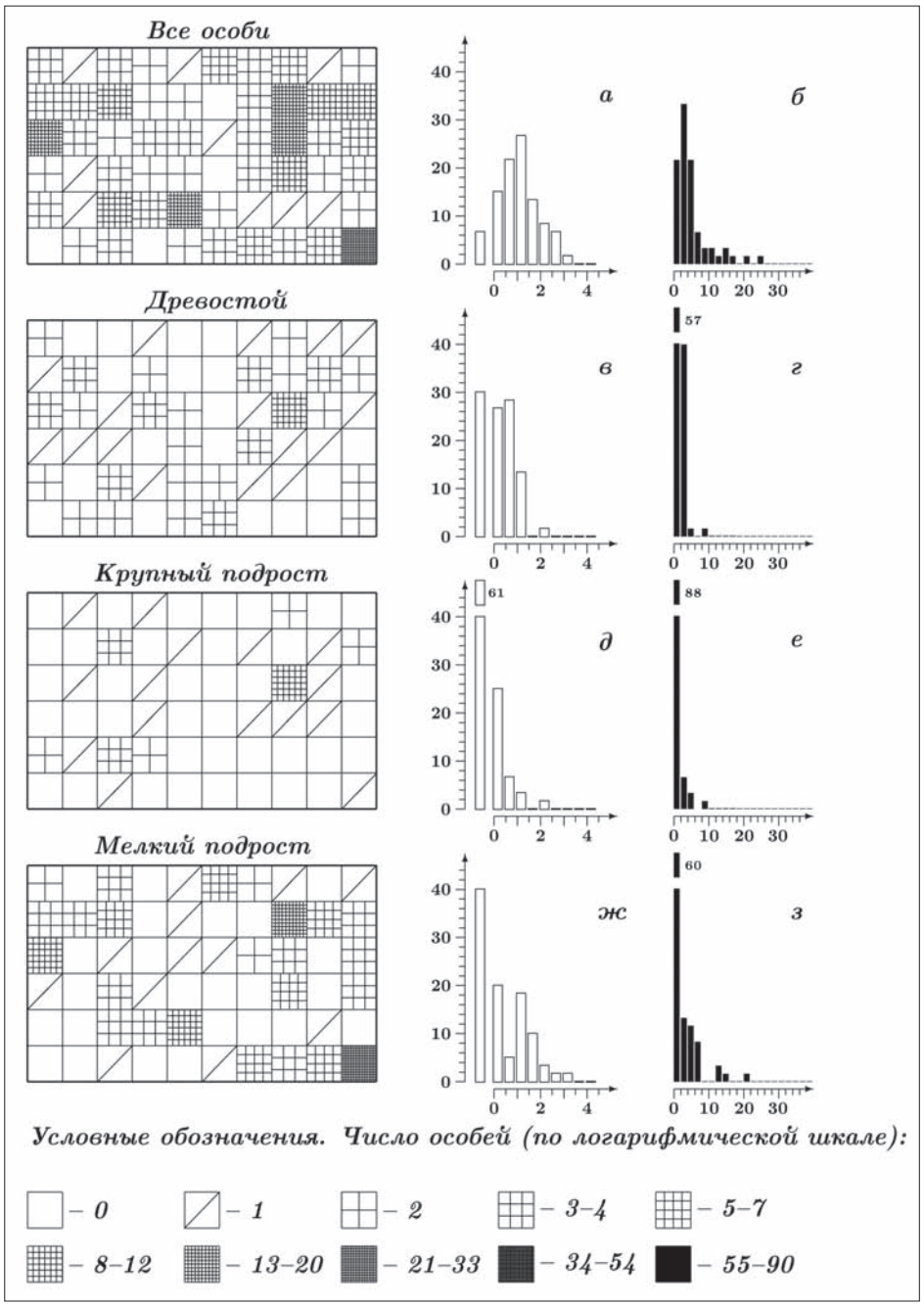


Рис. 3. Распределение особей ели сибирской по площадкам размером 5×5 м и встречаемость площадок с разным числом особей (*а–з*) в сообществе с давностью пожара более 500 лет.

По оси ординат: встречаемость, %; по оси абсцисс: *а, в, д, ж* — натуральный логарифм числа особей; *б, г, е, з* — число особей.

до 49 особей. Более высокие значения плотности (5.8±0.7 экз./25 м^2) характерны для начальных (менее 100 лет после пожара) и поздних (более 250 лет после пожара) стадий сукцессии. В интервале от 140 до 220 лет после пожара плотность ели является значительно более низкой — 3.1±0.4 экз./25 м^2. На начальной и заключительных стадиях сукцессии при давности пожара 50–60 лет и более 300 лет (рис. 1, 3) пространственное распределение ели сибирской достоверно отличается от распределения Пуассона, варьируя от умеренно до резко контагиозного (S^2/M = 2.93–10.81). Для промежуточных стадий сукцессии (80–260 лет после пожара) характерно случайное (S^2/M = 1.28–1.40) и слабо контагиозное (S^2/M = 1.50–1.63) распределения (рис. 2).

Полученные результаты позволяют сделать следующие заключения.

Динамика пространственной структуры ценопопуляций ели сибирской в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов включает три основных этапа. На первом этапе (<80 лет после пожара) пространственное распределение ели сибирской является умеренно контагиозным, на втором (80–260 лет после пожара) — случайным, на третьем (> 300 лет после пожара) — резко контагиозным. Динамика пространственной структуры господствующего и подчиненных компонентов ценопопуляций существенно различается.

Пространственная структура северотаежных еловых древостоев характеризуется высокой стабильностью: размещение деревьев остается случайным в интервале от 50 до 360 лет после пожара и лишь при давности пожара более 500 лет становится слабо контагиозным.

Пространственная структура крупного и особенно мелкого подроста ели сибирской по сравнению с пространственной структурой древостоя отличается большей контрастностью и динамичностью. Пространственное распределение мелкого подроста изменяется от умеренно контагиозного (менее 100 лет после пожара) к случайному (140–220 лет после пожара) и резко контагиозному (более 300 лет после пожара).

Существенный вклад в формирование пространственной неоднородности ценопопуляций ели сибирской в условиях северной тайги вносит процесс вегетативного возобновления.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-01664).

Список литературы

Вайс А. А. 2009. Горизонтальная структура древостоев Средней Сибири // Научный журн. КубГАУ. № 45(1). С. 1–15. — *Василевич В. И.* 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с. — *Грейг-Смит П.* 1967. Количественная экология растений. М. 538 с. — *Пугачевский А. В.* 1992. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск. 204 с.

ОСОБЕННОСТИ 80-ЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОРОНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА С УЧЕТОМ ЛАНДШАФТНОЙ СТРУКТУРЫ ТЕРРИТОРИИ

Е. А. Стародубцева[1], Л. Г. Ханина[2], В. Э. Смирнов[2]

[1] Воронежский государственный природный биосферный заповедник
394080, Воронеж, Госзаповедник, Центральная усадьба. E-mail: starodbtsv@gmail.com

[2] Институт математических проблем биологии РАН
142290, Московская обл., Пущино, ул. Институтская, 4. E-mail: lkhanina@rambler.ru

Ключевые слова: *ландшафтный уровень, автогенная сукцессия, аллогенное развитие, разнообразие растительности.*

Воронежский государственный природный биосферный заповедник был организован в 1927 г. в северной части Усманского бора, расположенного на границе Липецкой и Воронежской областей. Этот островной лесной массив сформировался на песчаных левобережных террасах р. Воронеж. Ландшафтная структура территории представлена следующими ландшафтными уровнями (ЛУ): второй надпойменной (н/п) террасой р. Воронеж (ЛУ1-1 — западный участок и ЛУ1-2 — восточный участок), поймами малых рек — Усмани и Ивницы (ЛУ2), ландшафтными уровнями третьей и четвертой н/п террас (ЛУ3, ЛУ6-1, соответственно), долинами боковых притоков (ЛУ4), пологим уступом IV н/п террасы р. Воронеж (ЛУ5), покато-ступенчатым уступом долины р. Усмани (ЛУ7); в долине р. Усмани выделяются останцы первой н/п террасы (ЛУ2-о) и вторая н/п терраса (ЛУ8); небольшой участок территории заповедника заходит на водораздел (ЛУ6-2) (Солнцев и др., 2004; Использование…, 2006; Стародубцева и др., 2009). Под ЛУ понимается природно-территориальный комплекс, приуроченный к отчетливо выраженной ступени рельефа и характеризующийся общностью происхождения, геолого-геоморфологического строения и единством ландшафтообразующих процессов, а, следовательно, и однотипностью физических, физико-химических и биологических свойств (Использование…, 2006).

Работе по выявлению динамики растительного покрова Воронежского заповедника предшествовало создание классификации растительности на основе эколого-ценотического подхода, при котором были использованы приемы доминантной классификации, результаты анализа эколого-ценотического состава растительного покрова и непрямого градиентного анализа геоботанических описаний (Стародубцева, Ханина, 2009).

С использованием предложенной классификации растительности была дана оценка разнообразия растительного покрова заповедника на начальном этапе заповедания (1930–1940 гг.) на различных ландшафтных разностях территории (Стародубцева и др., 2010). Анализ геоботанического материала 1930–1940-х гг. показал, что в эти годы единственным эколого-ценотическим типом растительности, представленным во всех ЛУ, за исключением пойм, был лугово-боровой (MdPn). Это определялось высокой степенью антропогенной нарушенности территории на момент заповедания и сопутствующим развитием светолюбивой степной, лугово-степной и боровой флоры в травяно-кустарничковом ярусе лесных сообществ. Наибольшее число типов сообществ было отмечено в ЛУ четвертой н/п террасы и восточного участка второй н/п террасы р. Воронеж (ЛУ6-1, ЛУ1-2), второй н/п террасы и покато-ступенчатого уступа долины р. Усмани (ЛУ8, ЛУ7), а также в ЛУ долин боковых притоков (ЛУ4). Наиболее высокими показателями видовой насыщенности на начальном этапе заповедания отличались расположенные в центральной части заповедника и граничащие друг с другом ЛУ5, ЛУ3 и ЛУ1-2 (пологий уступ четвертой н/п террасы, третья н/п терраса

и восточный участок второй н/п террасы р. Воронеж, соответственно), а также ЛУ2-о (останцы первой н/п террасы в пойме рек Усмань и Ивница).

Для выявления динамики растительного покрова за 80-летний период заповедания территории использовались данные 1058 геоботанических описаний разных лет (1929–2010 гг.), а также привлекались материалы лесной таксации, геоботанического картирования, информация по экзогенным воздействиям на территории заповедника, фиксированная в Летописях природы и в других материалах, хранящихся в фондах заповедника. Весь массив геоботанического материала был разделен на три группы, соответствующие трем временным этапам: I этап — 1930–1940 гг., II этап — середина 1960-х гг., III этап — середина 1980-х гг. – 2010 гг.

Характеристика экологических условий исследуемой территории и ее ландшафтных подразделений была оценена методом фитоиндикации (Цыганов, 1983; Ellenberg et al., 1991). Выявление ведущих экологических факторов в распределении растительности осуществлено путем проведения непрямого градиентного анализа методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS). В работе использована классификация видов растений по эколого-ценотическим группам (Смирнова и др., 2004; Смирнов и др., 2006). Анализ приуроченности растительных сообществ к единицам ландшафтной организации проведен с помощью непараметрической пермутационной процедуры MRPP. Исследование пространственно-временной динамики альфа-разнообразия проведено путем расчета индексов видового разнообразия Шеннона. Бета-разнообразие оценивалось по величине средних внутригрупповых расстояний (мера Съеренсена).

Количественный анализ растительности ЛУ по трем временным периодам показал, что в начальный период заповедания растительность разных ЛУ была весьма сходна между собой. Однако с течением времени растительность на разных ЛУ становилась все более различной. Так, если на первом этапе 11 пар ЛУ значимо не различались между собой по методу MRPP, то на втором этапе таких пар уже 7, а на третьем этапе — только одна: все ЛУ различались между собой по растительности на площадках за исключением пары ЛУ4 (долин боковых притоков) и ЛУ8 (второй н/п террасы р. Усмани).

В целом альфа-разнообразие, оцениваемое по видовой насыщенности и индексу Шеннона, уменьшалось от первого периода к третьему (табл.). Гамма-разнообразие, рассчитанное как общее число видов в геоботанических описаниях, напротив, возрастало, что, по-видимому, было связано с увеличением числа описаний на II и III этапах. В качестве оценки бета-разнообразия была рассмотрена динамика средних внутригрупповых расстояний Съеренсена между геоботаническими площадками на ЛУ (табл.). Она носила флуктуационный характер, но в целом расстояние Съеренсена увеличивалось со временем, причем разница между I и II временными этапами была меньше, чем между I-II и III этапами. Бета-разнообразие на третьем этапе было значимо выше, чем на первых двух. Различия в бета-разнообразии между ЛУ внутри каждого периода также значимо увеличивались со временем. Вместе с тем, флористическое сходство ЛУ, рассчитанное по коэффициенту Жаккара по полным спискам видов каждого ЛУ, в целом было выше на II–III этапе по сравнению с I этапом. Таким образом, хотя общий набор видов в различных ЛУ с течением времени становится более одинаковым, но «упаковка видов в сообщества» происходит специфично для каждого ЛУ.

Снижение видовой насыщенности отмечается для всех ЛУ, кроме пойм (ЛУ2) (табл.). Падение видовой насыщенности наиболее резко выражено в ЛУ 1–2, 3, 5 (восточный участок второй н/п террасы р. Воронеж, третья н/п терраса и пологий уступ четвертой н/п террасы, соответственно), а также в ЛУ2-о (останцы первой н/п террасы в пойме рек Усмань и Ивница). Эти территории, расположенные в центральной части заповедника, на начальном этапе заповедания отличались наиболее высокими показателями видовой насыщенности (табл.).

В целом в растительном покрове заповедника прослеживается тенденция увеличения затененности местообитаний, возрастания доли неморальных видов во всех ярусах лесных сообществ, в травяном ярусе наблюдается уменьшение доли степных видов, видов сухих лугов и сухих боров. Отмечено незначительное увеличение ценотического разнообразия (числа типов сообществ). При наличии общих процессов в динамике растительного покрова, характерных для всех ЛУ, в каждом ЛУ можно выделить специфические процессы.

(А) На ЛУ террас и восточного водораздела (ЛУ 1-1, 1-2, 3, 6-1, 6-2, 8) отмечены сходные тенденции в динамике эколого-ценотического спектра флоры: уменьшение доли боровых, сухо-луговых и степных видов, возрастание роли неморальной и нитрофильной эколого-ценотических групп. Экологическая оценка местообитаний в большинстве случаев показывает увеличение богатства почвы азотом и возрастание затененности. На трех ЛУ (ЛУ 1-1, 6-1, 6-2) отмечено расширение экологического пространства, а на одном — его сокращение (ЛУ8).

(Б) На трех ЛУ — пойма рек Усмани и Ивницы (ЛУ2), пологий уступ четвертой н/п террасы р. Воронеж (ЛУ5) и покато-ступенчатый уступ долины р. Усмани (ЛУ7) — на протяжении всего времени заповедания состояние растительного покрова определено как стабильное во флористическом и экологическом отношениях.

(В) В эколого-ценотической структуре растительного покрова ЛУ долин боковых притоков (ЛУ4) и останцов первой н/п террасы р. Усмани (ЛУ2-о) на протяжении трех временных периодов фиксируются

изменения флуктуационного характера. Возможно, это связано с малым числом геоботанических описаний первого временного периода. Однако для долин боковых притоков отсутствие направленных смен в растительном покрове может быть связано с повышенной сезонной и разногодичной нестабильностью экологических условий (прежде всего, влагообеспеченности) местообитаний этого ландшафтного уровня.

Таблица

Характеристики альфа- и бета-разнообразия растительности ландшафтных единиц Воронежского заповедника в разные периоды времени

Ландшафтные уровни	I временной период				II временной период				III временной период			
	1*	2*	3*	4*	1*	2*	3*	4*	1*	2*	3*	4*
ЛУ1-1	4	24.3±7.1	2.92	60.04	45	20.2±8.7	2.51	75.62	103	22.7±9.6	2.59	79.50
ЛУ1-2	12	35.3±9.2	3.22	73.37	29	25.3±8.2	2.72	78.46	48	23.8±9.0	2.53	73.28
ЛУ2	46	23.0±7.7	2.81	77.17	60	20.5±6.6	2.71	82.68	57	22.8±9.7	2.56	80.76
ЛУ2-о	4	30.5±9.3	3.12	89.98	6	20.8±5.4	2.33	69.32	29	21.2±11.1	2.54	84.30
ЛУ3	11	35.8±8.7	3.28	64.93	19	25.3±6.8	2.71	74.25	34	24.0±8.5	2.55	70.05
ЛУ4	5	30.4±11.7	2.92	82.08	25	25.4±8.3	2.79	86.11	27	24.0±5.9	2.65	87.66
ЛУ5	2	37.0±2.8	3.31	48.51	18	24.2±6.3	2.64	66.31	19	24.2±7.8	2.49	56.41
ЛУ6-1	10	25.4±7.9	2.84	77.08	55	20.1±8.2	2.36	81.35	151	18.5±8.3	2.27	86.18
ЛУ6-2	1	23.0±0	2.78		5	33.6±8.2	3.12	80.44	50	17.2±6.8	2.25	78.03
ЛУ7	11	28.1±7.9	2.94	76.99	48	23.4±6.4	2.52	56.90	60	22.8±6.5	2.56	70.76
ЛУ8	21	25.0±9.2	2.83	81.03	14	22.1±3.9	2.47	62.89	22	21.0±7.3	2.45	82.01

Примечание. Обозначения ландшафтных уровней см. в тексте; 1* — число описаний; 2* — видовая насыщенность (среднее число видов на 100 м^2) и стандартное отклонение; 3* — индекс видового разнообразия Шеннона; 4* — среднее внутригрупповое расстояние Съеренсена между геоботаническими площадками, рассчитанное с учетом обилия видов, в процентах.

Таким образом, анализ развития растительного покрова Воронежского заповедника с учетом ландшафтной дифференциации территории дает основания считать, что на исследуемой территории происходят одновременно как процессы демутационного развития — сукцессионного восстановления растительного покрова после нарушений, так и процессы аллогенного развития (Миркин, 1985; Смирнова, Торопова, 2008), обусловленные прерыванием восстановительной сукцессии периодическими экзогенными воздействиями.

Автогенная (демутационная) сукцессия идет в направлении неморализации растительного покрова. При этом происходит постепенное изменение эколого-ценотической структуры сообществ, некоторое увеличение ценотического разнообразия, отмечается падение видовой насыщенности при сохранении видового богатства. Этот тип динамики растительного покрова наиболее ярко выражен на ЛУ 1-2, 3 и 5. Отсутствие здесь явных экзогенных воздействий, по-видимому, связано с территориальной приуроченностью этих ЛУ к центральной части охраняемой территории и с экотопическими особенностями ЛУ. Анализ геоботанического материала позволяет предположить, что сукцессионное восстановление в отмеченных ЛУ идет различными путями. Экотопические особенности ЛУ1–2 (более близкое залегание грунтовых вод, наличие замкнутых понижений, обилие сырых лощин) способствуют тому, что на этом ЛУ (в отличие от ЛУ 3 и 5) автогенная сукцессия от лугово-боровых групп ассоциаций в лугово-неморальные и неморальные включает стадии формирования бореальных и бореально-неморальных групп ассоциаций. Эти сообщества в меньшей степени присутствуют на ЛУ3 и совершенно не представлены в ЛУ пологого уступа четвертой н/п террасы р. Воронеж (ЛУ5), где растительные сообщества лугово-боровых и неморально-луговых групп ассоциаций в процессе сукцессии переходят непосредственно в неморальную стадию. Это, по-видимому, определяется тем, что водный режим ЛУ5 (более глубокое залегание грунтовых вод, отсутствие застойных явлений, наличие склонового стока) не способствует развитию здесь сообществ с участием бореальных видов.

Аллогенное развитие растительного покрова связано с периодическим прерыванием восстановительной сукцессии экзогенными факторами. Для территории Воронежского заповедника такими экзогенными факторами являются, прежде всего, периодические пожары, выпас, сенокошение и массовый ветровал древостоя.

Наиболее ярко аллогенное развитие растительного покрова прослеживается на ЛУ четвертой н/п террасы (ЛУ6-1) и западном участке второй н/п террасы р. Воронеж (ЛУ1-1). Периодически возникающие здесь пожары прерывают ход демутационной сукцессии, формируют мозаику микроместобитаний с разнообразными экологическими условиями, что в целом поддерживает высокое видовое и ценотическое богатство растительного покрова данных ЛУ. Пожары способствуют поддержанию видов боровой, степной, сухолуговой и бореальной эколого-ценотических групп и соответствующих растительных сообществ. Другим экзогенным фактором, широко распространенным на территории заповедника вплоть до 1980-х гг., являлся интенсивный выпас и сенокошение. Именно эти воздействия являются причиной существования и в настоящее время на многих ЛУ лугово-степной и боровой флоры, растительных сообществ лугово-боровых групп ассоциаций. Массовый ветровал древостоя, в отличие от единичных вывалов, является еще

одним фактором, прерывающим восстановительную сукцессию. Дополнительная дифференциация растительного покрова на восточном водоразделе (ЛУ6-2), по-видимому, обусловлена прошедшим здесь массовым ветровалом 1986 г.

Анализ собранного материала по истории природопользования исследуемого региона в дозаповедный период, видовая и возрастная структура насаждений по лесной таксации 1937 г. свидетельствуют о сильной нарушенности лесной растительности и в целом лесных экосистем на момент заповедания. Результаты исследования показывают, что 80-летнее сукцессионное развитие растительного покрова заповедника не успело привести к формированию лесных экосистем с выраженными базовыми признаками климаксных сообществ (Восточно-европейские…, 2004) — наличием хорошо сформированной оконной мозаики, ветровально-почвенных комплексов разного возраста. Можно ожидать, что с течением времени при отсутствии экзогенных нарушений на исследуемой территории будут постепенно формироваться такие сообщества с высоким структурным разнообразием — с развитой вывальной и оконной мозаикой и, как следствие, с развитой мозаикой микроместообитаний, являющейся условием спонтанного поддержания высокого видового разнообразия растительности.

Работа выполнена при поддержке РФФИ — проект 09-04-97547р_центр_а.

Список литературы

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. / Под ред. О. В. Смирновой. М. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с. — *Использование* GPS- и ГИС-технологий для изучения особо охраняемых природных территорий (на примере ландшафтной структуры Воронежского государственного природного биосферного заповедника). 2006. Тула. 216 с. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. 1985. М. 137 с. — *Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В.* 2006. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюл. МОИП. Сер. Биол. Т. 111. № 2. С. 36–47. — *Смирнова О. В., Торопова Н. А.* 2008. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи современной биологии. Т. 128. № 2. С. 129–144. — *Смирнова О. В., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э.* 2004. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Кн. 1. С. 165–175. — *Солнцев В. Н., Калуцкова Н. А., Трегубов О. В., Стародубцева Е. А.* 2004. Структура лесного покрова и почв катен в зоне лесостепи (на примере песчаных террас Воронежского заповедника) // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Кн. 2. С. 185–194. — *Стародубцева Е. А., Ханина Л. Г.* 2009. Классификация растительности Воронежского заповедника // Растительность России. СПб. № 14. С. 63–141. — *Стародубцева Е. А., Трегубов О. В., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э.* 2009. Характеристика растительности ландшафтных разностей территории Воронежского заповедника // Растительность Восточной Европы: классификация, экология и охрана. Материалы междунар. науч. конф. (Россия, г. Брянск, 19–21 октября 2009 г.). Брянск. С. 223–226. — *Стародубцева Е. А., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э., Глухова Е. М.* 2010. Разнообразие растительности Воронежского заповедника на начальном этапе заповедания (1930–1940 гг.) с учетом ландшафтных разностей территории // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы IV Всеросс. науч. конф. с международным участием / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола. С. 158–161. — *Цыганов Д. Н.* 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 198 с. — *Ellenberg H., Weber H. E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulisen D.* 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe]. Scripta Geobotanics. Vol. 18. Gottingen. 248 S.

СИСТЕМА МОНИТОРИНГА ЛУГОВОЙ И ЛУГОВО-БОЛОТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БЕЛАРУСИ

И. М. Степанович[1], Е. Ф. Степанович[2]

[1] Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка

[2] Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси
220072, Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27. E-mail: jazep@biobel.bas-net.by

Ключевые слова: *луговая и болотная растительность, мониторинг, экология.*

Травянистая растительность — главный компонент экосистем лугов и открытых болот, а также побережий и шельфов водоемов, пустошей и агроценозов. Естественные травостои составляют основу кормовой базы животноводства. Чрезвычайно уязвимая и динамичная, травянистая растительность — лучший индикатор состояния экосистем в условиях хозяйственной деятельности человека и, отсюда, важный и необходимый объект мониторинга окружающей среды. В структуре земельных угодий Беларуси естественная травянистая растительность занимает 28.6 % территории, в том числе луговая и лугово-болотная — 20.0 %, или 4.2 млн га (Государственный…, 2010).

Мониторинг луговой и лугово-болотной растительности (ЛБР) в Республике Беларусь осуществляется с 2000 г. Институтом экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси в рамках Государственных программ Национальной системы мониторинга окружающей среды (НСМОС). Мониторинг ЛБР — система комплексных наблюдений, оценки и прогнозирования состояния и развития травяных со-

обществ и среды их произрастания. Объекты наблюдения**:** растения и растительные сообщества лугов, открытых болот и среда их произрастания.

Категории ЛБР, относящиеся к объектам мониторинга:

1 — травянистая растительность естественных (природных) кормовых угодий и болот, включающая:

- растительность пойменных лугов,
- растительность суходольных лугов,
- растительность низинных лугов,
- растительность открытых травяных болот (степень зарастания древесно-кустарниковой растительностью на начало наблюдений не превышает 30 %);

2 — травянистая растительность агрофитоценозов, включающая:

- перезалуженные пойменные луга,
- луговые агрофитоценозы на пашне,
- луговые агрофитоценозы на осушенных землях.

Цель мониторинга ЛБР — постоянный (ежегодный) контроль за состоянием ЛБР и информационное обеспечение государственных органов и заинтересованных юридических лиц достоверными и своевременными мониторинговыми данными для регулирования устойчивости и продуктивности травяных сообществ, восстановления разнообразия лугов и болот, оптимизации, организации охраны и рационального использования травянистой растительности, повышения ее кормовых, средообразующих, водоохранных, рекреационных, эстетических и иных функций. Задачи:

- оценка видового состава, продуктивности и состояния ЛБР;
- оценка временно́й и пространственной динамики растительных сообществ;
- оценка состояния и степени загрязнения эдафотопа травяных сообществ;
- оценка характера внешнего воздействия и степени угроз существованию травяных сообществ;
- прогноз изменения состава, состояния и продуктивности ЛБР;
- разработка практических рекомендаций и оценка эффективности принятых мер по оптимизации, охране и рациональному использованию ЛБР;
- накопление результатов мониторинга ЛБР и их предоставление заинтересованным ведомствам и организациям.

В качестве методической основы формирования сети и организации системы наблюдений положена общеевропейская методология мониторинга лесов (Manual..., 1998) и метод эколого-фитоценотических профилей (ЭФП), или трансект (Сцепановіч, 2003а), сочетающийся с крупномасштабным фитоценотическим картографированием.

Интегрированным пунктом наблюдений (ПН) является **ключевой участок** (КУ), который выделяется по ландшафтно-территориальному принципу (Степанович, 2000; Сцепановіч, 2003б). КУ — это территориальный комплекс растительности с однородными геоморфологическими и почвенно-гидрологическими условиями произвольных размеров и формы. Условиями выбора мест размещения КУ являются: репрезентативность; типичность для местности основной категории травянистой растительности; наличие редких, уникальных и хозяйственно ценных сообществ; характер использования угодья и внешнего воздействия.

Непосредственное наблюдение осуществляется на **постоянных пробных площадках** (ППП), расположенных на КУ по линии ЭФП. ППП имеют фиксированные размеры и форму, закреплены натурно и планово-картографически. Для каждого КУ составляется паспорт и ведутся карточки ППП. **Паспорт КУ мониторинга ЛБР** состоит из обложки (страницы 1–3) и бланков-вкладышей (страницы 4–9) и включает:

- общую характеристику КУ (с. 1);
- схему размещения ППП на КУ (его заменяет ЭФП — с. 2);
- матрицу угроз (с. 3);
- характеристику фитоценоза (с. 4);
- видовой состав фитоценоза (с. 5);
- анализ растительных образцов (с. 6);
- характеристику эдафотопа (с. 7);
- загрязненность почвы (с. 8);
- морфологическое описание почвенного разреза (с. 9).

На КУ первоначально проводится геодезическая съемка — нивелирование местности по линии ЭФП с учетом разнообразия фитоценозов — и закладываются ППП. ЭФП обычно прокладывается от водоема или водотока в направлении до водораздела, или от низшей точки до высшей. Общая протяженность ЭФП зависит от величины КУ и может варьировать в пределах 0.1–10 км.

ППП представляют собой участки ЛБР в пределах одного фитоценоза, характеризующиеся однородностью растительного покрова, общностью условий произрастания и хозяйственного использования травостоя. Пробные площадки закладываются, как правило, последовательно вдоль линии профиля в основных или важных для оценки фитоценозах. Размер ППП — 100 м^2. Конфигурация ППП прямоугольная или квадратная, выбирается в зависимости от пространственного размещения сообществ.

КУ и ППП должны иметь инструментальную привязку с указанием географических координат (с помощью GPS-приемника), а также точный административно-территориальный и административно-хозяйственный адреса, которые приводятся в паспорте в соответствии с материалами землеустройства или лесоустройства. Начало ЭФП на КУ закрепляется на местности путем нанесения маркировки определенного образца на специально установленном знаке (репере) или имеющемся в натуре хорошо заметном стационарном искусственном сооружении, природном объекте (крупном живом дереве, валуне).

К настоящему времени сеть КУ мониторинга ЛБР Беларуси состоит из 112 КУ с 530 ППП и представляет все три геоботанические подзоны Беларуси (Дубово-темнохвойных подтаежных лесов, Грабово-дубово-темнохвойных лесов, Широколиственно-сосновых лесов) и основные формы воздействия на луговую и болотную растительность антропогенных факторов (гидрологических, техногенных, сельскохозяйственных, рекреационных). Наблюдения за основными антропогенными и природными воздействиями локализованы на полигонах мониторинга (их 12) (Завяршыць…, 2010).

Численность ПН сети мониторинга ЛБР определяется распространенностью соответствующих категорий ЛБР и сопряженных с нею кормовых угодий (сенокосов и пастбищ), наличием характерных для определенной территории, эталонных и редких травяных сообществ, а также с учетом специфики воздействующих экологических факторов, доступности объектов, материальных ресурсов. Количество ППП колеблется от 3 до 10 на каждом КУ.

Наблюдения за ЛБР осуществляются 1 раз в 1, 3 или 5 лет (в зависимости от доступности объектов и специфики воздействующих факторов) в период максимального вегетативного развития растений — в июне–июле. На отдельных КУ сроки наблюдений смещаются с учетом специфики внешних воздействий (напр., в условиях газонного использования, рекреации, стихийных действий экологических факторов и т. д.). Необходимая периодичность наблюдений устанавливается при закладке конкретных КУ. Сбор, анализ информации и формирование баз данных проводится согласно приведенной ниже иерархической концептуальной схеме (рис. 1).

Рис. 1. Концептуальная иерархическая схема формирования данных мониторинга ЛБР.

Принципы выбора контролируемых показателей:

• информативность (приоритет наблюдениям, наиболее точно характеризующим состояние объектов растительного мира и среду их произрастания);

• технологичность (возможность использования технических средств, приборов, оборудования и современных методик);

• экологичность (исключение существенного нарушения объектов мониторинга ЛБР);

– экономичность (применение простых и доступных методов измерений с минимальным количеством аналитических определений).

Основными контролируемыми показателями мониторинга ЛБР являются:

• фитоценотические (показатели структуры и состояния фитоценоза);

• продукционные и агроботанические (показатели продуктивности травостоя);

• биогеохимические и биохимические (показатели химического состава травостоя и доминирующих в нем видов);

• эдафические (агрохимические, биогеохимические, физико-химические и водно-физические параметры почв и уровень почвенно-грунтовых вод — УГВ).

Определен конкретный перечень обязательных (основных) и рекомендованных (дополнительных) показателей мониторинга ЛБР (Разгарнуць…, 2005). В качестве контрольных определены 8 наиболее распространенных и хозяйственно ценных видов трав (по 2 из каждой агроботанической группы):

1) из злаков — овсяница луговая (*Festuca pratensis*) и ежа сборная (*Dactylis glomerata*);

2) из бобовых — клеверы луговой (красный — *Trifolium pratense*) и ползучий (*T. repens*);

2) из осоковых — осоки ранняя (*Carex praecox*) и острая (*C. acuta*);

4) из разнотравья — одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*) и тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*).

Мониторинг ЛБР осуществятся в 3 этапа:

1 — полевой, включающий рекогносцировку и закладку КУ и ППП; инструментальное нивелирование местности по линии ЭФП; описание структуры, видового состава и определение продуктивности сообществ; морфологическое описание почвенного разреза и измерение УГВ; картирование растительности на КУ; отбор образцов растительности и почв для лабораторных анализов;

2 — лабораторный, включающий гранулометрический и агрохимический анализы почв; биохимические анализы травостоя и отдельных растений; биогеохимический и радиоэкологический анализы образцов растительности и почвы;

3 — камеральный, включающий определение гербарных образцов, уточнение флористических списков и синтаксономической принадлежности сообществ; обработку нивелировочных данных и графическое построение ЭФП, выполнение других графических и картографических работ; статистическую обработку результатов полевых и лабораторных исследований; оценку состояния фитоценозов, прогноз их развития и, при необходимости, разработку практических рекомендаций; наполнение баз данных мониторинга; составление и ведение паспортов КУ.

Лабораторные анализы растительных и почвенных образцов выполняются согласно классическим методикам в определенной отрасли исследований (Завяршыць…, 2010). В камеральных условиях обрабатываются данные нивелирования, систематизируется информация о КУ и ППП и с помощью компьютерной программмы Profil (оригинальная разработка ИЭБ НАН Беларуси; авторы: П. А. Родионов, И. М. Степанович) графически строятся ЭФП. Масштабы построения схем ЭФП колеблются: вертикальный — от 1:25 до 1:250, горизонтальный — от 1:100 до 1:10 000 (в зависимости от длины профиля). Минимальные масштабы (вертикальный — 1:25, горизонтальный — 1:100) приняты как исходные. Ниже (рис. 2) приведен пример графически выполненного ЭФП, отражающий размещение растительных сообществ и ППП. График ЭФП содержит основную информацию о КУ и расположении ППП. Он входит в комплект документации по мониторингу ЛБР и используется в полевых исследованиях.

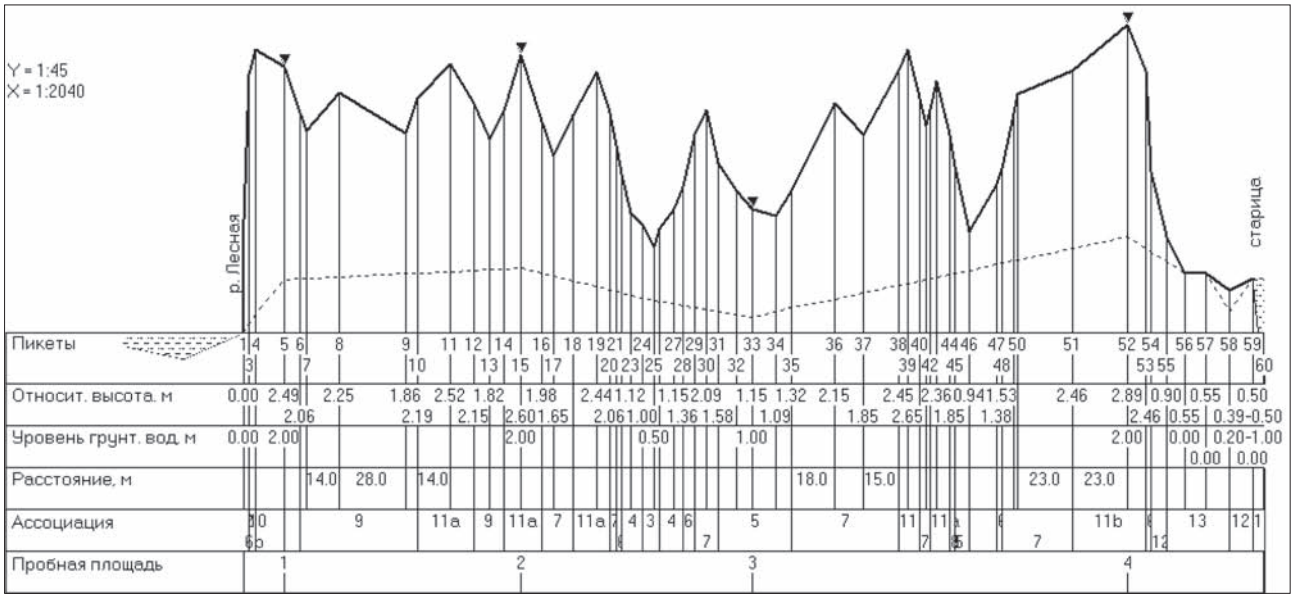


Рис. 2. Эколого-фитоценотический профиль на КУ-56 «Костычи» в левобережной долине р. Лесная в 0.3 км южнее д. Костычи Брестского р-на Брестской области. 2007 г. Протяженность 0.44 км.

Ассоциации: 1 — ***Stratiotetum aloidis*** (субасс. ***S. a. lemnetosum minoris***); 2 — ***Caricetum gracilis*** (субасс. ***C. g. phalaridetosum arundinaceae***); 3 — ***Caricetum vesicariae*** (субасс. ***C. v. menthetosum aquaticae***); 4 — ***Filipenduletum ulmariae*** (субасс. ***F. u. alopecuretosum pratensis***); 5 — ***Alopecuretum pratensis*** (субасс. ***A. p. deschampsietosum cespitosae***); 6 — ***Festucetum pratensis*** (субасс.: a — ***F. p. alopecuretosum pratensis***, b — ***F. p. agrostidetosum tenuis***); 7 — ***Festucetum rubrae*** (субасс. ***F. r. anthoxanthetosum odorati***); 8 — ***Nardetum strictae*** (субасс. ***N. s. sieglingietosum decumbentis***); 9 — ***Poetum angustifoliae*** (субасс. ***P. a. agrostidetosum tenuis***); 10 — ***Agrostidetum vinealis*** (субасс. ***A. v. agrostidetosum tenuis***); 11 — ***Koelerietum delavignei*** (субасс.: a — ***K. d. agrostidetosum tenuis***, b — ***K. d. poetosum angustifoliae***); 12 — ***Ribo nigri–Alnetum glutinosae*** (субасс. ***R. n.–A. g. calystegietosum sepii***); 13 — ***Salicetum pentandro-cinereae*** (субасс. ***S. p.-c. iridetosum pseudacori***)

Авторство сообществ уровня ассоциации приведено в сводке Я. М. Сцепановіч, 2006.

Результаты мониторинговых наблюдений заносятся в базу данных по сети ПН и отражаются в годовых отчетах. В связи с разнообразием массива получаемых мониторинговых данных база мониторинга ЛБР разбита на 3 автономных блока: реестровый, синтаксономический и динамический. Составлена она в программе Microsoft Access. Реестровая база данных представляет собой таблицу, в которой отражена общая информация о КУ. Синтаксономическая база содержит эколого-флористические данные синтаксонов (сообществ) разного иерархического уровня. Динамическая включает результаты наблюдений на КУ и ППП.

Для отраслевого Банка данных НСМОС в главный информационно-аналитический центр — РУП «БелНИЦ «Экология» — представляются реестр и обобщенные результаты ежегодных наблюдений (динамические данные), преобразованные в табличный формат программы Microsoft Excel в соответствии с Инструкцией о порядке ведения государственного реестра пунктов наблюдений НСМОС в Республике Беларусь (Постановление Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды от 17 декабря 2008 г. № 119). Обобщенные результаты мониторинга ЛБР компонуются и представляются в 5 пакетах данных:

1 — общая характеристика ЛБР на пунктах мониторинга;

2 — характеристика доминирующих и других растений на пунктах мониторинга ЛБР;

3 — химический состав фитомассы травостоя, доминирующих и других растений на пунктах мониторинга ЛБР;

4 — химический состав почвы и уровень грунтовой воды на пунктах мониторинга ЛБР;

5 — указатель видов растений лугов и травяных болот.

Список литературы

Государственный земельный кадастр Республики Беларусь (по состоянию на 1 января 2010 года). 2010 / Гос. Комитет по имуществу Республики Беларусь. Минск. 38 с. — *Завяршыць* фармаванне сеткі назіранняў за лугавой і лугава-балотнай расліннасцю: Справаздача аб НДР (заключн.). 2010 / Інстытут эксперыментальнай батанікі НАНБ; Кіраўнік работы І. М. Сцепановіч. № ГР 20062875. Минск. 419 с. — *Разгарнуць* сістэму маніторынгу лугавой расліннасці Беларусі: Справаздача аб НДР (заключн.). 2005 / Інстытут эксперыментальнай батанікі НАНБ; Кіраўнік работы І. М. Сцепановіч. № ГР 2003386. Минск. 366 с. — *Степанович И. М.* 2000. Мониторинг луговой растительности. Гл. 11.2 // Научно-методические основы организации и ведения Национальной системы мониторинга окружающей среды Республики Беларусь (основные положения Технического проекта НСМОС) / И. В. Войтов, А. М. Самусенко, А. В. Высоченко, Ж. А. Капилевич. С. 155–160. — *Сцепановіч Я. М.* 2003. Трансект-метад як аснова маніторынгу раслінных экасістэм (з нямецкага досведу) // Міжнародны экалагічны досвед і яго выкарыстанне на Беларусі. Зборнік навуковых артыкулаў. International Environmental Experience: Applications for Belarus (collected papers) / Пад агульнай рэд. У. К. Слабіна. Віцебск. С. 226–230. — *Сцепановіч Я. М.* 2003. Навуковыя падыходы й арганізацыя лугавога фітаманіторынгу // Мониторинг и оценка состояния растительного покрова: Материалы Междунар. науч.-практ. конф., Минск, 28–31 октября 2003 г. Минск. С. 15–17. — *Сцепановіч Я. М.* 2006. Фітацэнаразнастайнасць расліннасці Беларусі // Ботаника: Исследования. Вып. 34. С. 264–281. — *Manual* on methods and criteria for harmonized sampling, assessment and analysis of the effects of air pollution on forests. 1998 / United Nations Economic Comission for Europe. Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. International Co-operative Programme on assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests. Hamburg: Federal Research Centre for Forestry and Forest Products (BFH). 408 p.

КОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ФИТО- И МИКОЦЕНОЗОВ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

В. Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН

143030, Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское. E-mail: lesoved@mail.ru

Ключевые слова: *коэволюция, лесные биогеоценозы, грибные комплексы.*

Коэволюция в любой биосистеме предполагает длительное во времени совместное развитие ее консортов как из числа автотрофов, так и из числа гетеротрофов, в ходе которого в системе, а в нашем случае в лесном сообществе, между консортами вырабатываются устойчивые взаимозависимые связи. Эти связи образуют своего рода «нервную систему» сообщества, с помощью которой осуществляется постоянное управление процессами, обеспечивающими движение лесного сообщества к состоянию наивысшего баланса этих связей, то есть баланса между автотрофами, накапливающими биомассу, и гетеротрофами, утилизирующими ее. Как известно в лесоведении, геоботанике этому состоянию дали название «климакса» (Clements, 1934) или, по выражению В. Н. Сукачева (1972), «полной выработанности». Сложившиеся в ходе эволюции в лесных экосистемах связи с позиций человека можно расценивать как закономерности. Изучение этих закономерностей представляется перманентно актуальным и весьма важным как в теоретическом аспекте познания законов природы, так и в практике лесного дела.

Понятно, что базовыми для изучения законов коадаптации в лесном биогеоценозе должны быть приняты коренные леса эволюционного развития, девственные, не подвергавшиеся воздействию факторов деста-

билизации структур, тем более антропогенного происхождения. Именно такие леса выделялись для наших исследований.

Краткая методика исследований. Многолетние исследования (более 40 лет) проводились в лесных массивах коренных лесных формаций всех зон растительности на Русской равнине — от лесостепи до подзоны северной тайги и лесотундры. Выделялись биогеоценозы, неподвергавшиеся воздействию факторов дестабилизации, различных лесоводственных и динамических показателей. Закладывались постоянные и временные пробные площади, на которых проводились лесоводственные описания биогеоценозов, состояния деревьев и древостоев, сплошное бурение для выяснения возрастов и гнилевых фаутов деревьев, анализ возобновительных структур, учет древесного отпада по стадиям разложения, картирование деревьев и валежа, определение грибов дереворазрушающего комплекса биотрофов на живых деревьях и ксилотрофов, разлагающих валеж. Запасы древесного отпада переводились в фитомассу стволовой древесины и далее в массу продуктов ксилолиза при его разложении. Таким образом, экспериментальная база составила около 500 пробных площадей, что обеспечило уверенность в доказательности выводов. В коротком сообщении нельзя привести данные по всем пробным площадям, поэтому для этого сообщения мы ограничились ельниками таежной зоны и средними величинами из 20 пробных площадей в каждой подзоне тайги, которые явились базовыми для изучения других показателей — состояния древостоев, объемов древесного отпада, выделяющихся продуктов ксилолиза при его разложении. Фитомасса древостоев и валежа рассчитывалась с применением конверсионных коэффициентов для ельников 3 широтных полос (Замолодчиков и др., 2003). Стадии ксилолиза валежа приведены по разработанной нами шкале (Стороженко, 1990, 1992, 2007). Расчет продуктов ксилолиза определялся по формуле ксилолиза В. А. Соловьева (1992) — 100(древесины) + 138.4(O_2) = 182.6(CO_2) + 55.8(H_2O) + 19.89 кДж $г^{-1}$.

Экспериментальная часть. Для выяснения коэволюционных зависимостей консортов в сфере автотрофов и гетеротрофов базовыми должны являться особенности структурного строения фитоценозов как основы для деятельности гетеротрофов. В составе гетеротрофов мы изучаем комплекс дереворазрушающих грибов, которые являются основным консортом, осуществляющим более чем на 90 % разложение отмершей (ксилотрофы) и частично живой (биотрофы) биомассы лесных сообществ. Структуры коренных ельников конкретных биогеоценозов различных динамических характеристик описаны нами ранее (Стороженко, 2007; и др.). Анализ всего объема экпериментальной базы пробных площадей показал, что полностью отвечающих структуре климаксовых сообществ среди них практически нет, но близких к этому состоянию биогеоценозов довольно много. Если определенную часть пробных площадей, входящих в один типологический ряд в каждой зоне растительности, представить в виде одной большой пробной площади с объединенным массивом полученных на них экспериментальных данных, то получится один усредненный для каждой зоны растительности большой по размерам и по набору экспериментального материала массив елового леса, на котором можно получить данные по характеристикам биогеоценозов определенного типологического ряда в каждой зоне растительности. Проделав такую работу с 20-ю пробными площадями в ельниках каждой подзоны тайги, мы получили участки лесных территорий еловых древостоев размером от 8.5 га на границе северной части зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги до 2.5 га в подзоне северной тайги, обладающие усредненными лесоводственными характеристиками для каждой подзоны и группы древостоев наиболее распространенных типологических рядов (табл. 1).

Таблица 1

Средние значения лесоводственных показателей объединенных пробных площадей в еловых биогеоценозах различных подзон тайги

Подзона тайги	Состав	Тип леса	Средний возраст	Бонитет	Полнота	Подлесок	Подрост, тыс. шт. • $га^{-1}$	Покров	Древесный отпад	
									Текущий % от V древостоя	Валеж, $м^3$•$га^{-1}$
Граница*	8Е2Б+Ос	Кис-нем-черн.	148	1	0.75	Рб,Лп, Кл	Е~ 4	Кисл, черн, пап, ртр	7.6± 0.5	138±26.8
Южная тайга	8Е2Б+ Ос,Лп,	Кис-щит.	143	1	0.8	Рб,Лп, Кл	Е~3	Пап, черн,. кисл, майн,	6.8±0.5	94±13
Средняя тайга	9Е1Б+Ос	Черн	146	Ш	0.7	Рб,Лп,	Е~3	Черн, мхи	10.2±0.4	63,±8
Северная тайга	10Е+Б, Ос,С	Черн-мор-мш	190	1У	0.6	Рб,Б,Ос	Е~1.5	Черн, вод, сф, мор.	13.0±0.4	55±5

Примечание. * — здесь и в табл. 2, 3, 4, 5 граница северной части зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги. Кис — кислица; черн — черника; пап — папоротники; ртр — разнотравье, вод — водяника, майн — майник, мор — морошка, мш — мхи.

Для каждого объединенного участка также вычислялись усредненные показатели объемов деревьев в относительном выражении и в фитомассе фракции стволов по возрастным поколениям (табл. 2).

Из приведенных данных видно, что ельники всех подзон тайги имеют абсолютно-разновозрастные структуры древостоев, но относительные величины количества деревьев и абсолютные величины объемов

фитомассы в возрастных поколениях имеют колебания по поколениям, что подтверждает вывод о том, что даже в девственных разновозрастных лесах среди изученных биогеоценозов абсолютно климаксовых сообществ практически нет, но близких к этому состоянию много и представленные средние величины возрастных структур можно признать типичными для коренных лесных сообществ.

Таблица 2

Средние значения показателей распределения деревьев по возрастным поколениям в коренных ельниках подзон тайги, % / фитомасса стволов, т га$^{-1}$

Подзона тайги	Запасы древостоев, м^{3}га$^{-1}$ т га$^{-1}$	Объем деревьев в возрастных поколениях								Всего, %
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	
Граница	423	0.2	3.8	19.1	24.6	19.3	18.7	14.1	0.2	100
	191	0.4	7.3	36.5	47.0	36.8	35.6	27.0	0.4	191
Южная тайга	400	0.5	4.2	7.7	21.8	21.4	12.0	32.1	0.3	100
	181	0.9	7.6	13.9	39.5	38.8	21.8	58.0	0.5	181
Средняя тайга	338	0.1	4.4	27.4	33.1	16.0	10.6	8.3	–	100
	150	0.2	6.6	41.1	49.8	24.0	15.9	12.4		230
Северная тайга	176	Подрост		23.1	14.9	20.7	13.5	16.8	11.0	100
	80			18.3	12.0	16.6	10.9	13.4	8.8	80

Структура коренных разновозрастных лесов неразрывно связана с их состоянием. Наиболее, по выражению В. Н. Сукачева, «выработанные», то есть климаксовые леса должны обладать наиболее сбалансированными структурами, которые описываются наиболее оптимальными для функционирования лесов показателями состояния древостоев фитоценоза.

Показатели состояния коренных ельников дают информацию о динамике ослабления древостоев и накопления древесного отпада в процессах сохранения баланса между приростом биомассы фитоценоза, накоплением древесного отпада и скоростью его разложения дереворазрушающими грибами ксилотрофного комплекса. Древесный отпад разделяется на текущий древесный отпад (ТДО) и валеж.

Понятием «текущий древесный отпад» определяется та часть древесного полога биогеоценоза, которая в результате отмирания некоторой части деревьев выходит из состава автотрофного комплекса биогеоценоза, т. е. его продуцентов. Основным качественным признаком перехода деревьев из категории продуцентов в категорию древесного отпада служит прекращение в них фотосинтезирующих и метаболических процессов. Валежом мы называем ту часть деревьев древесного отпада, которая вышла из состава древостоя и находится в горизонтальном положении на площади лесного биогеоценоза. К нему же относятся и зависшие на соседних деревьях стволы. Древесный отпад странным образом до настоящего времени в структуре лесного биогеоценоза никак не отражен. Он не может входить в состав фитоценоза и не выделяется как элемент лесной подстилки. В то же время он обладает всеми чертами ценотической структуры. Доказательства возможности придания древесному отпаду статуса ценотической структуры мы привели в других публикациях. В табл. 3 приведены средние значения показателей состояния коренных ельников по зонам растительности.

Таблица 3

Средние значения категорий состояния деревьев коренных ельников тайги (баллы в %)

Подзоны тайги	Внешне здоровые, 1	Ослабленные, 2	Сильно ослабленные, 3	Усыхающие 4	Свежий сухостой, 5	Старый сухостой, 6	Суммарная величина ТДО
Граница	58.6±1.8	27.5±1.9	6.3±0.5	**1.9±0.3**	**0.4±0.1**	**5.3±0.9**	7.6
Южная тайга	57.8±2.1	29.6±2.0	5.8±0.5	**2.0±0.3**	**0.4±0.1**	**4.4±0.9**	6.8
Средняя тайга	51.8±1.8	27.0±1.7	11.0±1.0	**4.0±0.5**	**1.1±0.4**	**5.1±0.4**	10.2
Северная тайга	51.2±1.8	25.8±1.6	10.0±1.2	**2.0±0.3**	**1.0±0.1**	**10.0±1.8**	13.0

Примечание. Выделенным шрифтом отмечены показатели текущего древесного отпада.

Процессы ослабления в коренных девственных биогеоценозах, как видно из данных таблицы, протекают практически с одинаковой интенсивностью с некоторым увеличением интенсивности отпада в ельниках северной тайги. Можно допустить, что именно такие соотношения деревьев в категориях состояния характерны для климаксовых ельников. В фазах дигрессии величина ТДО значительно возрастает, в фазах демутации она напротив уменьшается.

Текущий древесный отпад, выходя из состава древостоя, совместно с ветровалом и буреломом, поступившим из состава деревьев других категорий состояния, образуют валеж, который в трофических цепях лесного сообщества переходит в сферу деятельности консументов и далее редуцентов, т. е. становится субстратной основой грибного дереворазрушающего комплекса лесного биогеоценоза. Не надо доказывать, что валеж имеет огромное значение в функционировании лесных биогеоценозов, являясь значительной по объему фракцией в расходной цепи круговорота вещества и энергии.

Факторами отпада и образования валежа, как и текущего древесного отпада, в коренных разновозрастных, в т. ч. девственных древостоях, являются естественное изреживание в результате отмирания деревьев,

относящихся к различным возрастным поколениям, конкурентные отношения, осложняющиеся колебаниями гидрометеоусловий, поражение грибными возбудителями, вызывающими гнили стволов и корней. По нашим данным более 85 % деревьев валежа и бурелома в таких лесах имеют гнили стволов и корней, которые в большинстве случаев являются причинами их усыхания и вывала.

Связанные с разложением древесного отпада процессы выделения продуктов ксилолиза и участие этих процессов в круговороте вещества и энергии в лесных экосистемах приобрели особую актуальность лишь во второй половине прошлого века в связи с обострившимися проблемами глобального изменения климата, газового состава атмосферы в результате неконтролируемого использования природных ресурсов и техногенным загрязнением планеты. В настоящее время исследования в этом направлении вошли в число приоритетных для многих научных центров экологического направления, как в России, так и за рубежом. Наши исследования в этой области начаты еще в 80-х прошлого века, когда была разработана первая шкала стадий разложения валежа ели. В последствии она верифицирована исследованиями других авторов. В табл. 4 приведены средние значения объемов и фитомассы валежа в коренных ельниках по подзонам тайги.

Таблица 4

Средние значения объемов стволов и фитомассы валежа по стадиям разложения в ельниках подзон тайги (объемы, $м^3га^{-1}$- фитомасса, т $га^{-1}$)

Подзона тайги	Объемы отпада	В т. ч. по стадиям разложения					Средняя стадия разложения
		1 До 3 лет	2 3–20 лет	3 25–30 лет	4 35–40 лет	5 45–50 лет	
Граница	138.0–62.4	0.9–0.4	44.6–20.2	46.5–21.0	28.5–12.9	17.5–7.9	3.2
Южная тайга	93.6–42.3	2.1– 0.9	36.5–16.5	15.6–7.2	17.4–7.8	22.0–9.9	3.2
Средняя тайга	63.3–28.1	6.9–3.1	17.9–7.9	12.4–5.5	8.2–3.6	17.7–7.9	3.2
Северная тайга	55.2–25.2	1.2–0.5	18.4–8.4	20.5–9.4	7.4 –3.4	7.7– 3.5	3.0

Неравномерность поступления древесного отпада во фракцию валежа характеризует биогеоценозы как сообщества не вполне отвечающие понятию климаксового леса несмотря на довольно большие площади экспериментальных участков девственного леса. Тем не менее такие величины можно признать наиболее приближенными к показателям состояния коренных эволюционно формирующихся ельников. Весомым подтверждение этому являются почти идентичные величины средней стадии разложения валежа по подзонам тайги.

Расчет продуктов ксилолиза, выделяющихся при разложении древесного отпада, может проводиться двумя путями. Один путь основан на расчете продуктов ксилолиза, выделяющихся из всего объема валежа, подсчитанного на определеной площади без разделения его на стадии разложения, как единовременное действие. В этом случае сам процесс разложения не принимается во внимание. Второй путь основан на расчете величин потери веса древесиной в процессе ее разложения грибами ксилотрофного комплекса, т. е. по стадиям разложения, с использованием коэффициентов плотности древесины. В нашем случае мы применили первый путь, и итоги его использования представлены в табл. 5.

Таблица 5

Масса продуктов ксилолиза, выделяющихся при разложении средних объемов валежа

Подзоны тайги	Фитомасса валежа, т $га^{-1}$	Продукты ксилолиза		
		CO_2, т $га^{-1}$	H_2O, т $га^{-1}$	Q, кДж $т^{-1}$
Граница	62.4	113.9	34.8	$12.4 \cdot 10^6$
Южная тайга	42.3	77.2	23.6	$8.4 \cdot 10^6$
Средняя тайга	28.1	51.3	16.6	$5.6 \cdot 10^6$
Северная тайга	25.2	46.0	14.1	$5.0 \cdot 10^6$

Приведенные в таблице величины мы определяем как типичные для коренных разновозрастных еловых сообществ, обладающих усредненными для массивов еловых лесов лесоводственными и санитарными характеристиками. Эти сведения можно расценивать как гипотетические, но близкие к показаниям климаксовых сообществ и использовать как эталонные для сравнения в лесами других структур и другого назначения.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ 09-04-00216-а и Программы АН РАН «Биологическое разнообразие».

Список литературы

Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И., Честных О. В. 2003. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу основных лесообразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск. В. 2(32). С. 119–127. — *Соловьев В. А.* 1992. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М. — *Стороженко В. Г.* 1990. Датировка разложения валежа ели // Экология. № 6. С. 66–69. — *Стороженко В. Г.* 2007. Устойчивые лесные сообщества. М. 190 с. — *Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И.* 1992. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М. 220 с. — С*укачев В. Н.* 1972. Избранные труды. Л. Т. 1. 343 с. — *Clements F. E.* 1936. Nature and structure of the climax // Ecol. Vol. 21. N. 1. 462 p.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ С РАЗНОЙ ДАВНОСТЬЮ ПОЖАРА

А. А. Субботина, В. В. Горшков, Н. И. Ставрова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: lekushka@bk.ru

Ключевые слова: *береза пушистая, ценопопуляции, структура, сукцессии, северная тайга.*

В северотаежных еловых лесах береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. произрастает как в виде одиночных особей, преимущественно семенного происхождения, так и в виде групп — клональных колоний (Диагнозы и ключи..., 1989), включающих семенные особи и (или) парциальные образования порослевого происхождения (последние далее для краткости тоже именуются как «особи»). Эти элементы пространственной структуры ценопопуляций березы пушистой (ценопопуляционные локусы) различаются по числу формирующих их особей и внутренней структуре (размерной, возрастной, онтогенетической). В немногочисленных исследованиях, касающихся структурной организации ценопопуляций видов рода *Betula* в европейских лесах (Горшков и др., 2005; Уланова и др., 2005; Ставрова и др., 2010), особенности структуры ценопопуляционных локусов и характер их динамики в процессе сукцессий не рассматривались.

Цель работы состояла в исследовании структуры ценопопуляционных локусов *Betula pubescens* в северотаежных еловых лесах с различной давностью пожара.

Исследования выполнены на территории Кольского полуострова на 3 постоянных пробных площадях размером 0.10–0.15 га, относящихся к типу леса ельник кустарничково-зеленомошный и имеющих давность последнего пожара 8, 143 и 360 лет. На пробных площадях для каждого ценопопуляционного локуса *Betula pubescens* было определено общее количество особей, а также число особей, относящихся к 3 основным компонентам ценопопуляций: древостою (особи с диаметром на высоте 1.3 м более 4 см), крупному подросту (особи с диаметром на высоте 1.3 м менее 4 см) и мелкому подросту (особи высотой менее 1.3 м). Сравнение средних значений параметров ценопопуляционных локусов проводилось с использованием критерия Манна-Уитни (Z), сравнение распределений — на основе критерия Колмогорова–Смирнова (D). Для оценки характера распределений использованы коэффициент асимметрии (As) и индекс выравненности Пилу (E):

$$E = H / \ln N, \;\; H = \sum_{i=1}^{N} s_i * \ln s_i ,$$

где s_i — доля участия в составе ценопопуляции локусов с i-м числом особей, N — общее число градаций числа особей.

Средние значения общего числа особей и числа особей древостоя, крупного и мелкого подроста в ценопопуляционных локусах березы пушистой в 3 исследованных сообществах достоверно различаются ($Z=2.345–5.525$, $p<0.02$). Общее число особей березы в локусах при давности пожара 8, 143 и 360 лет составляет в среднем соответственно 9.0±0.7, 4.9±0.4 и 3.4±0.4 экз.; число деревьев — 0.01±0.01, 0.8±0.1 и 0.5±0.1 экз.; число особей крупного подроста — 0.9±0.2, 1.5±0.1 и 1.2±0.2 экз.; мелкого подроста — 8.1±0.6, 2.6±0.2 и 1.8±0.2 экз. Процентное соотношение деревьев, крупного и мелкого подроста в составе ценопопуляционных локусов в сообществе с давностью пожара 8 лет составляет соответственно 0.2, 9.8 и 90 %. В последующий период оно существенно трансформируется, а в интервале от 140 до 360 лет после пожара остается стабильным, составляя в среднем 15, 32 и 52 %.

Распределение общего числа особей в ценопопуляционных локусах березы пушистой в 3 исследованных сообществах достоверно различается ($D = 0.262–0.399$, $p<0.001$). Для начальной стадии сукцессии (8 лет после пожара) характерен максимальный диапазон (1–57 особей) и максимальная равномерность распределения локусов по градациям общего числа особей (рис. 1, А, *1*). В соответствии с этим распределение имеет выраженную положительную асимметрию ($As=2.55$) и одновременно высокую степень выравненности ($E=0.88$). На промежуточной стадии сукцессии (143 года после пожара) диапазон значений общего числа особей в ценопопуляционных локусах сокращается в 3 раза (1–19 особей), что приводит к уменьшению асимметрии распределения ($As=1.38$), несмотря на возрастание (до 27 %) доли локусов, состоящих из одной особи (рис. 1, Б, *1*). На заключительной стадии сукцессии (360 лет после пожара) диапазон общего числа особей березы пушистой в составе ценопопуляционных локусов вновь увеличивается (1–32 особи), а моночленные локусы становятся доминирующими: их доля достигает ~65% (рис. 2, *1*). Распределение приобретает резко выраженную асимметричность ($As=3.06$) и неравномерность ($E=0.51$).

Особи березы пушистой, относящиеся к господствующей части ценопопуляций (древостою) в сообществе с давностью пожара 8 лет, единично представлены лишь в 2 % ценопопуляционных локусов (рис. 1, А, *2*). Распределение отличается крайней степенью положительной асимметрии ($As=8.77$) и неравномерности ($E=0.10$). На промежуточной стадии сукцессии максимальное число деревьев в составе локусов составляет 6 экз. Деревья входят в состав 45 % ценопопуляционных локусов, при этом более половины из них включают 1 дерево (рис. 1, Б, *2*). Степень асимметрии распределения ($As=1.95$) по сравнению с начальной стадией сукцессии резко уменьшается, а степень выравненности возрастает ($E=0.62$). На позд-

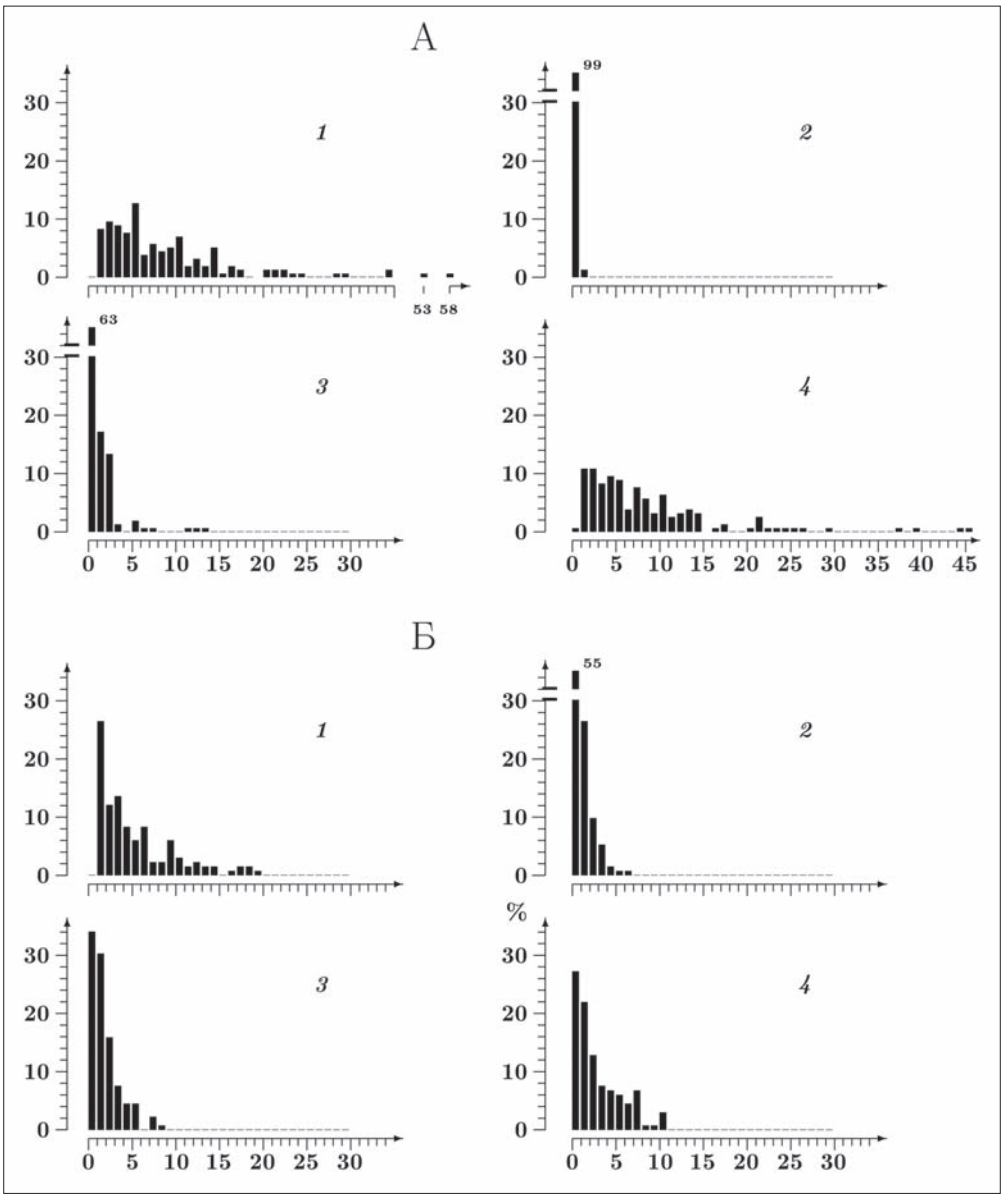


Рис. 1. Распределение ценопопуляционных локусов березы пушистой в сообществах с давностью пожара 8 (А) и 143 года (Б) по общему числу особей (*1*), числу особей древостоя (*2*), крупного (*3*) и мелкого (*4*) подроста.
По осям абсцисс — число особей, экз. По осям ординат — доля локусов, %.

ней стадии сукцессии распределение числа деревьев в составе ценопопуляционных локусов березы пушистой вновь существенно изменяется (D=0.230, p<0.005). Диапазон значений рассматриваемого показателя (0–7 особей) сохраняется, однако значительно увеличивается (до 80 %) доля локусов, в составе которых деревья отсутствуют (рис. 2, *2*). Степень положительной асимметрии распределения вновь возрастает (As=2.93), а выравненность снижается (E=0.42).

Число особей крупного подроста в составе ценопопуляционных локусов березы пушистой на ранней стадии сукцессии варьирует от 0 до 13. Преобладают (~65 %) локусы, в которых нет крупного подроста, и около 30 % — включают 1–2 экземпляра (рис. 1, А, *3*). В связи с этим распределение крупного подроста отличается выраженной положительной асимметрией (As=4.08) и неравномерностью (E=0.50). На промежуточной стадии сукцессии характер распределения крупного подроста в ценопопуляционных локусах березы меняется (D=0.290, p<0.001). Снижается его максимальное количество (до 8 экз.) и одновременно уменьшается доля локусов (до ~35 %), в составе которых нет крупного подроста (рис. 1. Б, *3*). Распределение становится менее асимметричным (As=1.60) и более выровненным (E=0.78). На поздней стадии сукцессии характер распределения крупного подроста в составе ценопопуляционных локусов березы пушистой вновь изменяется (рис. 2, *3*): по существу происходит возвращение к распределению, наблюдавшемуся на ранней стадии сукцессии (D=0.088, p>0.10).

Характер распределения числа особей мелкого подроста березы в составе ценопопуляционных локусов в 3 исследованных сообществах различен (D=0.304–0.398, p<0.001). На ранней стадии сукцессии распределение имеет наиболее широкий диапазон (0–45 особей) и наибольшую степень равномерности

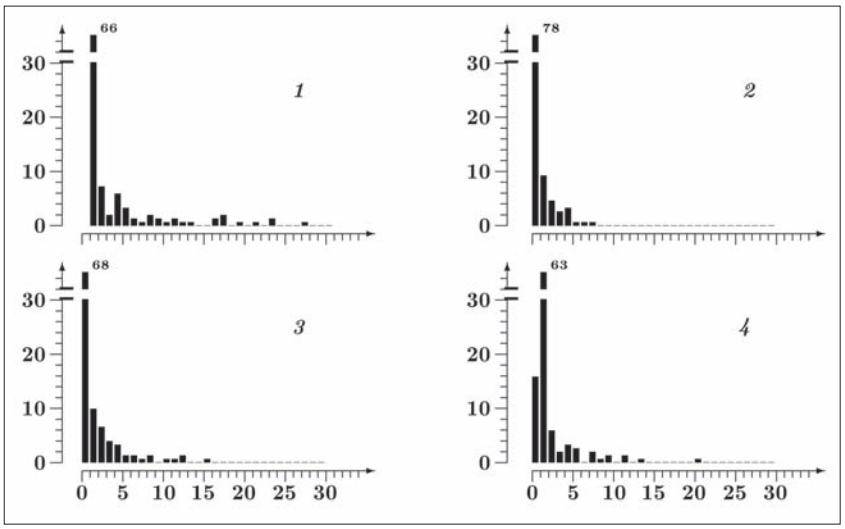


Рис. 2. Распределение ценопопуляционных локусов березы пушистой по общему числу особей (*1*), числу особей древостоя (*2*), крупного (*3*) и мелкого (*4*) подроста в сообществе с давностью пожара 360 лет.
По осям абсцисс — число особей, экз. По осям ординат — доля локусов, %.

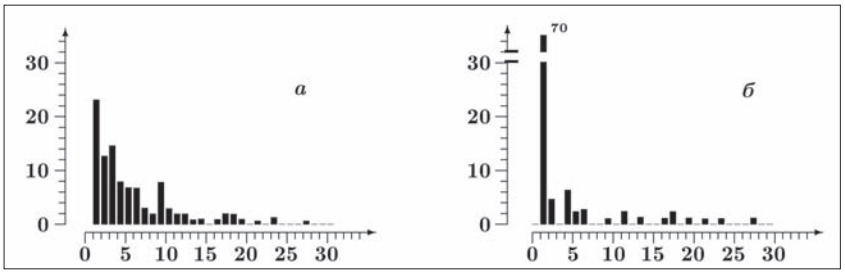


Рис. 3. Распределение запаса древесины березы пушистой по популяционным локусам с различным числом особей в сообществах с давностью пожара 143 года (а) и 360 лет (б).
По осям абсцисс — число особей, экз. По осям ординат — доля запаса, %.

(рис. 1, А, *4*). Однако при этом доминируют (75 %) локусы, включающие от 1 до 10 экземпляров мелкого подроста, в связи с чем распределение при высоком индексе выравненности (E=0.86) отличается выраженной положительной асимметрией (As=2.28). На промежуточной стадии сукцессии максимальная численность мелкого подроста в составе ценопопуляционных локусов резко уменьшается (до 12 экз.) и одновременно возрастает (до ~30 %) доля локусов, в составе которых нет мелкого подроста (рис. 1, Б, *4*). Это приводит к уменьшению степени асимметрии (As=1.26) при относительно высокой выравненности распределения (E=0.83). На поздней стадии сукцессии вновь отмечается увеличение максимальной численности мелкого подроста березы в составе локусов (до 20 особей). Доля локусов, в составе которых нет мелкого подроста, является низкой — 15 %, абсолютно доминирующими (65 %) становятся локусы, включающие 1 экземпляр мелкого подроста (рис. 2, *4*). В связи с этим по сравнению с промежуточной стадией сукцессии значительно увеличивается степень асимметрии (As=3.81) и снижается выравненность распределения (E=0.53).

Распределение запаса древесины березы пушистой по ценопопуляционным локусам, сформированным разным числом особей, на промежуточной стадии сукцессии является значительно более равномерным, чем на поздней стадии (рис. 3, *а, б*). В обоих случаях большая часть запаса приходится на локусы, состоящие из одной особи (с большой долей вероятности семенного происхождения). Однако при давности пожара 143 года в них сосредоточено около 25% общего запаса, а при давности пожара 360 лет — 70 %. Это позволяет говорить, во-первых, о том, что особи семенного происхождения отличаются лучшим ростом. Во-вторых, о том, что на поздней стадии сукцессии для роста одиночных семенных особей создаются наиболее благоприятные условия, поскольку в результате начавшегося процесса оконной динамики в сообществе появляются участки с пониженной напряженностью корневой конкуренции.

Основные заключения

В первой половине сукцессионного периода (до 140 лет после пожара) происходит формирование и стабилизация общей структуры ценопопуляционных локусов березы пушистой. Монокомпонентная структура начальной стадии сукцессии, отличающаяся абсолютным доминированием (90 %) мелкого подроста, трансформируется в поликомпонентную со средней долей деревьев, крупного и мелкого подроста соответственно 15, 32 и 52 %.

Для начальных стадий сукцессии характерны максимальный диапазон и максимальная хаотичность распределения ценопопуляционных локусов березы пушистой по числу особей, а также наиболее низкое компонентное разнообразие локусов.

Промежуточные стадии сукцессии отличаются наиболее узким диапазоном числа особей в ценопопуляционных локусах, наиболее высокой долей локусов с участием особей древостоя (45 %) и крупного подроста (65 %). Произрастание в группах в большей степени характерно для крупного и мелкого подроста (соответственно 94 и 97 % особей) и в меньшей — для деревьев (86 % особей).

Для заключительных стадий сукцессии характерны относительно широкий диапазон и наибольшая степень упорядоченности распределения ценопопуляционных локусов березы пушистой по числу фор-

мирующих их особей. Произрастание в группах наиболее характерно для деревьев и крупного подроста (95 % особей) и менее характерно для мелкого подроста (77 % особей).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-01664).

Список литературы

Горшков В. В., Катютин П. Н., Ставрова Н. И. 2005. Структура популяций *Betula pubescens* (*Betulaceae*) в северотаежных лесных сообществах с различной давностью нарушения // Раст. ресурсы. Т. 41. Вып. 2. С. 1–17. — *Диагнозы* и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Ред. О. В. Смирнова. М., 1989. 105 с. — *Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н.* 2010. Динамика виталитетной структуры ценопопуляций *Picea obovata* и *Betula pubescens* в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Бот. журн. Т. 95. № 11. С. 1550–1566. — *Уланова Н. Г., Жуковская О. В., Куксина Н. В., Демидова А. Н.* 2005. Структура и динамика популяции березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth) в наземновейниковых фитоценозах сплошных вырубок ельников в Костромской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 110. Вып. 5. С. 27–35.

ДИНАМИКА ВОССТАНОВЛЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛИШАЙНИКОВ В СОСНЯКЕ ЗЕЛЕНОМОШНОМ ПОСЛЕ НИЗОВОГО ПОЖАРА 1994 г. В ЗАПОВЕДНИКЕ «КИВАЧ» (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

В. Н. Тарасова[1], В. В. Горшков[2], И. А. Жулай[1]

[1] Петрозаводский государственный университет
185910, Республика Карелия, Петрозаводск, пр. Ленина, 33. E-mail: vika18@sampo.ru

[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2.

Ключевые слова: *лесные пожары, динамика, видовое разнообразие, лишайники, сосновые леса, Карелия.*

В настоящее время лесные пожары являются одним из самых распространенных типов нарушений растительных сообществ таежной зоны. Современная периодичность возникновения пожаров в Карелии составляет, в среднем, 20–70 лет (Горшков, 1998; Громцев, 2007). Изучению послепожарной динамики растительных сообществ северо-запада России посвящено большое количество работ (цит. по: Громцев, 2007). Установлены основные закономерности послепожарного восстановления и время стабилизации основных характеристик растительного покрова хвойных лесов Европейского Северо-Запада (Горшков и др., 2009). Работы по изучению послепожарного восстановления эпифитного лишайникового покрова единичны (Горшков, Тарасова, 2000). Практически неизученным остается общее биоразнообразие лишайников, изменяющееся с увеличением давности пожара. Многолетние исследования на стационарных пробных площадях дают более детальное представление о начальных стадиях восстановления лишайников и роли этих организмов в восстанавливающихся экосистемах.

Материал и методика. Работа выполнена в сосняке брусничном лишайниково-зеленомошном на территории заповедника «Кивач» (62.20° с. ш., 34° в. д.). Летом 1994 г. в данном сообществе, расположенном в Сопохском бору (кв. 25), возник локальный низовой пожар средней интенсивности (с высотой пламени 1.5–2 м) на площади около 0.1 га, который был вскоре затушен. Древесный ярус, на 100 % представленный сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), во время пожара поврежден не был. Вследствие высокой пожароустойчивости, выживаемость деревьев сосны возрастом более 100 лет при низовых пожарах составляет 85–100 % (Молчанов, 1954; Корчагин, 1954, Горшков и др., 2004). Возраст деревьев в изученном сообществе варьирует от 144 до 284 лет. В результате пожара были полностью уничтожены подчиненные ярусы и компоненты сообщества: лесная подстилка, мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый покров, подрост сосны, а также эпифитные лишайники на стволах деревьев до верхней границы пламени.

На месте пожара в 1998 г. была заложена постоянная пробная площадь (№ 29а) размером 25×25 м и выполнено ее полное геоботаническое описание, включающее в себя регистрацию общих характеристик сообщества, характеристик древесного яруса, эпифитного и напочвенного покровов согласно общепринятой методике (Методы…, 2002). Эпифитный лишайниковый покров стволов сосны изучали при помощи рамки 10×20 см на высоте 0 и 130 см от поверхности земли с 4-х сторон света. Напочвенный покров исследовали на постоянных учетных площадках 1×1 м, расположенных блоками по 4. Всего было выполнено 160 описаний эпифитного лишайникового покрова и 24 описания напочвенного покрова. В описаниях регистрировали число видов, общее проективное покрытие, а также покрытия отдельных видов. В 2005 г. и в 2009 г. были выполнены повторные описания данной пробной площади. В 2010 г. в этом же типе леса, в 10–30 м от площади № 29а, но за пределами контура пожара 1994 г., была заложена контрольная пробная площадь (№ 29б) и выполнено ее описание. Давность последнего пожара здесь составила 100 лет. В данной работе анализируется видовое разнообразие лишайников эпифитного и напочвенного покровов после пожаров 1994 г. и 1910 г.

Результаты исследований. Согласно полученным результатам, спустя 4 года после пожара на обугленных стволах деревьев сосны встречаются мелкие, размером 1–2 мм, молодые талломы всего 2-х видов лишайников. Это листоватые эврисубстратные широкораспространенные виды — *Hypogymnia physodes* и *Parmeliopsis ambiqua*. Их покрытие очень мало и не превышает в сумме 0.02 % (табл. 1). В напочвенном покрове лишайники еще не встречаются, и восстановление мохово-лишайникового яруса начинается только с одного вида мха — *Polytrichum* sp., среднее покрытие которого составляет около 4 % (табл. 2).

Через 11 лет после пожара видовой состав эпифитных лишайников существенно пополняется и уже насчитывает 12 видов. Таким образом, за 7 лет видовой состав лишайников увеличивается в 6 раз. Среднее общее проективное покрытие составляет около 1.5 %, среднее число видов в описании — 1.8 (табл. 1). На стволах доминируют листоватые лишайники *Hypogymnia physodes* и *Parmeliopsis ambiqua*, а также накипные *Hypocenomyce scalaris*, *Trapeliopsis flexuosa* и кустистые виды рода *Cladonia.* Последние часто представлены лишь первичными, вследствие чего трудно идентифицируемыми в видовом отношении, слоевищами. Из облигатных кустистых эпифитов встречаются редкие, очень мелкие (1–2 мм) талломы *Bryoria* sp., видовую принадлежность которых определить также затруднительно. В формировании мохово-лишайникового яруса участвуют 13 видов лишайников. Общее покрытие яруса составляет около 17 %, при этом на долю лишайников приходится около 30 % покрытия, на долю мхов — 70 % (табл. 2). В покрове доминируют шиловидные, сцифовидные виды рода *Cladonia*, с хорошо развитыми горизонтальными талломами, поселяющиеся на обугленной подстилке, древесных остатках и на коре у основания стволов деревьев. Интересно отметить, что на начальных стадиях восстановления на почве в этих условиях встречается накипной вид — *Trapeliopsis granulosa*, который затем вытесняется листоватыми и кустистыми видам лишайников.

Таблица 1

Средние значения характеристик эпифитного лишайникового покрова в сосняке зеленомошном с различной давностью последнего пожара в заповеднике «Кивач» (Карелия)

Характеристики	Давность пожара, число лет			
	4	**11**	**15**	**100**
Общее число видов, ед.	2	12	28	34
Среднее число видов в описании, ед.	0.45	1.79	3.19	4.39
Среднее общее покрытие, %	0.02	1.47	3.34	18.01
Проективное покрытие отдельных видов лишайников, %:				
Bryoria capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw.	0	0	0	0.02
B. fremontii (Tuck.) Brodo et D. Hawksw.	0	0	0	0.01
B. furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	0	0	0	0.22
B. fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	0	0	0	0.23
Bryoria sp.	0	0.01	<0.01	0
Calicium parvum Tibell	0	0	0	0.01
Chaenotheca ferruginea (Turner ex Sm.) Mig.	0	0	0	0.01
C. trichialis (Ach.) Th.Fr.	0	0	0	0.01
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot.	0	0.04	0.07	0.01
C. bacilliformis (Nyl.) Glück.	0	0	0.03	0.22
C. botrytes (K. G. Hagen) Willd.	0	0	0.03	0.02
C. cenotea (Ach.)Schaer.	0	0	0.10	0.97
C. coniocraea (Flörke) Spreng	0	0.01	0.05	0.08
C. cornuta (L.) Hoffm.	0	0	0.04	0.03
C. crispata (Ach.) Flot.	0	0.02	0.02	0.24
C. deformis (L.) Hoffm.	0	0	0.20	0.98
C. digitata (L.) Hoffm.	0	0	0.01	0.29
C. fimbriata (L.) Fr.	0	0	0	0.01
C. rangiferina (L.) F. H. Wigg.	0	<0.01	0.06	0.03
Cladonia sp.	0	0.14	0.22	0.08
C. subulata (L.) F. H. Wigg	0	0	0.02	0
Evernia mesomorpha Nyl.	0	0	<<0.01	0
Hypocenomyce friesii (Ach.)P. James et Gotth.Schneid.	0	0	0	0.06
H. scalaris (Ach.) M. Choisy	0	0.21	0.52	6.50
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.	0.02	0.43	0.39	2.97
H. tubulosa (Schaer.) Hav.	0	0	0.03	0
Imshaugia aleurites (Ach.) S.L. F. Meyer	0	0.01	0.01	0.71
Lepraria sp.	0	0	<<0.01	0.21
Loxospora elatina (Ach.) A. Massal.	0	0	0	0.03
Micarea melaena (Nyl.) Hedl.	0	0	0.01	0.07
Ochrolechia sp.	0	0	0.01	0.12
Parmeliopsis ambiqua (Wulfen.) Nyl.	<0.01	0.30	0.58	2.63
P. hyperopta (Ach.) Arnold	0	0	0.02	0.55
Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins et P. James	0	0	0.58	0
Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb.	0	0	0	0.51
Trapeliopsis flexuosa (Fr.) Coppins et P. James	0	0.28	0.33	0.04
T. granulosa (Hoffm.) Lumbsch	0	0	<0.01	0
Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale	0	0	<<0.01	<0.01
Usnea sp.	0	0	<<0.01	<0.01
U. subfloridana Stirt.	0	0	0	0.14
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	0	0.02	0.01	0

Спустя 15 лет после пожара видовое разнообразие эпифитов продолжает увеличиваться: за 4 года оно пополняется новыми 16 видами и уже составляет 28. Среднее общее проективное покрытие — более 3 %. Среднее число видов в описании — 3.3. Большая часть кладоний уже достаточно легко идентифицируется, их насчитывается 10. Как было показано ранее, восстановление большинства характеристик эпифитного покрова на стволах сосны в условиях южной Карелии наступает через 40 лет после пожара у основания дерева и через 70 лет на высоте 130 см от земли (Горшков, Тарасова, 2000).

Общее покрытие мохово-лишайникового яруса возрастает до 21 %, однако покрытие лишайников в нем слегка снижается и составляет менее 3 %. При этом видовое разнообразие лишайников остается неизменным, но покрытие многих видов (*Cladonia bacilliformis, C. botrytes, C. digitata, C. deformis*, а также накипного *Trapeliopsis granulosa*) заметно снижается (табл. 2).

Восстановление характеристик мохово-лишайникового яруса в зеленомошных сосновых лесах Кольского полуострова наблюдается через 90–100 лет (Горшков и др., 2009), следовательно, сосняк брусничный лишайниково-зеленомошный с давностью пожара 100 лет можно принять за сообщество, в котором лишайниковый покров и его характеристики находятся в стационарном состоянии.

В составе эпифитного лишайникового покрова стволов сосны в сообществе с давностью последнего пожара 100 лет насчитывается 34 вида, среднее общее покрытие которых составляет 18 %, что в 9 раз превышает покрытие в сообществе, поврежденном пожаром 1994 г. Главными отличительными чертами эпифитного покрова являются: 1) разнообразие кустистых облигатных эпифитных лишайников родов *Usnea* (*U. subfloridana, U. filipendula*) и *Bryoria* (*B. fuscescens, B. capillaris, B. furcellata*, в т. ч. и *Bryoria fremontii* — вида из Красной книги Республики Карелия, (2007) и Красной книги РСФСР (1988); 2) разнообразие накипных видов порядка *Caliciales* (*Calicium parvum, Chaenotheca ferruginea, C. trichialis*), многие из которых известны как индикаторы длительного непрерывного развития растительности (Holien, 1996); 3) значительное участие в эпифитном покрове *Platismatia glauca, Parmeliopsis hyperopta*, накипных видов *Loxospora elatina, Lepraria* sp., *Ochrolechia* sp. — видов, достаточно требовательных к режиму увлажнения.

Таблица 2

Средние значения характеристик мохово-лишайникового яруса в сосняке зеленомошном с различной давностью последнего пожара в заповеднике «Кивач» (Карелия)

Характеристики	Давность пожара, число лет			
	4	11	15	100
Общее покрытие яруса, %	4.2	17.57	21.22	87.08
Общее покрытие лишайников, %	0	5.38	2.85	13.34
Общее число видов лишайников, ед.	0	13	13	4
Среднее число видов лишайников в описании, ед.	0	5.33	6.88	1.88
Проективное покрытие отдельных видов лишайников, %:				
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot.	0	0.46	0.17	2.63
C. bacilliformis (Nyl.) Glück.	0	0.17	0.02	0
C. botrytes (K. G. Hagen) Willd.	0	0.50	0.19	0
C. cenotea (Ach.)Schaer.	0	0.25	0.11	0
C. coniocraea (Flörke) Spreng	0	0.13	0	0
C. cornuta (L.) Hoffm.	0	0.63	0.48	0
C. crispata (Ach.) Flot.	0	0.38	0.48	0
C. digitata (L.) Hoffm.	0	0.42	0.04	0
C. deformis (L.) Hoffm.	0	0.42	0.04	0
C. fimbriata (L.) Fr.	0	0.25	<0.01	0
C. gracilis (L.) Willd.	0	0.46	0.42	0
C. rangiferina (L.) F. H. Wigg.	0	0.71	0.61	8.75
C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda	0	0	0	1.08
C. subulata (L.) F. H. Wigg	0	0	<<0.01	0
Cladonia sp.	0	0.25	0	0
Cetraria islandica (L.) Ach.	0	0	0	0.88
Trapeliopsis granulosa (Hoffm.) Lumbsch	0	0.63	0.29	0
Проективное покрытие отдельных видов мхов, %:				
Pleurozium schreberi (Brid.)Mitt.	0	0.01	1.17	70.0
Polytrichum sp.	4.2	6.8	13.2	0
Dicranum polysetum Sw.	0	0.1	0.9	3.6
D. scoparium Hedw.	0	0	0	0.04
Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al.	0	0	0	0.1
Dicranum sp.	0	1.5	0	0
Sp. 1	0	3.5	3.1	0

Общее покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 87 %, а видовое разнообразие значительно меньше, по сравнению с восстанавливающимся сообществом. Здесь встречаются только 4 вида лишайников — это сильно разветвленные кустистые виды рода *Cladonia* с рано исчезающими горизонтальными талломами (*Cladonia arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris*), а также *Cetraria islandica*. Их общее покрытие составляет около 13 %. Доминантным видом мохово-лишайникового яруса является климаксовый вид *Pleurozium schreberi*, среднее покрытие которого составляет 70 %.

Таблица 3

Вклад лишайников разных экологических групп в общее биоразнообразие лихенобиоты в сосняке зеленомошном с различной давностью последнего пожара в заповеднике «Кивач» (Карелия)

Давность пожара, число лет	Общее число видов лишайников в сообществе	Число видов эпифитов		Число эпигеидов		Число общих видов среди эпифитов и эпигеидов
		всего	специфичных видов	всего	специфичных видов	
4	2	2	2	0	0	0
11	23	12	10	13	11	2
15	32	28	20	13	4	8
100	36	34	32	4	2	2

Таким образом, на первых стадиях (4–11 лет) восстановления лишайникового покрова в зеленомошных сосновых лесах с неповрежденным древесным ярусом после низовых пожаров вклад эпигейных и эпифитных видов в общее биоразнообразие лишайников одинаков (табл. 3). Спустя 15 лет после пожара постепенно возрастает роль эпифитных лишайников, среди которых появляется множество как специфичных облигатных, так и факультативных видов. Число специфичных видов в напочвенном покрове резко сокращается (табл. 3). В контрольном сообществе, при давности пожара 100 лет, отмечается максимум разнообразия эпифитных видов, при минимуме — эпигейных. Основная масса видового разнообразия эпигейных лишайников сосредоточена в основании стволов деревьев, являющихся для них своего рода «убежищами», в связи с чем общее биоразнообразие лишайников не уменьшается, а наоборот, поддерживается стабильно высоким в сообществах с большой давностью нарушения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-01664).

Список литературы

Горшков В. В. 1998. Бореальные лесные сообщества: формирование и восстановление стационарного состояния лесных экосистем после внешних нарушения // Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды: биотическая регуляция окружающей среды: Докл. междунар. семинара 12–16 октября 1998 г. ПетрГУ. Петрозаводск. Гатчина. С. 138–190. — *Горшков В. В., Ставрова Н. И., Баккал И. Ю.* 2009. Основные этапы восстановительной динамики северотаежных лесов // Динамика лесных сообществ северо-запада России. СПб. С. 204–228. — *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. № 2. С. 1–11. — *Горшков В. В., Тарасова В. Н.* 2000. Влияние лесных пожаров на эпифитный лишайниковый покров сосновых лесов южной Карелии // Раст. ресурсы. Т. 36. № 1. С. 18–29. — *Громцев А. Н.* 2007. Динамика коренных таежных лесов в европейской части России при естественных нарушениях // Актуальные проблемы геоботаники: III Всеросс. школа-конференция. Лекции. Петрозаводск. С. 283–301. — *Корчагин А. А.* 1954. Условия возникновения пожаров и горимость лесов европейского Севера // Уч. записки ЛГУ. Вып. 9. № 166. С. 183–322. — *Красная* книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск. 364 с. — *Красная* книга РСФСР: Растения. 1988. М. 591 с. — *Методы* изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с. — *Молчанов А. А.* 1954. Влияние пожаров на древостой. // Труды института Леса АН СССР. Т. 16. С. 314–335. — *Holien H.* 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the Caliciales in a suboceanic spruce forest area in central Norway // Lichenologist. Vol. 24(4). P. 315–330.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОМПЛЕКСНЫХ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В НАБЛЮДЕНИИ ЗА СЕЗОННЫМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Е. Ю. Терентьева

Уральский государственный педагогический университет
620219, Екатеринбург, пр. Космонавтов, 26. E-mail: eterent@ramblerl.ru

Ключевые слова: *фенология сообществ, методика фенологических наблюдений, феномониторинг, феноперiодизация.*

Сегодня, в эпоху компьютерных технологий, всеобщей математизации научных исследований необходим переход от качественных показателей к количественным, построению моделей изучаемых процессов. Отсюда следует вывод о целесообразности такого способа отражения фенологических материалов, который бы давал, с одной стороны, комплексную, с другой — краткую, удобную в обработке и в плане сравнения, статистически достоверную характеристику фитоценоза. Именно такой подход для оценки сезонного развития фитоценозов предложил в 1975 г. известный уральский фенолог В. А. Батманов в «Инструкции по составлению суммирующих фенологических характеристик растительности».

Инструкция стала основой для разработки методики «Комплексных фенологических показателей фитоценоза» (Терентьева, 2000), которая сегодня успешно используется для характеристики сезонной динамики растительных сообществ в Висимском государственном заповеднике (Беляева, Терентьева, 2009а), в заповедниках «Денежкин камень» (Янцер, 2006) и «Пасвик» (Голованова, 2010).

Для получения комплексных фенологических показателей полевые наблюдения рекомендуется проводить каждые 5 дней в весенне-летний и 10 дней в летне-осенний период первичным описательным методом (Батманов, 1967; Куприянова, 1995). В момент посещения фитоценоза на территории феноплощадки определяют фенологическое состояние вегетативных и (или) генеративных органов каждого вида растений сообщества путём оценки его учётных единиц (учётной единицей вида является, обычно, особь) соответственно феностандартам. *Феностандарт* — ряд последовательно сменяющих друг друга фенофаз, универсальный для всех видов фитоценоза. Каждой фенофазе присвоен цифровой балл. Феностандарт вегетативного цикла (развитие ассимиляционного аппарата) включает следующие 10 фенофаз: зимний покой [0], набухание почек [1], распускание почек [2], рост листьев [3], молодая листва [4], зрелая листва (летняя вегетация) [5], начало отмирания (<25 %) [6], интенсивное отмирание (25–75 %) [7], конец отмирания (>75 %) [8], полное отмирание (опадение) листьев [9]. Феностандарт генеративного цикла состоит из фенофаз: покой [0], начало бутонизации [1], массовая бутонизация [2], зацветание [3], разгар цветения [4], начало отцветания [5], массовое отцветание [6], завязывание плодов и семян [7], поспевание плодов и семян [8], начало обсеменения [9], массовое обсеменение [10], конец обсеменения [11], постгенеративная фаза [12]. Итог полевых наблюдений — балльная оценка каждого вида сообщества.

Обработка по каждому отдельному процессу ведётся независимо. Подсчитывается процент видов растений, находящихся на день обследования в определенной фенофазе (с одинаковым фенологическим баллом). Соотношение этих показателей есть ***суммированная фенологическая характеристика*** растительности сообщества (СФХ). Она характеризует фенологическое состояние фитоценоза в день наблюдений.

Для каждой СФХ вычисляют ***средний фенологический коэффициент*** — **Kf,** дополненный значением средней квадратической ошибки — **m**.

Kf = (1*X1 + 2*X2 + … + n*Xn) / 100, где X1, X2 и т. д. — процент видов сообщества, отмеченных соответствующим баллом, n — последний балл стандарта.

$$m = \pm \sqrt{\left(\left((0 - Kf)\text{^}2\right) * X0 + \left((1 - Kf)\text{^}2\right) * X1 + \left((2 - Kf)\text{^}2\right) * X2 + ...\right) / n * (n - 1)}.$$

Средний фенологический коэффициент — это фенологическая характеристика, учитывающая фенологическое состояние всех видов растений фитоценоза, но выраженная по каждому процессу всего одним числом. Сопоставление значения среднего фенологического коэффициента с рядом фенофаз стандарта позволяет судить о состоянии сезонного развития фитоценоза в целом по изучаемому процессу на день исследования. Например, Kf(г) = 2.4±0.4 балла соответствует концу фазы «массовая бутонизация».

СФХ и Kf — краткие ***комплексные фенологические показатели*** **(КФП)** фитоценоза, полученные при однократном его посещении.

При повторном обследовании фитоценоза, проводимом через несколько дней, данные о сезонном развитии растительности можно дополнить показателями «*фенологической скорости*». V = (Kf1−Kf2)/n, где Kf1 и Kf2 — средний фенологический коэффициент в первый и второй день наблюдений соответственно, n — количество дней между наблюдениями (единица измерения — доли балла в сутки).

Повторное обследование фитоценоза можно проводить на следующий год при условии, что наблюдения проводятся в одну и ту же дату. Даже при таком разовом посещении фитоценоза ежегодно применение КФП позволит вычислить *погодичное феноотклонение* (f = Kf1−Kf2) сезонного развития сообщества, выраженное в баллах стандарта. При посещении фитоценоза в одну и ту же дату в течение нескольких лет можно вычислить средний многолетний фенологический коэффициент — Kfcp и *погодичную феноаномалию* каждого отдельно взятого года наблюдений (F = Kfcp−Kf).

Слежение за сезонной динамикой фитоценозов в течение вегетационного периода, организованное в виде регулярных многократных наблюдений, проводимых по определенной программе, представляет собой своеобразный *фенологический мониторинг фитоценозов*. Данные полевых наблюдений, полученные при многократных посещениях, удобно отображать графически. Показатели СФХ образуют обобщенный фенологический спектр сообщества (рис. А). Динамика нарастания показателя Kf (рис. Б) — наиболее обобщенный вариант отражения хода сезонных изменений в растительном сообществе в течение определенного отрезка времени.

Одна из важных задач фенологических исследований — выявление особенностей сезонного развития фитоценозов, оценка экологической изменчивости сезонных процессов. Некоторые фенологи решают эту задачу, опираясь на изучение различий в фенологии отдельных сходных видов. Однако фенологическое состояние отдельных сходных видов, произрастающих на территории нескольких сообществ, не всегда отражает разницу в сезонном состоянии одного и другого растительного комплексов и даже может иметь тенденции сезонного развития, обратные сезонному развитию сообществ (Терентьева, 2000). Сравнение фитоценозов с помощью КФП имеет преимущество перед выше упомянутым в том, что сравниваются одинаковые процессы, а не виды растений. Отсюда сопоставление становится возможным и тогда, когда сообщества сильно различаются по видовому составу и даже не имеют ни одного общего вида. Эту задачу можно решать и с помощью фенологических кривых. Но КФП обладают следующими преимуществами перед фенологическими кривыми: 1) учет не одной, а всего набора фенофаз; 2) однонаправленность. Второе свойство обеспечивается необратимостью явлений в циклах сезонного развития вегетативных или ге-

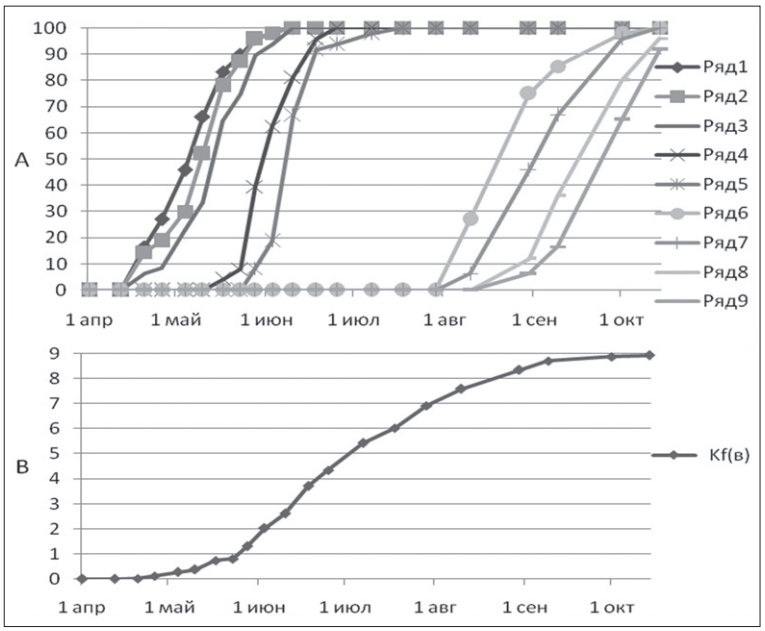


Рис. Компексные фенологические показатели ольшаника болотно-травяного (1997 г).

А — обобщенный фенологический спектр сообщества (вегетативный цикл), построенный по показателям СФХ. Б — средний фенологический коэффициент. По оси ординат: А — процент видов; Б — балл стандарта. По оси абсцисс — даты.

нативных органов растений. Поэтому для любого этапа в сезонном развитии растительности характерно свое значение КФП, которое в текущем вегетационном периоде уже не повторится. 3) Кроме того, для построения фенологических кривых необходимы длительные наблюдения, а КФП можно применять и при однократных обследованиях.

Помимо комплексных фенологических показателей (СФХ и Kf) каждого изучаемого фитоценоза в отдельности сезонное развитие растительности на какой-либо территории в целом характеризуют СФХср и суммарный средний фенологический коэффициент — Kfcp, дополненный значением суммарной средней ошибки (mcp). Разницу Kf отдельных фитоценозов можно считать *экологическим феноотклонением* (экофеноотклонением — а), а разницу Kfcp и Kf отдельного фитоценоза — *экофеноаномалией* этого фитоценоза (А). Средняя квадратическая экофеноаномалия (σA) характеризует меру изменчивости исследуемых показателей для всей территории: $\sigma A = \pm\sqrt{(A\hat{}2)/(n-1)}$. Рассматривая экофеноотклонения разных фитоценозов и их экофеноаномалии, можно определить степень достоверности полученных различий.

Одной из важных задач изучения природы различных территорий страны является естественная периодизация года. Использование КФП позволяет выделять естественные сезоны и их этапы внутри вегетационного периода в том случае, если применение традиционных критериев — температурного и явлений-феноиндикаторов — вызывает затруднения или совместно с ними (Терентьева, 2000, 2006). Главным критерием при проведении границ сезонов и их этапов (подсезонов и ступеней) с использованием КФП рекомендуется использовать средний фенологический коэффициент: Kf(в) для весеннего и осеннего сезонов; Kf(г) летом. Исследованиями в окрестностях г. Екатеринбурга показано, что граница весны и лета, маркируемая такими фенологическими индикаторами, как изменение окраски листвы деревьев и кустарников с весенней на летнюю и зацветание шиповника, соответствует Kf(в)=4.0 балла, а достижение Kf(в) = 5.5 балла свидетельствует о наступлении осени. Для характеристики выделенных таким образом этапов удобны СФХ.

Использование комплексных фенологических показателей позволяет создавать модели сезонной динамики растительности различных территорий и отдельных растительных сообществ, давать оценку экологической и погодичной изменчивости сезонных процессов, а также может служить целям феноперiодизации.

Список литературы

Батманов В. А. 1967. Заметки по теории фенологических наблюдений // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Сб. 1. Иркутск. С. 7–30. — *Беляева Н. В., Терентьева Е. Ю.* 2009а. Многолетняя динамика фенологических процессов в коренных и трансформированных лесных растительных сообществах Висимского заповедника // Научные исследования как основа охраны природных комплексов заповедников и заказников: Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. (г. Киров, 29 октября 2009 г.). Киров. С. 57–62. — *Беляева Н. В., Терентьева Е. Ю.* 2009б. Фенология коренных и трансформированных лесных растительных сообществ Висимского заповедника // Ботанические исследования на Урале: материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посвящ. памяти П. Л. Горчаковского. Пермь. С. 42–47. — *Голованова Е. С.* 2010. Применение метода суммарных фенологических характеристик в комплексных исследованиях динамики растительных сообществ (на примере заповедника «Пасвик») // Современное состояние фенологии и перспективы ее развития: Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 110-летию со дня рождения В. А. Батманова. Екатеринбург. С. 22–27. — *Куприянова М. К.* 1995. Научное наследие В. А. Батманова // Изв. РГО. Т. 127. Вып. 1. С. 14–23. — *Терентьева Е. Ю.* 2000. Комплексные фенологические показатели фитоценозов и их использование при организации феномониторинга: Дис. … канд. биол. наук. Екатеринбург. 177 с. — *Терентьева Е. Ю.* 2006. Феномониторинг парка УрГПУ и модель феноклиматической периодизации весенне-летней части года // Региональные эколого-географические исследования и инновационные процессы в образовании: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. (Екатеринбург, 16–17 марта 2006г). Ч. 3. Екатеринбург. С. 131–140. — *Янцер О. В.* 2006. Применение количественных фенологических методов для изучения сезонной динамики ландшафтных геокомплексов // Вопросы физической географии и экологии Урала: межвуз. сб. науч. трудов. / Пермь. С. 11–33.

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ГОРНЫХ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ВОСТОЧНО-СИБИРСКОГО ТАЕЖНОГО МЕРЗЛОТНОГО РАЙОНА

С. В. Тетюхин

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5. E-mail: tsv1001@yandex.ru

Ключевые слова: *формы рельефа, продуктивность, инвентаризация.*

Изучение структуры и продуктивности горных лесных фитоценозов производилось по массовым данным лесоустройства, проведенного на территории Бодайбинского лесничества расположенного в северо-восточной части Иркутской области (рис. 1).

Территория лесничества расположена в пределах Восточно-Сибирского таежного мерзлотного района и представляет собой горную страну, основной орографической единицей которой является Патомское нагорье, занимающее высокое гипсометрическое положение (600–1500 м над ур. м.). Глубоко расчленённый рельеф, большая крутизна склонов, развитие многолетнемерзлотных грунтов и достаточно суровые климатические условия района (годовая амплитуда колебания температур достигает 90°) оказывают негативное воздействие на рост и продуктивность основных лесообразующих пород данного региона (табл. 1).

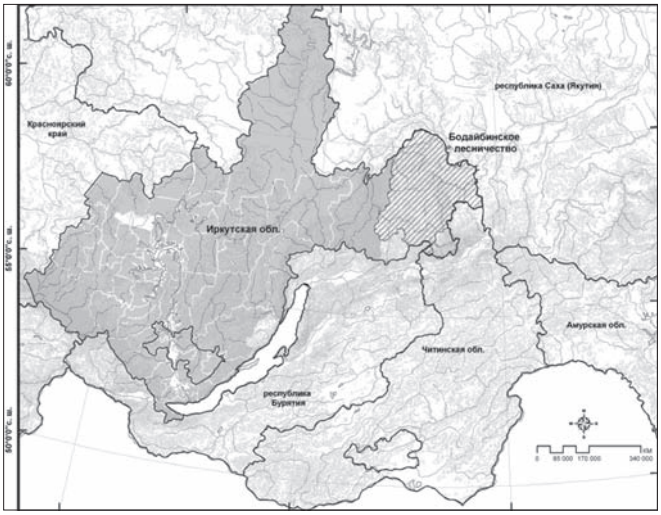


Рис. 1. Местоположение объекта исследования.

Общая площадь земель лесного фонда лесничества составляет 8.663 млн. га. Покрытые лесной растительностью земли занимают почти 72 %, естественные редины — 2.7 %. Лиственничники занимают 52.5 % покрытых лесной растительностью земель. Средний класс бонитета насаждений крайне низкий — 5.2. Преобладают брусничная (44 %), кустарничково-моховая (24 %) и лишайниковая (16 %) группы типов леса. Ежегодный средний прирост по запасу по лиственнице равен всего 0.7 м^3/га.

Таблица 1

Средние таксационные показатели основных лесообразующих пород

Порода	A	SI	P	M1	M2	Z	S
Сосна	112	4.6	0.48	123	139	1.2	6С4Л
Ель	161	4.9	0.44	105	107	0.7	6Е1Б1Л1П1К
Лиственница	128	5.0	0.43	87	98	0.7	8Л1Б1С
Кедр	195	4.7	0.44	159	209	0.8	5К3Л2Е
Береза	45	4.7	0.54	47	96	1.0	7Б2Л1С
Осина	52	3.9	0.64	99	135	1.9	6Ос3Б1Л

Примечание. A — возраст, лет; SI — класс бонитета; P — относительная полнота, доли 1; M1 — средний запас на 1 га покрытых лесной растительностью земель, кбм; M2 — запас на 1 га спелых и перестойных древостоев, м^3; Z — средний прирост (среднее изменение запаса) на 1 га покрытых лесной растительностью земель, м^3 ; S — состав.

Для инвентаризации и картографирования лесных ландшафтов с применением данных дистанционного зондирования и использованием геоинформационных технологий требуется определить такие параметры, которые понимаются однозначно и комплексно характеризуют свойства изучаемой территории. В связи с чем в основу выделения пространственных учетных единиц по методике, разработанной в аэрокосмической экспедиции «Севзаплеспроект» филиала ФГУП «Рослесинфорг», были положены генерализованные формы рельефа, наиболее полно воспроизводимые на топографических картах системой горизонталей и высотных отметок.

Известно, что рельеф является ведущим компонентом природно-территориальных комплексов, определяющим водный режим участка (проточность, либо заболачивание), интенсивность физических, химических процессов на их поверхности, направленность движения почвенно-грунтовых масс (снос либо накопление), интенсивность солнечной радиации (по экспозиции и крутизне склонов), воздействие ветра (особенно зимой, что очень важно для северных территорий), и, в конечном счете, формирующим структуру растительных сообществ и интенсивно влияющим на их рост и производительность.

Ввиду того, что леса лесничества отнесены к категории горных с перепадом высот от 152 до 2368 м, то рельеф местности описывался в таксационных описаниях и отображался на планово-картографических материалах с большей дробностью, чем при обычном лесоустройстве.

Используя ГИС и электронную лесотаксационную базу данных рассматривались структура, продуктивность и пространственное размещение лесных фитоценозов в пределах генерализованных и подчиненных форм рельефа, выделенных по топокартам на территории лесничества, а также по абсолютной высоте над уровнем моря, по экспозиции и крутизне склонов.

Среди основных генерализованных форм рельефа данного региона оказались:

• гребни вдоль скелетных линий (наиболее возвышенные выпуклые местоположения, занятые сухими типами леса);

• долины и водосборные воронки водотоков (наиболее пониженные увлажненные и сырые местоположения);

• склоны (различных форм, экспозиций, уклонов и соответственно типов леса).

Каждая из форм рельефа отличается не только строением поверхности, но и водным режимом, процессом почвообразования и, как результат, определенной структурой и производительностью древостоев.

При определении подчиненных форм рельефа, входящих в генерализованные формы, использовали специальную схему, например, в пределах пригребневых склонов выделялась либо вся форма, либо выпуклые или вогнутые части. В пределах всех форм рассматривались две категории — аккумулирующие и рассеивающие. К первым были отнесены склоны вогнутые и водосборные воронки, которые формируются на мягких горных породах и имеют хорошее водное питание, где идет накопление почвенных масс (особенно в нижних частях) с концентрацией карбонатов и гипса. Рассеивающие, представленные в основном выпуклыми и прямыми склонами, формирующимися на плотных горных породах, образуют скелетные тонкие почвы. Накапливающие формы имеют более высокую продуктивность, чем рассеивающие и более интенсивное лесовозобновление.

Абсолютная высота над уровнем моря, характеризующая вертикальную зональность растительности, определялась с градацией через 10 м для каждого лесотаксационного выдела, как среднее арифметическое значение межу максимальной и минимальной величиной.

Среди всего многообразия выделяемых согласно методике генерализованных форм рельефа оказалось, что реально в объекте представлены только 7 форм (более 1 % по площади, табл. 2).

Таблица 2

Характеристика основных генерализованных форм рельефа

Генерализованная форма рельефа	Высота над ур. м., м			Площадь, га	Количество выделов, шт.
	средняя	минимальная	максимальная		
Днище долины	576	160	1780	407884	3811
Водосборная воронка	874	300	2080	360372	2419
Пригребневый склон	1045	200	2030	1682028	7745
Борт прямой	676	220	1780	365193	5517
Борт выпуклый	763	250	1580	134692	1868
Борт вогнутый	898	230	1850	119971	1487
Борт сложный	745	152	1880	5247599	39115
Итого				8467576	63206

Из данных табл. 2 следует, что генерализованные формы рельефа по абсолютной высоте размещены достаточно разнообразно и не имеют четкой привязки по этому показателю.

Таблица 3

Средние таксационные показатели древостоев в возрасте от 90 до 130 лет в пределах генерализованных форм рельефа

Генерализованные формы рельефа	Порода	Класс бонитета	Средний запас на 1 га, м^3	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Кол-во выделов, шт.
Днище долины	С	4.3	126	16.4	19.5	22
Водосборная воронка	С	4.7	103	14.7	17.3	3
Пригребневый склон	С	4.0	166	17.7	22.7	3
Борт прямой	С	4.0	190	17.9	20.8	8
Борт выпуклый	С	4.7	127	15.3	17.3	3
Борт вогнутый	С	5.0	134	14.0	17.3	3
Борт сложный	С	4.6	127	15.4	17.3	84
Днище долины	Л	4.7	89	14.7	18.1	106
Водосборная воронка	Л	5.0	83	13.6	17.0	61
Пригребневый склон	Л	5.2	82	13.5	16.1	19
Борт прямой	Л	4.4	114	16.1	18.1	74
Борт выпуклый	Л	3.9	100	15.2	17.6	27
Борт вогнутый	Л	4.9	94	14.0	16.6	27
Борт сложный	Л	4.8	81	13.9	16.7	705

Примечание. Порода: С — сосна, Л — лиственница.

Из табл. 3 видно, что в разных генерализованных формах рельефа средние таксационные показатели древостоев закономерно изменяются при относительно одинаковом возрасте.

На основании данных о породном составе и производительности древостоев, используя электронную повыдельную базу данных, была разработана модель, по которой рассчитывалась относительная производительность каждого таксационного выдела. Средняя производительность принималась равной 100 единицам.

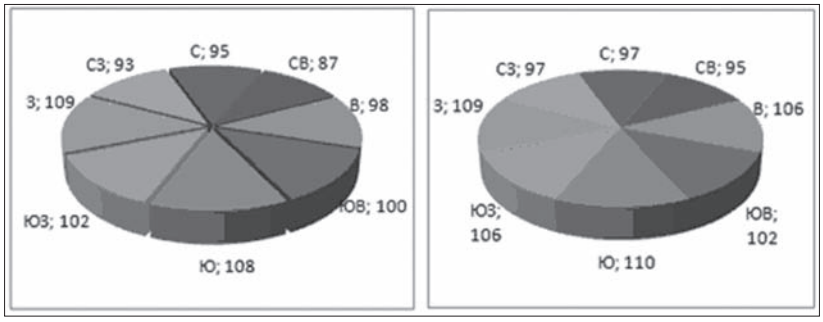


Рис. 2. Относительная производительность древостоев по экспозиции.
а — сосняки, б — лиственничники.

На рис. 2 приведены результаты по двум породам, наглядно показывающие влияние экспозиции, определяющей тепловой и радиационный режимы, на производительность древостоев.

Полученные статистические связи (в данном сообщении нашли отражение только некоторые результаты), характерные для горных районов, между отдельными параметрами форм рельефа, абсолютной высотой над уровнем моря, экспозицией и структурой лесных фитоценозов показывают, что количественные характеристики поверхности рельефа в сочетании с данными дистанционного зондирования позволяют качественно расширить пространство определяющих признаков и достоверно устанавливать такие показатели насаждений, как преобладающая древесная порода, состав, тип условий местопроизрастания, производительность, потенциальная продуктивность.

Построение трехмерных моделей поверхности рельефа, пространственный анализ геоинформационных баз и данных дистанционного зондирования позволят достоверно оценивать структуру и продуктивность лесных фитоценозов в разных ландшафтно-географических регионах, а данные, сконцентрированные в ГИС, могут быть успешно использованы с целью экстраполяции и составления карт потенциальной продуктивности для всего Восточно-Сибирского таежного мерзлотного района.

СУКЦЕССИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ И ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР НА ТЕРРИТОРИИ ЮГО-ЗАПАДНОГО ПОДМОСКОВЬЯ

Е. В. Тихонова, О. А. Пестерова, Т. В. Черненькова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117997, Москва, ул. Профсоюзная, 32/84. E-mail: tikhonova.cepl@gmail.com

Ключевые слова: *лесные культуры, сукцессия, Московская область, биоразнообразие.*

Сокращение площадей естественных лесов на территории европейской части России послужило причиной расширения работ по искусственному лесовосстановлению в последние десятилетия. По мнению В. Н. Сукачева (1972), «…в силу длительного существования и непрестанного изменения в процессе роста лесные культуры являются крайне благоприятным, хотя и специфическим объектом для изучения экспериментальным путем некоторых общих закономерностей фитоценологии». Все чаще ставится вопрос о значении искусственных насаждений для поддержания биоразнообразия (Czerepko, 2004; Humphrey, 2005; Brockerhoff et al., 2008). Принято считать, что в лесных культурах происходит обеднение видового состава по сравнению с естественными лесами в сходных экотопических условиях. На самом деле вопрос формирования биологического разнообразия при искусственном лесовосстановлении в европейской части России изучен недостаточно полно и требует проведения дополнительных исследований. В связи с этим становится актуальным изучение структурных и динамических процессов, протекающих в лесных культурах разного породного состава.

Создание лесных культур в Подмосковье началось в первой половине XIX в. (Мерзленко, 1978). Однако лесокультурное дело продвигалось непросто, и площади искусственных насаждений, созданных до 1917 г., были незначительными — 14.6 тыс. га (1.7 % от общей площади лесов) (Цветков, 1957). К. Ф. Тюрмер (1883, с. 34) писал: «К сожалению, даже у наших специалистов понятия о значении аккуратной и успешной замены вырубленных лесов, путем возобновления и разведения леса, часто далеки от истины», и далее «Каждому лесничему известно, что путем естественного возобновления, предоставленного одной природе, вырубленные леса чаще всего или превращаются в пустыри или заменяются менее ценным лесом». По настоящему массовым лесокультурное производство стало только во второй половине XX века, что было вызвано необходимостью ликвидации образовавшегося за военные годы дефицита древесины.

На 01.01.2009 г. в Московской обл. насчитывалось 288 тыс. га культур (17.5 % от общей площади лесов). В настоящее время искусственное лесовозобновление значительно преобладает над естественным

(88 % и 12 %), ежегодно создается 4–8 тыс. га новых культур (Лесной план Московской обл., 2010). Для создания культур в основном используются аборигенные виды — ель европейская и сосна обыкновенная.

Целью работы являлось выявление основных закономерностей динамики флористического разнообразия в культурах сосны и ели на территории юго-западного Подмосковья. Ставились задачи оценить параметры флористического разнообразия в лесных культурах сосны и ели разного возраста при сравнении их с естественными старовозрастными лесами в сходных экотопических условиях, а также выявить факторы, определяющие различия видового состава и эколого-ценотической структуры изучаемых насаждений.

Территория исследования — юго-западная часть Московской обл. (площадь около 480 тыс. га) — расположена в центральной части Русской равнины и относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов. Естественный лесной покров представлен преимущественно сообществами асс. ***Rhodobryo rosei–Piceetum abietis*** Korotkov 1986 (Заугольнова и др., 2001), для которой характерно доминирование в нижних ярусах видов класса ***Querco-Fagetea*** при обязательном присутствии видов класса ***Vaccinio-Piceetea***.

Лесные культуры составляют 12 % от общей лесопокрытой площади территории исследования. Характерно преобладание старовозрастных культур сосны и более молодых посадок ели, что связано с переходом в 1960-е гг. на создание еловых культур, которые в меньшей степени, чем сосновые заглушаются лиственными породами, повреждаются лосями, меньше поражаются болезнями и вредителями.

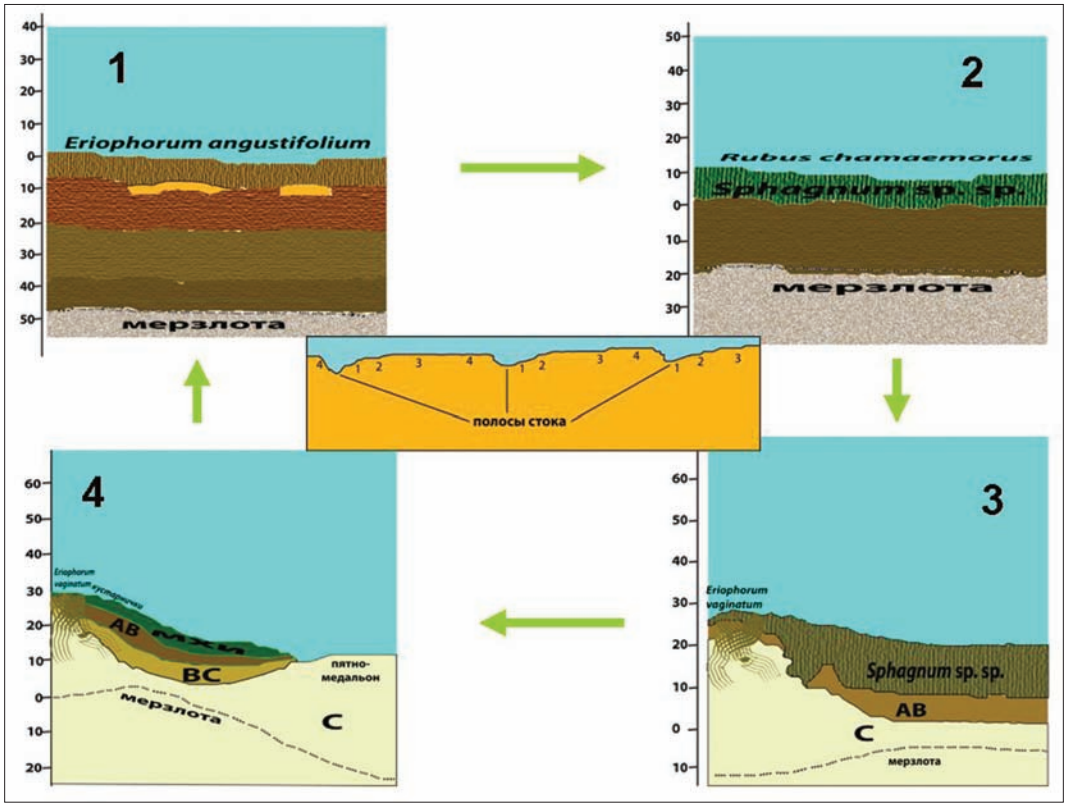
Для полевых исследований были выбраны ключевые участки в преобладающих типах ландшафтов юго-западного Подмосковья, включающие сохранившиеся массивы старовозрастных лесов естественного происхождения и лесные культуры разного состава и возраста. Для определения местоположения искусственных насаждений использовались данные лесной таксации и космоснимки высокого разрешения. Локализация площадок проводилась с использованием средств геопозиционирования. Полевые описания были выполнены в 1998–2010 гг. на пробных площадях 100 м^2 (75 описаний культур ели и 83 — культур сосны). Из-за практически полного отсутствия молодых культур сосны на рассматриваемой территории нам не удалось охарактеризовать полный возрастной ряд искусственных сосняков (нижний предел составлял 42 года). Для еловых культур оказалось возможным представить практически полный ряд возрастных стадий. С целью сопоставления с культурами были исследованы старовозрастные елово-широколиственные леса естественного происхождения.

Ввод и хранение геоботанических данных проводились в программе Turboveg (Hennekens, Schaminee, 2001), обработка данных — с помощью программ SpeDiv (Смирнов и др., 2006) и PCord. Номенклатура сосудистых видов растений приведена по сводке Черепанова (1995), мохообразных — Игнатов, Игнатова (2003). В качестве показателя видового разнообразия была использована видовая насыщенность (число видов на площадке 100 м^2). Оценка экологических режимов местообитаний была проведена с использованием шкал Элленберга. Выявление различий в эколого-ценотической структуре сообществ было основано на сравнении спектров эколого-ценотических групп (ЭЦГ): бореальной, неморальной, нитрофильной, боровой, луговой, водно-болотной и олиготрофной. Под ЭЦГ понимались группы видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченных к сообществам того или иного типа (Смирнов и др., 2006).

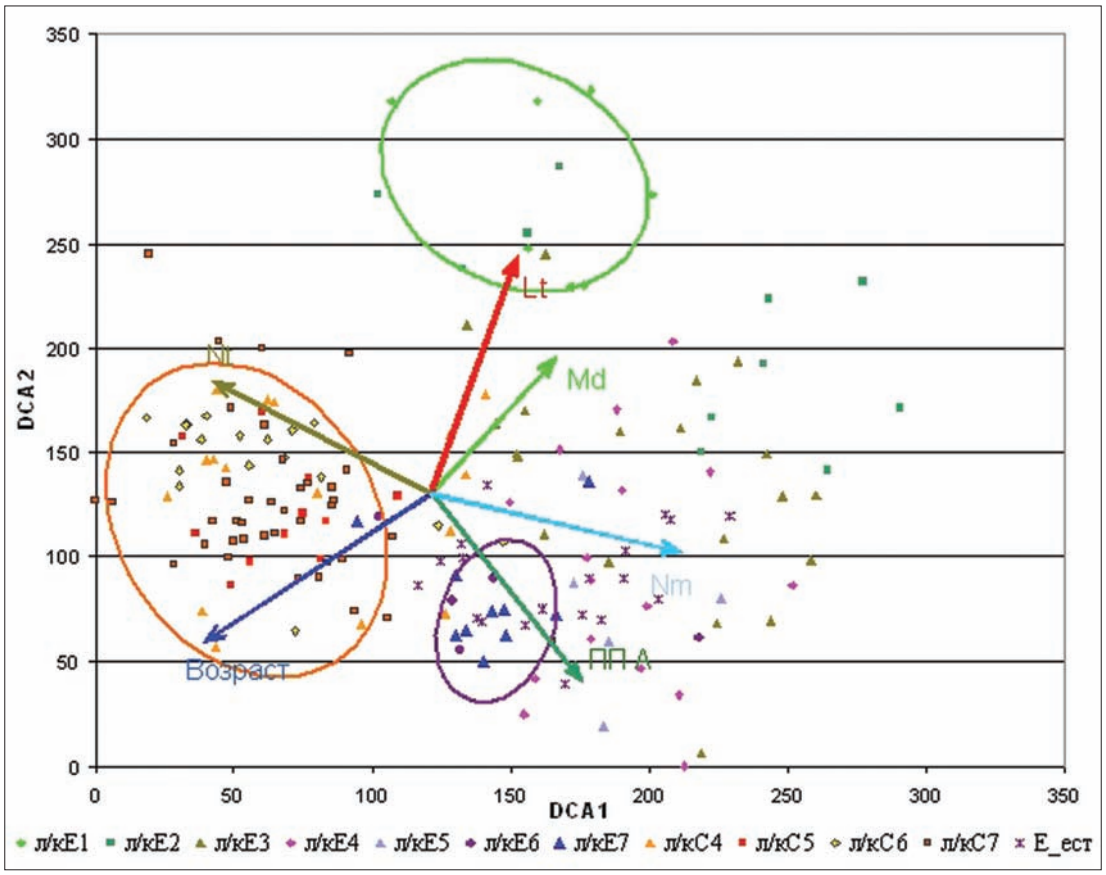
При анализе материалов приняты следующие возрастные стадии развития насаждений: 1–7 лет — стадия до смыкания полога; 8–20 лет — стадия молодого загущенного насаждения; 21–40 лет — стадия жердняка; 41–60 лет — средневозрастные насаждения; 60–80 лет — приспевающие насаждения; 81–100 лет — спелые насаждения; >100 лет — старовозрастные насаждения.

При построении динамических рядов с использованием данных о насаждениях разных возрастных стадий надо иметь в виду, что за 150-летний период существования лесокультурного дела происходили значительные изменения технологических приемов и способов создания культур. В настоящее время из-за отсутствия мероприятий по уходу, большая часть недавно созданных культур находится в неудовлетворительном состоянии, а, следственно, в будущем не будет представлять высокополнотных хвойных насаждений, какими являются современные культуры 80–100 лет.

При рубке леса и последующем создании лесных культур происходит мощное воздействие на экосистему, приводящее к резкому изменению условий местообитания: освещенности, гидрологического и температурного режимов, почвенных условий и др. (Солнцева и др., 1996; Родин, 2001; Уланова, 2007). Данная ситуация проявляется в молодых культурах (1 стадия) в высоком проективном покрытии (ПП) травяно-кустарничкового яруса (до 95 %) и видовой насыщенности на площадках (в среднем 42 вида) (табл.). Эта стадия по видовому составу в наибольшей степени отличается как от естественных ельников (индекс сходства Чекановского Cs = 47 %), так и от старших культур (вклейка II). Для нее характерен пестрый спектр ЭЦГ, с большим участием сорных и лугово-опушечных видов (*Chamaenerion angustifolium*, *Hypericum quadrangulum*, *Leucanthemum vulgare, Potentilla erecta* и др.). Было зафиксировано 33 вида сосудистых растений и 1 вид мохообразных, которые отсутствуют в культурах более поздних возрастных стадий. На этой стадии также встречаются лесные виды, сохранившиеся после рубки леса (*Ajuga reptans*, *Dryopteris carthusiana, Fragaria vesca, Rubus saxatilis* и др.), и происходит активное восстановление мелколиственных пород — березы, осины, ивы козьей.



Сукцессионная динамика кустарничково-кочкарнопушицевых тундр на пологой террасе (запад Чукотского полуострова). К ст. В. Ю. Развживина (с. 197–200).



Ординация DCA культур ели, сосны и естественных лесов региона.

л/кЕ — лесные культуры ели, л/кС — лесные культуры сосны, Е_ест — естественные леса, цифрами указаны возрастные стадии культур. Векторами показаны факторы: Lt — освещенность (шкалы Элленберга), Md — доля луговых видов, Nm — доля неморальных видов, Nt — доля нитрофильных видов, ПП А — проективное покрытие древесного яруса, возраст — возрастная стадия. К ст. Е. В. Тихоновой, О. А. Пестеровой, Т. В. Черненьковой (с. 245–248).

Таблица 1

Проективное покрытие растительных ярусов и видовая насыщенность лесных культур

Тип культур/стадия	Число описаний	ПП_A	ПП_B	ПП_C	ПП_D	ВН_A	ВН_B	ВН_C	ВН_D
Культуры ели									
1	7	0	28	78	11	1.0	3.9	41.9	3.0
2	11	54	52	65	15	2.6	3.0	28.9	6.5
3	20	66	15	36	26	3.8	3.3	24.1	4.3
4	17	74	19	52	43	3.1	3.5	24.1	8.0
5	5	70	24	63	67	3.2	4.6	30.4	5.2
6	5	60	45	58	30	4.2	5.4	29.4	5.0
7	10	62	46	65	46	3.0	4.1	25.0	8.5
Культуры сосны									
4	16	62	32	58	15	3.1	3.8	20.1	5.7
5	11	54	43	63	20	3.8	3.4	19.4	5.3
6	17	54	56	64	20	4.8	3.5	16.0	8.4
7	39	47	46	54	20	3.4	3.8	16.8	5.4
Естественные ельники	19	64	52	72	33	2.7	4.6	22.9	6.9

Примечание. ПП — проективное покрытие (%), ВН — видовая насыщенность (число видов на 100 м^2); ярусы: A — древесный, B — кустарниковый, C — травяной, D — моховой.

В течение первых 40 лет жизни еловых культур наблюдаются кардинальные изменения в их составе и структуре. На 2–3 стадиях происходит формирование древесного яруса. При этом на 2 стадии посаженные деревья ели и востанавливающиеся спонтанно мелколиственные породы образуют мощный кустарниковый ярус (ПП до 80–90 %). После формирования древесного яруса происходит резкое ухудшение светового режима и связанная с этим перестройка организации растительного сообщества. На 3 стадии ПП травяного яруса снижается до минимальных значений (5–50 %), также уменьшается ПП кустарникового яруса. Эколого-ценотическая структура упрощается за счет выпадения из сообщества видов лугово-опушечной и водно-болотной групп, возрастает участие бореальных видов. Подпологовая растительность в культурах ели после смыкания крон представлена типичными лесными видами кустарников (*Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Frangula alnus, Sorbus aucuparia*) и трав (*Ajuga reptans, Athyrium filix-femina, Convallaria majalis, Crepis paludosa, Dryopteris carthusiana, Fragaria vesca, Luzula pilosa, Paris quadrifolia* и др.). Видовая насыщенность культур ели на 3–4 стадиях снижается, но остается в целом довольно высокой, однако для этих стадий характерен наибольший разброс данного показателя (5–39 и 5–42 вида, соответственно), причем меньшие значения характерны для сообществ с минимальным ПП травяного яруса. Такую ситуацию, хотя бы отчасти, можно объяснить разными схемами посадки: в культурах с широкими междурядьями (до 5 м) формируется богатый по составу травяный покров. При большой густоте посадок (с междурядиями шириной 2–3 м) на этих стадиях часто наблюдаются мертвопокровные насаждения (отмечаются единичные экземпляры *Convallaria majalis*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Pyrola minor*, *Asarum europaeum*). Таким образом, уже к 3–4 стадиям в значительной мере восстанавливается флористический состав лесных фитоценозов, Cs достигает 70 %.

Дальнейшие изменения в культурах ели касаются в большей степени структуры сообществ, чем их флористического разнообразия, Cs остается практически неизменным на 3–6 стадиях. На 4–5 стадиях развития культур происходит дифференциация древесного полога на подъярусы. При этом мелколиственные породы постепенно почти полностью выпадают из сообщества, и господствующее положение в древостое занимает ель. Сомкнутость крон снижается до 60–70 %, что позволяет развиваться нижележащим ярусам. ПП кустарников и травяного яруса увеличивается до 24 и 64 %, соответственно.

Характерная динамика наблюдается в ПП мохового яруса культур ели. Этот показатель в ходе возрастного развития постепенно увеличивается до 67 % на 5 стадии (когда его величина значительно превышает среднее значение ПП мхов в естественных ельниках — 33 %), после чего заметно снижается. На заключительных стадиях преобладают лесные виды мхов — *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus* и мхи из рода *Plagiomnium*.

Культуры старше 80 лет (6 стадия), после начала в них процессов распада древостоя с образованием ветровальных окон, по своим структурным и флористическим показателям сближаются со старовозрастными лесами (Cs=75 %). Продолжается увеличение ПП кустарникового и травяного ярусов. Возрастает обилие и встречаемость некоторых типично лесных видов, которые можно считать индикаторами старовозрастных лесов: *Oxalis acetosella, Paris quadrifolia, Gymnocarpium dryopteris, Maianthemum bifolium, Mycelis muralis, Luzula pilosa, Circaea alpina, Actaea spicata, Galium odoratum.*

Отличия сукцессий в сообществах еловых и сосновых культур в первую очередь обусловлены эдификаторными свойствами древесного вида, используемого для создания культур. Морфологическими особенностями полога сосновых культур является небольшая сомкнутость и значительная сквозистость крон, что определяет характер их ценоклимата (Дылис и др., 1973). По сравнению с ельником под кроны сосны проникает в 2 раза больше солнечной радиации и осадков, температура воздуха в подкроновом простран-

стве на 0.5–1.0° выше (Бурова, Демьянова, 1982). Процесс интенсивного распада древостоя в культурах сосны начинается заметно раньше, и масса отмершей древесины в них намного превышает этот показатель в культурах ели.

Наши результаты в целом подтверждают выводы, полученные на основании данных экспериментальных наблюдений на стационаре «Малинки». Сомкнутость крон в культурах сосны ниже по сравнению с культурами ели, и отчетливо прослеживается тенденция к ее уменьшению с возрастом. Эта особенность определяет мощное развитие второго древесного подъяруса, подлеска и травяного покрова. В сосновых культурах идет активное возобновление ели и широколиственных пород (липы и дуба). ПП яруса кустарников в культурах сосны заметно выше по сравнению с культурами ели, для него характерно существенно большее участие *Padus avium* и меньшее участие *Frangula alnus.*

Доминирование в напочвенном покрове таких видов как *Athyrium filix-femina, Rubus idaeus* и *Geum rivale* создает напряженную конкуренцию за свет, влагу и питательные вещества, что ограничивает развитие других травянистых растений. Видовое богатство сосновых культур несколько ниже, чем культур ели соответствующего возраста, при этом флористическое сходство между самыми старыми культурами сосны и естественными лесами достигает 70 %. Исследуемые насаждения сосны создавались на суглинистых дерново-подзолистых почвах, поэтому аналогов естественного происхождения они не имеют.

Увлажнение почвы и освещенность, оцененные с применением шкал Элленберга, в культурах сосны на всех стадиях заметно выше, чем в культурах ели. Различия в экологических режимах находят отражение и в эколого-ценотической структуре сообществ культур сосны. Методом ординации описаний DCA с последующей интерпретацией осей, было выявлено, что основные флористические различия между культурами сосны и ели старших возрастов связаны с соотношением неморальных и нитрофильных видов. В сосновых культурах 4 и 5 стадий доля нитрофильных видов превышает долю неморальных, с возрастом участие неморальных видов повышается, но остается существенно более низким, чем в культурах ели, где доля неморальных видов в 2.5–4 раза больше доли нитрофильных.

Несмотря на уменьшение с возрастом сомкнутости верхнего древесного полога, условия освещения для нижних ярусов в культурах сосны ухудшаются, что связано с развитием второго древесного подъяруса и яруса кустарников. Соответственно измененяется видовой состав: из сообществ выпадают *Sambucus racemosa, Coccyganthe flos-cuculi, Campanula patula, Dactylis glomerata* и другие светолюбивые виды, которые в небольших количествах встречаются на 4 стадии. Напротив, усиливается роль некоторых лесных видов (*Lonicera xylosteum*, *Maianthemum bifolium, Ranunculus cassubicus, Oxalis acetosella, Epilobium montanum* и др.).

В результате анализа показано, что культуры на рассмотренной территории, как правило, не являются монопородными насаждениями, в ходе возрастной динамики происходит сближение их структуры и флористического состава с естественными лесами. Культуры сосны, благодаря морфологическим особенностям древесного яруса, обеспечивают благоприятные условия для восстановления древесной флоры условно-коренных лесов региона. Однако состав нижних ярусов в сосновых культурах восстанавливается медленнее, чем в культурах ели.

Список литературы

Бурова Л. Г., Демьянова Г. В. 1982. Экология дереворазрушающих грибов в культурах сосны и ели // Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М. С. 144–156. — *Дылис Н. В., Бурова Л. Г., Выгодская Н. Н., Золотокрылин А. Н., Каландадзе Н. И., Носова Л. М., Солнцева О. Н., Холопова Л. Б., Чернова Н. М.* 1973. О влиянии эдификаторных синузий на структурно-функциональную организацию лесных биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М. С. 79–104. — *Заугольнова Л. Б., Истомина И. И., Тихонова Е. В.* 2001. Экологический, ценотический и флористический анализ группы ассоциаций хвойно-широколиственных лесов центра европейской России // Растительность России. №. 2. С. 38–48. — *Игнатов, М. С, Игнатова Е. А.* 2003. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1–2. М. 960 с. — *Мерзленко М. Д.* 1978. Старейшие искусственные леса Подмосковья // Природа. № 10. С. 50–57. — *Родин А. Р.* 2001. Искусственное лесовозобновление с учетом типов вырубок в условиях зоны смешанных лесов Русской равнины // Лесной вестник. № 2. С. 30–32. — *Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В.* 2006. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая. Т. 111. № 2. С. 36–47. — *Солнцева О. Н., Холопова Л. Б., Жукова В. М.* 1996. Сукцессионные смены после сплошных рубок в широколиственно-еловых лесах // Лесоведение. № 3. С. 45–56. — *Сукачев В. Н.* 1972. Основные понятия лесной биогеоценологии // Избранные труды. Л. Т. 1. С. 311–356. — *Тюрмер К. Ф.* 1883. Важность искусственного лесовозращения // Лесной журнал. Вып. 1. С. 34–39. — *Уланова Н. Г.* 2007. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках южной тайги // Актуальные проблемы геоботаники: III Всеросс. школа-конференция. Лекции. Петрозаводск. С. 198 — 211. — *Цветков М. А.* 1957. Изменение лесистости Европейской России с конца XVI столетия по 1914 год. М. 214 с. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с. — *Brockerhoff E. G., Jactel H. Parrotta J. A., Quine C. P., Sayer J.* 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? // Biodiversity and Conservation. Vol. 17. P. 925–951. — *Czerepko J.* 2004. Development of vegetation in managed Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in an oak-lime-hornbeam forest habitat // Forest Ecology and Management. Vol. 202. P. 119–130. — *Hennekens S. M., Schaminee J. H. J.* 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data // J. Veg. Sc. Vol. 12. P. 589–591. — *Humphrey J. W.* 2005. Benefits to biodiversity from developing old-growth conditions in British upland conifer plantations: a review // Forestry. Vol. 78. P. 33–53.

СТЕПИ УКРАИНЫ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА

В. С. Ткаченко

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601, Киев, ул. Терещенковская, 2. E-mail: inst@botany.kiev.ua

Ключевые слова: *фитоценотический мониторинг, синфитоиндикация, траектории смещений.*

В основу исследований реакции степных фитосистем (СФС) на крупнорегиональные и глобальные изменения окружающей среды были положены данные фитоценотического мониторинга (Ткаченко, 2004; и др.). Наши наблюдения проводятся здесь более 40 лет (1967–2010 гг.) со средней периодичностью реинвентаризационных исследований в 10 лет. Привлечение ряда давних публикаций разных авторов (Лавренко, Зоз, 1928; Шалыт, 1938; Гринь, 1956), проводивших исследования по близкой к нашей программе, позволяют продлить хроноряды на отдельных полигонах до 80–90 лет. Ключевым звеном фитоценотического мониторинга резерватогенных сукцессий СФС являлось подробное геоботаническое картирование полигонов, сопровождавшееся сбором массива описаний стандартных (100 м^2) пробных площадок. Оценка экологических изменений проводилась методом синфитоиндикации (СФИ) (Дидух, Плюта, 1994), позволяющей объективно и с достаточной полнотой характеризовать экологические параметры экотопов, экопространства (нишевой границы) формаций в статике и в динамике. Идея исследования состояла в том, что за всеми видимыми колебаниями сукцессионного процесса и флуктуациями ценоструктур скрывается тренд перестройки природной обстановки региона. Общей ритмикой развития СФС модулируется вектор природного процесса, который выявляется в многолетних одноплановых исследованиях. Используя метод СФИ, мы получаем дополнительно из обычного набора исследовательских материалов много ценной информации об эдафических (влажность почвы — Hd, общий солевой режим — Tr, содержание карбонатов — Ca и минерального азота — Nt, кислотность почвы — Rc) и климатических (терморежим — Tm, континентальность климата — Kn и его гумидность — Om) факторах. В построении ординационных схем по упомянутым показателям СФИ особое внимание уделяли ключевому для СФС показателю влагообеспеченности (Hd), с изменчивостью которого тесно связан ряд экофакторов в прямой (Nt, Tr, Om) и обратной (Ca, Rc, Tm, Kn) зависимостях. Поэтому большинство ординационных схем строятся в попарном единении с Hd-фактором. Очерчиванием границ рассеивания фитоиндикационных показателей на координатном поле формировались «ординационные поля» (экопространства, нишевые пространства) отдельных сообществ, их групп, формаций, а пересечение средних значений параметров экофакторов обозначало расположение центров экопространств этих группировок определенного временного среза. В обобщениях экотопических показателей растительности данного полигона ординационные пространства отдельных формаций объединялись, и на графике оставались только очертания экопространства всего полигона с засечкой его средних параметров. Последовательное накладывание и совмещение параметрических сеток разновременных экопространств визуализирует направленность и параметры смещений нишевых центров пространств, центров формаций и всего ландшафтного экопространства полигона за все время наблюдений. При наивысшей степени обобщения формируются цепочки смещений центров и траекторий многолетних изменений экофакторов, по которым можно определить их направленность, тренд, общий темп, признаки цикличности и проявления ритмики.

Для определения этих смещений в степях Украины были проведены процедуры накладывания и совмещения ординационных матриц трех базовых полигонов упомянутого мониторинга, достаточно репрезентирующих основные типологические разности степей Левобережья: «Михайловская целина» — луговые степи, 74-летний хроноряд, выборка n = 784; «Хомутовская степь» — настоящие степи, 52-летний ряд наблюдений, выборка n = 676; сухие степи Биосферного заповедника «Аскания-Нова» — 92-летний хроноряд, выборка n = 641 описание.

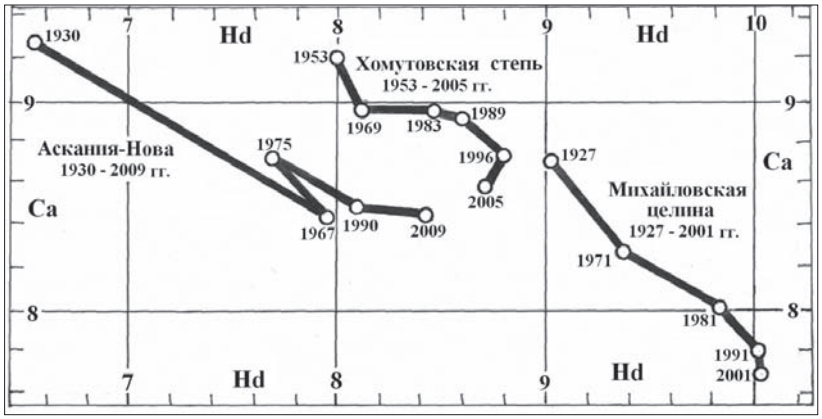


Рис. 1. Траектории экотопических смещений синфитоиндикационных показателей влажности почв (Hd — абцисса) и содержания в них карбонатов (Ca — ордината) в украинских степях в XX и в начале XXI в.
На рис. 1–5: возле пуансонов вдоль траекторий проставлены годы обследований базовых полигонов.

На ординационной схеме динамики экофакторов CaHd левобережных степей Украины в XX и в начале XXI в. (рис. 1) хорошо заметны значительные смещения ординированных экофакторов, их направленность на улучшение условий влагообеспечения и уменьшение содержания карбонатных соединений

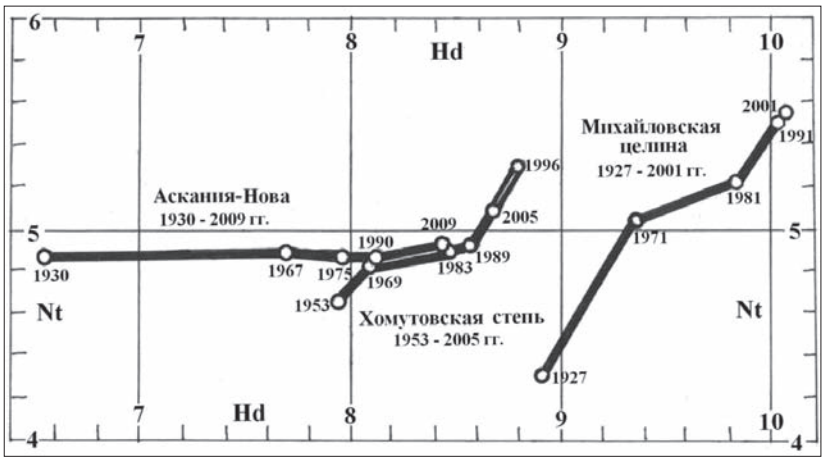


Рис. 2. Траектории экотопических смещений синфитоиндикационных показателей влагообеспечения (Hd — абцисса) и содержания минерального азота (Nt — ордината) в черноземах украинских степей в XX и в начале XXI в.

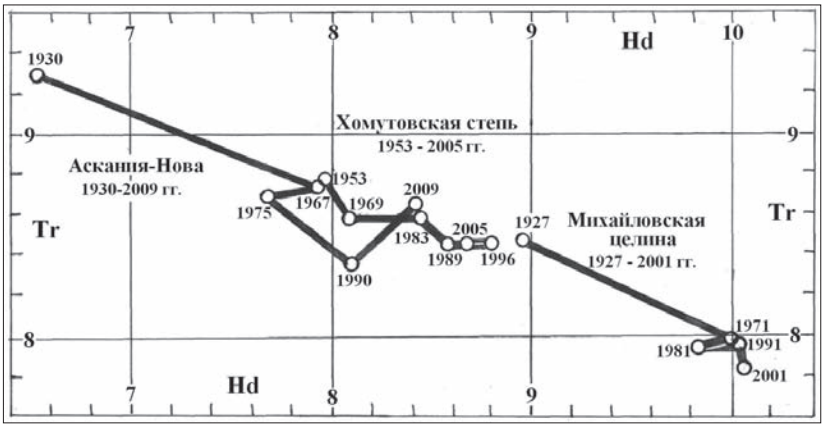


Рис. 3. Траектории экотопических смещений синфитоиндикационных показателей влагообеспечения (Hd) и трофности (общего солевого режима — Tr) черноземов украинских степей в XX и в начале XXI в.

в черноземах. За 79 лет Hd-фактор в асканийской степи увеличился на 1.88 балла 23-балльной шкалы, что в абсолютном выражении составляет около 140 мм/год атмосферных осадков. Поскольку анализ метеоданных не показывает такого увлажняющего эффекта, надо полагать, что он есть следствие мощного ирригационного фона, эндогенного кондиционирования фитоклимата в автогенезе, изменений гидробаланса и гидротермических характеристик региона, климатических изменений, колебания уровня грунтовых вод, тектонических движений местности и т. д. Эти изменения хорошо отражаются в структурных перестройках СФС. В луговых степях «Михайловской целины» почти синхронно с описанным выше произошло улучшение Hd-фактора на 1.1 балла СФИ (адекватно 70–80 мм/год, средний темп 0.014 балла/год). Промежуточное положение в зональной динамике Hd-фактора заняла «Хомутовская степь» (увеличение на 0.73 балла за 52 года). Здесь траектория имела неоднократные изломы и повороты, но без реверсивного движения, как в асканийской степи на грани 1960–1970-х гг., что может свидетельствовать о краткоцикличной изменчивости ординированных экофакторов в отличие от четко вектроризованной траектории в луговых степях. В целом средний темп увеличения Hd-фактора на Левобережье степной зоны составляет 0.017 балла/год, что адекватно прибавлению осадков на 1.2 мм/год, что для степей весьма существенно. Другой параметр этой схемы (Ca) хорошо отражает процесс декарбонизации черноземов, который был почти одинаковым по темпам для всех степей (0.01 балла/год) и за время наблюдений сформировал тренд 0.8 балла во второй половине XX в.

На ординационной схеме экофакторов NtHd выявлена подзональная зависимость изменений параметров Nt-фактора, свидетельствующая об определенной ритмике поступательной эндогенной самооптимизации степных экотопов (рис. 2). Эта автомелиорация в степях Украины усиливалась к северу с положительным трендом 0.58 балла за время наблюдений и средним темпом около 0.008 балла/год. В настоящих

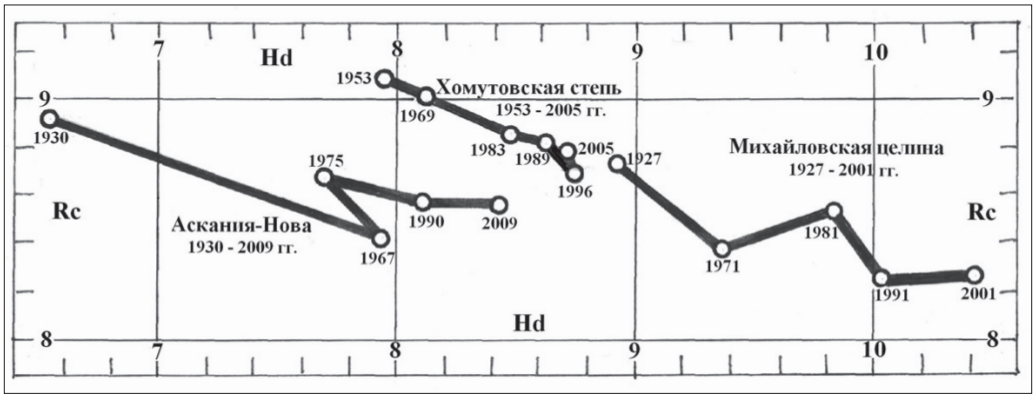


Рис. 4. Ординационная схема изменений кислотности (Rc) и влагообеспечения (Hd) черноземов в степях Украины в XX и в начале XXI в.

степях процесс обогащения почв соединениями минерального азота был значительно слабее, а в асканийских он достигал порога чувствительности метода. Под конец наблюдений он сильно затормозился на «Михайловской целине» и ознаменовался реверсом в «Хомутовской степи».

Не было четкой векторизованности в многолетних изменениях трофности черноземов, или их общего солевого режима (Tr), хотя обратнопропорциональная зависимость этих факторов (TrHd, рис. 3) обусловлена неуклонным обеднением на соли почв, как следствие усиления промывных процессов. Частота изломов траектории, временных возвращений к исходному состоянию, и петли свидетельствуют о цикличном характере изменчивости Tr-фактора во времени и его «насыщении» в последние годы наблюдений.

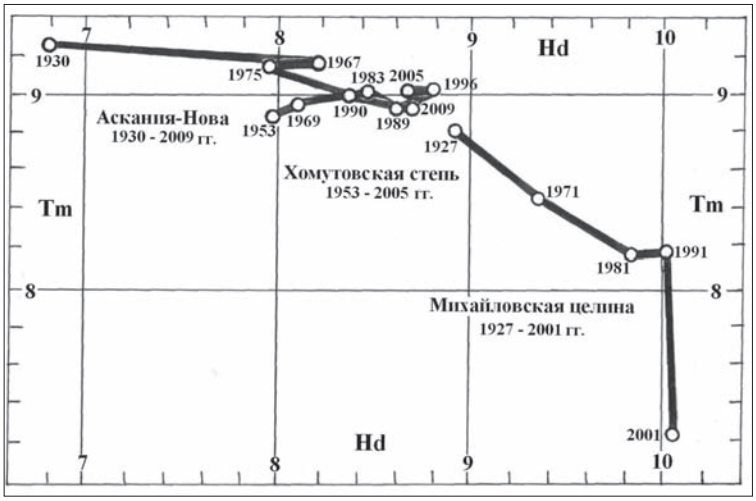


Рис. 5. Траектории смещений экопространств заповедных степей Украины на ординационном поле синфитоиндикационных показателей влажности почв (Hd) и терморежима (Tm) в XX и в начале XXI в.

Следствием усиления промывного режима и декарбонатизации черноземов является также усиление их кислотности (Rc; рис. 4). Этот сдвиг Rc-фактора происходил в узком диапазоне в целом нейтральных или слабощелочных почв (Rc 7.2–10.2 балла, на схеме не отражено). Имеются определенные признаки цикличности этих смен, а колебательный характер их в луговых степях может свидетельствовать о неоднозначности проградационно-деградационного процесса и о формировании пестрого лесостепного комплекса. Общее падение Rc-фактора было почти одинаковым во всех степях, а его тренд достигал 0.36 балла (средний темп около 0.005 балла за год).

Терморежимы степных экотопов (Tm) имели слабо выраженную тенденцию к послаблению радиационного баланса, диапазон которого был в пределах от 30 до 50 ккал•см^{2}•год$^{-1}$, а общий тренд — 0.56 балла (рис. 5). Темпы уменьшения Tm-фактора луговых степей в несколько раз превышали асканийские. В целом этот фактор может быть лимитирующим в структурогенезе только луговых степей, где в конце XX в. все экопространства сместились в сторону «похолодания» (Ткаченко, Лисенко, 2005).

Таким образом, выясняется, что основной природной многолетней тенденцией изменения экотопических характеристик степей является неуклонное нарастание параметров Hd-фактора. Вследствие изменения этого профилирующего аридные СФС фактора коренным образом трансформируются структура и экотопы степей, они лишаются экстремальности, аридности, континентальности, в педосфере усиливаются процессы декарбонатизации, ухудшения трофности (обеднения на соли), усиления кислотности и пр. Формируются условия для глубоких структурных перестроек СФС. Гумидизация климата способствует повсеместному внедрению лигнозных биоморф (деревьев и кустарников), что нарушает их многовековую квоту и обозначает процесс наступления леса на степь. Она поднимает сукцессионный потенциал степей, сбивает гомеостатические ориентиры в автогенезе, способствует мезофитизации сообществ вследствие активизации всегда наличного в них мощного мезоморфного резерва. По исчерпанию последнего возможны непредвиденные глубокие изменения видового состава сообществ. Благоприятные для экономики аграрного сектора страны, они сильно обостряют экологическую проблематику в степях. Траектории общих изменений окружающей среды в степной зоне Украины свидетельствуют о постепенном и неуклонном внутривековом или многовековом формировании условий глубокой трансформации СФС, что представляет новую большую угрозу (после распашки, масштабных мелиораций, множественных дизруптивных влияний) потери «эталонной» структуры всех подзональных и зональных разностей заповедных степей. Гумидизация, деконтинентализация и сопровождающие их процессы в педосфере и в ценоструктурах выступают ныне как непреодолимая сила на неопределенное время, требующая интенсификации всесторонних исследований аридных экосистем.

Список литературы

Дідух Я. П., Плюта П. Г. 1994. Фітоіндикація екологічних факторів. Киев. 280 с. — *Лавренко Є., Зоз І.* 1928. Рослинність цілини Михайлівського кінного заводу (кол. Капніста) Сумської округи // Охорона пам'яток природи на Україні. Зб. 2. Харків. С. 3–16. — *Гринь Ф. О.* 1956. Заповідник Хомутовський степ // Укр. ботан. журн. Т. 13. № 2. С. 15–30. — *Ткаченко В. С.* 2004. Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. Киев. 184 с. — *Ткаченко В. С., Лисенко Г. М.* 2005. Екотопічний супровід резерватного структурогенезу лучного степу «Михайлівська цілина» за останні 30 років XX століття // Вісті Біосф. зап-ка «Асканія-Нова». Т. 7. С. 5–17. — *Шалыт М. С.* 1938. Растительность степей Аскания-Нова // Изв. Крымск. пед. ин-та. Т. 7. С. 32–45.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ И ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЕЛЬ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ВЯТСКО-КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

В. В. Туганаев, А. В. Туганаев, Л. Р. Леконцева, И. М. Морозов

Удмуртский государственный университет
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1. E-mail: tuganaev@udm.ru

Ключевые слова: *растительный покров, агрофитоценозы, заброшенные угодья, динамика растительности.*

Вятско-Камское Предуралье (ВКП) входит в южную часть Удмуртии и в геоботаническом отношении расположено в подзоне широколиственно-хвойных лесов таежной зоны на границе с лесостепью. Территория ВКП в плейстоцене не подвергалась покровному оледенению, входила в перигляциальную зону и характеризовалась распространением тундрово-степной с элементами древесно-кустарниковой растительности. Собирательство, охота и рыболовство были характерны для местного населения с эпохи каменного века.

Земледелие и скотоводство появились в ВКП в эпоху бронзы. Земледелие в регионе началось с возделывания смеси культур и имело подсечно-огневой характер. Впоследствии получили распространение переложная, затем паровая системы, последняя затем была вытеснена многопольным (травопольным) земледелием. В настоящее время распространены интенсивные формы земледелия с применением севооборотов. Основные закономерности многовековой динамики агроценозов и истории культурных растений применительно к району исследования подробно рассмотрены в трудах В. В. Туганаева (1984) и А. В. Туганаева и В. В. Туганаева (2007).

Сельскохозяйственные культуры возделываются на обрабатываемых землях (огороды и поля), суммарная площадь которых занимает около 50 % на территории Удмуртии. На обрабатываемых землях возделываются самые различные полезные растения (пищевые, кормовые, технические, декоративные и др.), которые вместе с сопровождающими их растениями образуют агрофитоценозы, составляющие блок агроэкосистемы. Многие регионы страны в агроэкологическом отношении изучены слабо, и цель исследований авторов заключалась в выявлении закономерностей состава и структуры агрофитоценозов современного земледелия одного из развитых в сельскохозяйственном отношении регионов на примере Удмуртии. Исследованию подвергнуты состав и структура агрофитоценозов, потенциальный запас семян и плодов в почвах, растительность разновозрастных залежей на заброшенных пахотных угодьях.

Методика и объем исследований

Объектами исследований явились полевая, огородная и залежная растительность, состав возделываемых огородных растений, сорные растения, плоды и семена, находящиеся в почвах обрабатываемых и заброшенных сельскохозяйственных угодий. Геоботанические исследования проведены по методике М. В. Маркова (1972), степень засоренности полей дана по А. И. Мальцеву (1933), при этом классы засоренности установлены по квадратично-трансформированной шкале Е. Л. Любарского (1974): I класс — засоренность 1 % и менее; II — слабая засоренность (1–4 %); III — средняя засоренность (5–16 %); IV — сильная засоренность (17–36 %); V — очень сильная засоренность (37–64 %); VI — посев, полностью заглушенный сорняками (> 64 %). Для оценки потенциального запаса семян в почвах обрабатываемых земель брались почвенные образцы в объеме 100 см³ с глубины 0–10 см. В некоторых случаях с целью установления распределения генеративных зачатков образцы почв брались послойно с глубины 0–10, 11–20 см. Выделение семян из почвы проводилось по методике И. Н. Шевелева (1928). Учет цветочных и овощных культур в сельских поселениях проведен подворно с охватом (в небольших поселениях) всех домов или 35–50 % домов (крупные поселения), а обилие растений отмечено знаками: +++ — очень обильно; ++ — обильно; + — единично (представлены единичными экземплярами). На каждом картофельном огороде закладывались 5 учетных площадок размером 4 м², в них отмечались сорные растения с указанием обилия по Друде (Марков, 1973). Описания растительности заброшенных огородов и полей проведены по методике изучения луговой растительности. Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Исследования проведены в 64 пунктах, более или менее равно распределенных по всей территории рассматриваемого региона.

Растительность огородов. Огороды в Удмуртии появились лишь в середине XIX в., когда распространение получил картофель. До культуры «второго хлеба» на грядках у домов возделывались репа, брюква и капуста. В настоящее время картофель занимает не менее 80 % площади огорода. Из овощных культур в сельской местности широко культивируют лук репчатый, огурцы, томат, морковь, свеклу (зафиксированы более чем в 80 % изученных огородов). В 30–80 % случаях отмечены редис, чеснок и репа. Остальные виды, относящиеся к группам овощных, лекарственных и пряных культур, насчитывающие более 100 видов (салат, щавель, ревень, шпинат, спаржа, огуречная трава, кресс-салат, укроп, петрушка, сельдерей, тмин, пастернак, анис, мелисса и др.), встречаются изредка. Количество видов огородных растений возрас-

тает в селениях, расположенных ближе к городам, и на садово-огородных массивах. Из цветочных культур сельское население предпочитает календулу лекарственную, космею, ирис, рудбекию красивую, георгин изменчивый, пион метельчатый, астру однолетнюю, вьюнок трехцветный, лилию тигровую, хатьму тюрингенскую, сальвию, георгин однолетний, мыльнянку лекарственную (встречаются в 25–37 случаях из 225). Но видовое разнообразие цветочных культур трудно поддается учету, население увлечено интродукцией самых различных видов.

Состав засорителей огородов включает 64 вида, из которых *Chenopodium album* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Convolvulus arvensis* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Sonchus arvensis* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Galium vaillantii* DC., *Fumaria officinalis* L. имеют показатель встречаемости выше 50 %. Встречаются также *Amaranthus retroflexus* L., *Polygonum scabrum* Moench., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Urtica dioica* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Erysimum cheiranthoides* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *G. speciosa* Mill., *G. ladanum* L., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz., *Equisetum arvense* L., *Stachys palustris* L., *Rumex acetosella* L. Среди засорителей картофельных огородов нередко встречаются чуждые для пашенных местообитаний виды, что связано с близостью меженных участков (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Galium mollugo* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Vicia cracca* L., *V. sepium* L. и др.).

На овощных грядках обильно и часто встречаются *Stellaria media, Amaranthus retroflexus, Convolvulus arvensis, Echinochloa crusgalli, Sonchus arvensis, Polygonum scabrum, Erodium cicutarium, Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Sonchus oleraceus* L., *Urtica urens* L., *U. dioica, Taraxacum officinale, Setaria viridis.*

Потенциальный запас семян и плодов в среднем насчитывает 620 млн штук в пересчете на 1 га. Встречаются огороды, содержащие до 1.5 млрд штук плодов и семян на 1 га. По шкалам засоренности (Фисюнов, 1973), это очень сильно засоренные почвы. Особенно обильно представлены плодики *Chenopodium album,* семена *Polygonum scabrum, Stellaria media, Rubus idaeus* L. Источником инспермации последнего вида являются малинники, которые, как правило, встречаются в каждом огороде.

Растительность пропашных культур. Пропашные культуры — возделываемые растения с относительно большой площадью питания, поэтому их посевы и посадки характеризуются широким междурядьем — 45–90 см, позволяющим проводить междурядную обработку почв, не повреждая растения. Из этой группы растений в Удмуртии на полях возделываются в широких масштабах картофель, кукуруза (на силос), кормовая свекла, подсолнечник (на силос). Посадка картофеля и посев семян и посадка рассады пропашных культур проводятся в конце весны или в начале лета, когда вероятность поздних заморозков практически равна нулю. Вначале культурные растения развиваются медленно, и пропашные культуры не могут противостоять сорнякам. Но когда некоторые из пропашных культур (кукуруза, подсолнечник, картофель) развиваются в полной мере, то способность подавлять сорные растения у них повышается. Но, тем не менее, на полях пропашных культур борьба с сорняками является основной агротехнической мерой. Интенсивная обработка полей, применение химических средств борьбы с сорняками, прополка делает схожими поля пропашных культур по составу засорителей. Там, где соблюдаются агротехнические требования, поля могут быть относительно чистыми от сорных растений, в то время как на запущенных полях сорняки могут взять верх над культурными растениями. Обобщенные данные по засоренности полей пропашных культур приведены в табл. 1.

Таблица 1

Встречаемость полей (в %) озимых, яровых, пропашных культур и многолетних трав (II–III года пользования) в южной части Удмуртии с разной степенью засоренности (по исследованиям 1976–2010 гг.)

Классы засоренности	Проценты засоренности	Засоренность посевов			
		озимой ржи	яровых культур	пропашных культур	многолетних трав (кострец, люцерна)
I	1	1.0	2.0	1.2	3.7
II	1–4	44.7	32.4	15.5	41.3
III	5–16	34.6	42.4	58.8	42.5
IV	17–36	7.6	17.1	11.8	58.1
V	37–64	1.0	5.9	9.7	8.1
VI	>64	–	–	0.5	–
Число описаний	–	75	150	75	75

Основными засорителями являются (в порядке убывания встречаемости) *Chenopodium album, Cirsium setosum, Sonchus arvensis, Tripleurospermum perforatum, Galeopsis speciosa, G. bifida, Erysimum cheiranthoides, Artemisia vulgaris* L., *Rumex acetosella, Viola arvensis* Murr., *Polygonum scabrum, Fumaria officinalis, Centaurea cyanus* L., *Galium vaillantii, Fallopia convolvulus* (L.) A. Love., *Convolvulus arvensis, Thlaspi arvense* L., *Lamium amplexicaule* L. На полях пропашных культур нами зафиксировано произрастание 76 видов сорных растений. На 100 м² в среднем встречается 16–19 видов (14–28). Как и следовало ожидать, пропашные культуры характеризуются средней и слабой засоренностью, поскольку здесь в течение лета можно относительно легко проводить междурядную обработку почв. По содержанию плодов и семян почвы пропашных культур существенно не отличаются от почв яровых и озимых культур, и эту закономерность можно объяснить соблюдением севооборотов.

Растительность полей яровых и озимых (ржи обыкновенной) культур. В Удмуртии из яровых зерновых культур наибольшие площади занимают зерновые (пшеница, овес, ячмень) и бобовые (горох), культуры, из озимых — рожь обыкновенная. По составу засорителей посевы яровых и озимых культур имеют много общего, но посевы озимой ржи меньше засоряются в случае ее успешной перезимовки.

К наиболее обильно представленным в посевах яровых культур относятся *Centaurea cyanus, Sonchus arvensis, Cirsium setosum, Chenopodium album, Convolvulus arvensis, Viola arvensis, Galium vaillantii, Galeopsis ladanum, Raphanus raphanistrum* L.*, Stachys palustris, Polygonum scabrum, Equisetum arvense.*

В посевах озимой ржи чаще всего находят благоприятные условия развития *Chenopodium album, Galeopsis ladanum, Cirsium setosum, Polygonum aviculare* L., *Galeopsis bifida, Equisetum arvense, Viola arvensis, Tripleurospermum perforatum, Centaurea cyanus, Fallopia convolvulus, Consolida regalis* S.F. Gray. Данные о встречаемости полей яровых и озимых культур, а также многолетних трав с разной степенью засоренности приведены в табл. 1.

Некоторую самобытность в отношении состава распространенных засорителей имеют посевы многолетних трав (клевера, люцерны). Если в первый год по данному показателю они мало чем отличаются от посевов яровых и, отчасти, озимых культур, то на 2-й и 3-й год пользования в число наиболее распространенных видов-засорителей можно уже включить луговые растения и растения молодых залежей, такие как *Pastinaca sylvestris* Mill., *Oberna behen* (L.) Ikonn.*, Silene noctiflora* L., *Artemisia absinthium* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski*, Taraxacum officinale* и другие, причем доля многолетних видов в посевах многолетних трав возрастает из года в год. Об этом свидетельствуют данные табл. 2.

Таблица 2

Изменение состава биогрупп (в %) сорных растений в посеве люцерны в течение 4 лет (почвы легкосуглинистые дерново-подзолистые, д. Байтеряково, Алнашский р-н, Удмуртская Республика)

Биологическая группа	Годы пользования			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Однолетники	62.2	34.6	18.4	18.5
из них яровые	73.9	55.6	42.8	20.0
озимые и зимующие	26.1	44.4	57.2	80.0
Двулетники	8.1	9.6	15.8	14.8
Многолетники	29.7	55.8	65.8	66.7

Анализ 485 образцов почв показал, что почвы под зерновыми и бобовыми культурами отличаются высокой засоренностью (624 млн – 1.6 млрд плодов и семян на 1 га). Наибольшим числом генеративных диаспор в почвенном банке семян представлены семена и плоды *Chenopodium album, Polygonum aviculare, Spergula arvensis* L., *Viola arvensis, Rumex acetosella, Convolvulus arvensis, Fallopia convolvulus.* По степени встречаемости определенные по семенам и плодам растения разбиты на 3 группы. I группа включает виды, семена и плоды которых встречены в 50–100 % образцов — *Chenopodium album;* II группа — 20–50% (*Spergula arvensis, Viola arvensis, Polygonum aviculare, Fallopia convolvulus*)*;* III группа — менее 20% (*Lapsana communis* L.*, Fumaria officinalis, Stellaria graminea* L., *Galeopsis ladanum, G. speciosa, G. bifida, Galium vaillantii, Silene noctiflora, Oberna behen, Amaranthus retroflexus* и другие, всего более 100 видов).

Растительность заброшенных огородов. На заброшенных огородах 5–10-летнего возраста при сенокосном режиме разрастается *Elytrigia repens*. На выпасаемых залежах, образовавшихся на месте заброшенного огорода, развивается луг с доминированием *Poa angustifolia* L. При дальнейшем увеличении пастбищной нагрузки образуется сбой из *Polygonum aviculare.* Поскольку заброшенные огороды испытывают антропогенное воздействие, то в этих условиях развивается исключительно разнообразная растительность. Но главная закономерность обнаруживается довольно четко: с каждым годом в сложении травостоя возрастает роль многолетников, луговых и лугово-пастбищных видов. Преобладание на молодых залежах многолетников объясняется бурным разрастанием лугового растения — *Elytrigia repens.* Залежи, используемые как пастбище или сенокос более 10 лет, характеризуются развитием луговой растительности.

Обзор состояния растительности на заброшенных полях. В настоящее время процент заброшенных под залежь полей в южной части Удмуртии в среднем равен 15. Растительность однолетней залежи носит характер бурьяна (если отсутствует воздействие домашних животных), бурно разрастаются сегетальные сорняки — *Chenopodium album, Sonchus arvensis, Galeopsis ladanum, Artemisia vulgaris, Cirsium setosum, Tripleurospermum perforatum, Galeopsis bifida, Convolvulus arvensis* и другие. Трехлетние залежи, развивающиеся на месте заброшенных посевов многолетних трав, постепенно обретают «луговой характер» — здесь обильны *Phleum pratense* L.*, Trifolium pratense* L.*, а также Dactylis glomerata* L.*, Vicia cracca, Taraxacum officinale, Potentilla anserina* L.*, Pastinaca sylvestris* Mill.*, Linaria vulgaris* L. Залежи 4–9-летнего возраста уже мало напоминают свое полевое прошлое. Здесь развивается настоящее луговое сообщество из *Dactylis glomerata, Silene nutans* L.*, Oberna behen, Campanula patula* L.*, Lathyrus pratensis* L.*, Leucanthemum vulgare* Lam.*, Centaurea scabiosa* L., *Festuca pratensis* Huds. Но иногда встречаются флористические раритеты сегетального прошлого — *Sonchus arvensis, Berteroa incana* (L.) DC., *Convolvulus arvensis.* Десятилетние и более старовозрастные залежи представляют из себя удобные для зарастания деревьями и ку-

старниками местообитания. Нередко здесь можно встретить молодые растения *Pinus sylvestris* L. двухметрового роста, а также *Ulmus glabra* Huds., *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh. *Salix dasyclados* Wimm., *S. triandra* L., *Alnus incana* (L.) Moench. Количество забрасываемых сельскохозяйственных земель возрастает из года в год, и это с природоохранной точки зрения должно быть оценено положительно.

Список литературы

Любарский Е. Л. 1974. Об оценке проективного покрытия компонентов травостоя //Экология. № 1. С. 98–99. — *Мальцев А. И.* 1933. Сорная растительность СССР. М.; Л. 295 с. — *Марков М. В.* 1973. Агрофитоценология. Казань. 269 с. — *Туганаев А. В., Туганаев В. В.* 2007. Состав, структура и эволюция агроэкосистем европейской России (лесная и лесостепная зоны) в средневековье (VI–XVI в. н. э. Ижевск. 198 с. — *Туганаев В. В.* 1984. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М. 88 с. — *Фисюнов А. В*. 1973. Сорные растения и борьба с ними. М. 164 с. — *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с. — *Шевелев И. Н.* 1928. Методика выделения сорных растений из почвы // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. Т. 19 (2). С. 305–313.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Е. А. Тумакова, В. В. Горшков, П. Н. Катютин, Н. И. Ставрова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: umka_lta@bk.ru

Ключевые слова: *сосна обыкновенная, ценопопуляции, пространственная структура, северная тайга.*

В лесоведении известно о значительной вариабельности характеристик древостоев, формирующихся после сплошных рубок и пожаров в однотипных условиях местообитания. Это послужило основой для развития представлений о типах формирования насаждений (Санников, 1970; Цветков, 1986; Ипатов, 1990; Соловьев, 2001), разнообразие которых в пределах одного типа леса обусловлено варьированием условий и параметров возобновительного процесса после внешних нарушений (Колесников, 1960; Санников, 1960, 1992). Закономерным развитием этих исследований является переход на ценопопуляционный уровень с целью выявления поливариантности структурной организации как господствующего (древостоя), так и подчиненных компонентов ценопопуляций древесных растений.

Цель работы состояла в исследовании вариантов пространственной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* в северотаежных сосновых лесах, имеющих одинаковую давность последнего катастрофического нарушения (пожара).

Исследования выполнены на территории Кольского п-ова на 3 постоянных пробных площадях (ПП) размером 0.10–0.15 га, в сообществах с давностью пожара 85 лет, относящихся к типу леса сосняк лишайниковый (ПП 1 и 2) и сосняк лишайниково-зеленомошный (ПП 3). На пробных площадях по квадратам 5×5 м был проведен учет всех особей сосны обыкновенной, высотой более 0.1 м. В составе ценопопуляций выделялись 3 основных компонента: древостой (особи с диаметром на высоте 1.3 м более 4 см), крупный подрост (особи с диаметром на высоте 1.3 м менее 4 см) и мелкий подрост (особи высотой менее 1.3 м). Сравнение средних значений плотности особей проводилось с использованием критерия Манна-Уитни (Z). Для оценки характера пространственной структуры проводилось сравнение эмпирических распределений с распределением Пуассона на основе критерия χ^2 и определялась величина коэффициента дисперсии (S^2/M) (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969).

В исследованных сообществах плотность древостоя сосны обыкновенной составляет от 0 до 11 экз./25 м^2. Средняя плотность деревьев сосны на ПП 1 и 3 достоверно не различается и составляет соответственно 2.4±0.4 и 2.9±0.4 экз./25 м^2. На ПП 2 плотность деревьев сосны достоверно ниже — 1.7±0.2 экз./25 м^2. Ни на одной из пробных площадей распределение деревьев по квадратам размером 25 м^2 не соответствует распределению Пуассона (критерий χ^2 $p<0.001$), т. е. является неслучайным (контагиозным). При этом в двух сообществах (ПП 2 и 3) при значимом различии средней плотности деревьев сосны их пространственное распределение сходно ($S^2/M=1.56–1.66$) и может быть охарактеризовано как слабо контагиозное (рис. 2, 3). На ПП 2, отличающейся низкой плотностью древостоя, основной фон (~80 %) создают площадки с числом особей от 0 до 2 экз. при максимальных значениях плотности 6 экз./25 м^2 (рис. 2). На ПП 3 преобладают (60 %) площадки с плотностью деревьев сосны 2–4 экз./25 м^2 при максимуме 10 экз./25 м^2 (рис. 3). Пространственное распределение деревьев сосны на ПП 1 отличается несколько большей степенью контрастности ($S^2/M = 2.21$): при высокой доле (56 %) площадок с низкой плотностью (0–2 экз./25 м^2) максимальная плотность достигает 11 экз./25 м^2 (рис. 1).

Плотность крупного подроста сосны варьирует от 0 до 5 экз./25 м^2. Величина этого показателя на ПП 2 и 3 различна (0.4±0.1 и 0.9±0.2 экз./25 м^2), при этом его пространственное распределение сходно и соответствует распределению Пуассона (критерий χ^2 $p=0.49–0.73$), т. е. является случайным ($S^2/M=1.20$ и 1.03). Фон образуют площадки, на которых плотность крупного подроста составляет 0–1 экз./25 м^2. Максималь-

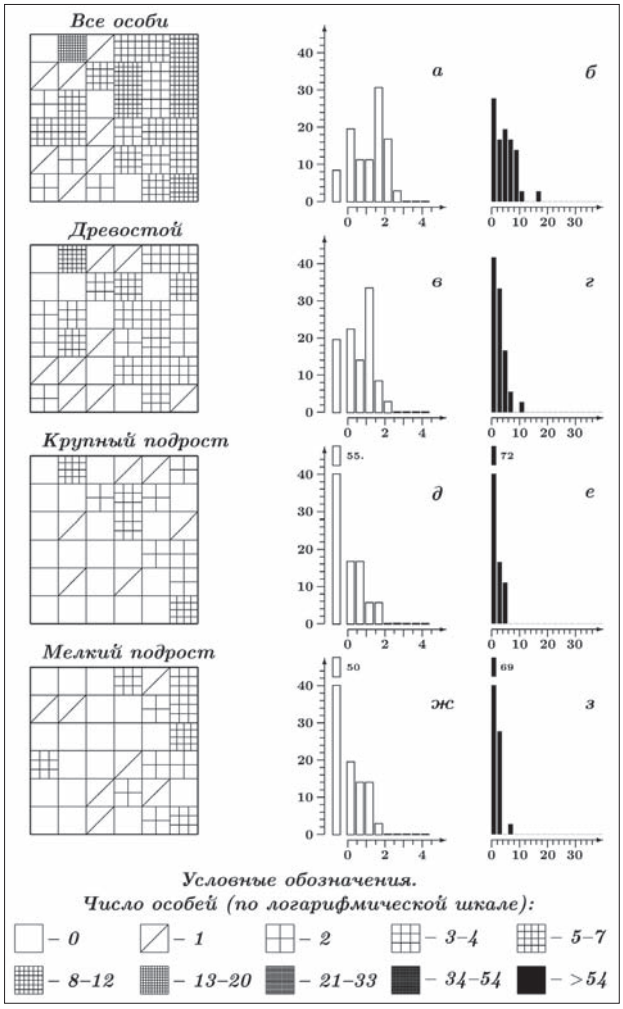


Рис. 1. Распределение особей сосны обыкновенной по площадкам размером 5×5 м и встречаемость площадок с разным числом особей (*а–з*) в сообществе с давностью пожара 85 лет (ПП 1).

По оси ординат: встречаемость, %; по оси абсцисс: *а, в, д, ж* — натуральный логарифм числа особей; *б, г, е, з* — число особей.

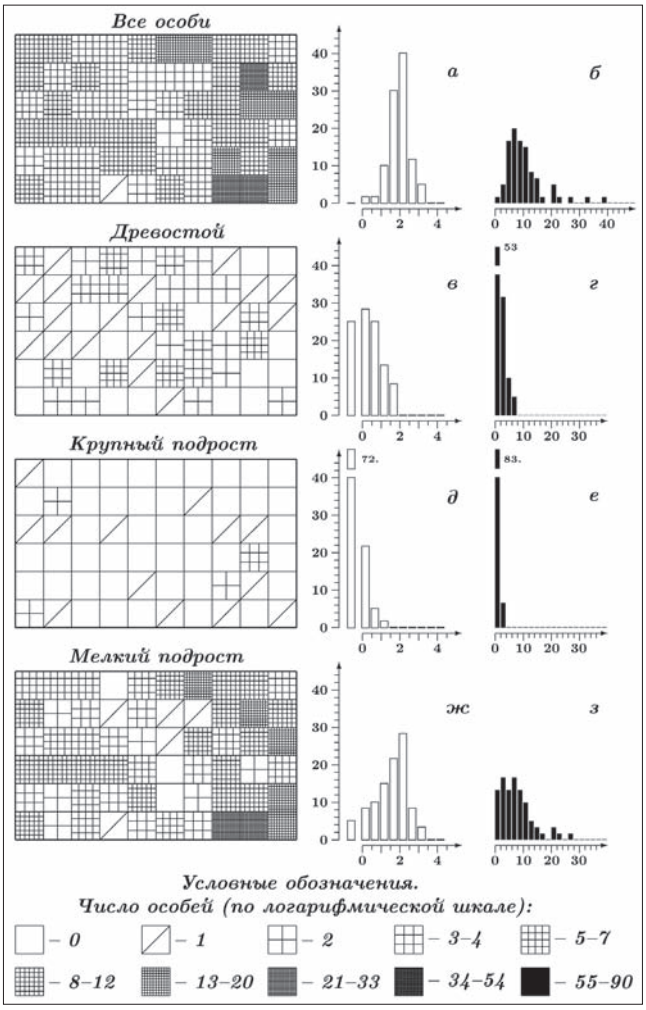


Рис. 2. Распределение особей сосны обыкновенной по площадкам размером 5×5 м и встречаемость площадок с разным числом особей (*а–з*) в сообществе с давностью пожара 85 лет (ПП 2).

По оси ординат: встречаемость, %; по оси абсцисс: *а, в, д, ж* — натуральный логарифм числа особей; *б, г, е, з* — число особей.

ные значения плотности в обоих случаях составляют 3–4 экз./25 м^2 (рис. 2, 3). На ПП 1 плотность крупного подроста (1.0±0.2 экз./25 м^2) не отличается от плотности на ПП 3, однако пространственное распределение крупного подроста, так же как древостоя, имеет несколько бóльшую степень контагиозности (S^2/M=2.17): значительная часть площадок (55 %) полностью лишена крупного подроста сосны, а максимальная плотность, наблюдающаяся на 5 % площадок, составляет 5 экз./25м^2 (рис. 1).

Плотность мелкого подроста сосны на отдельных площадках отличается наибольшей вариабельностью (0–26 экз./25 м^2). На ПП 1 и 3 плотность мелкого подроста достоверно не различается и является относительно низкой (соответственно 1.1±0.2 и 0.5±0.2 экз./25 м^2). В третьем сообществе (ПП 2) плотность мелкого подроста существенно выше (7.2±0.7 экз./25 м^2) . Во всех случаях пространственное распределение мелкого подроста не соответствует распределению Пуассона (критерий χ^2, $p<0.001$) и является контагиозным. В сообществе с высокой средней плотностью мелкого подроста (ПП 2) его пространственное распределение отличается умеренной контагиозностью (S^2/M=4.48): при доминировании (50 %) площадок с числом особей 5–12 экз., в нем представлены участки с очень низкой (0–2 экз./25м^2) и высокой (21–26 экз./25 м^2) плотностью (рис. 2). В двух других сообществах пространственное распределение мелкого подроста является слабо контагиозным (S^2/M=1.84 и 2.12): на большей части площади (50–70 %) мелкий подрост отсутствует, а его максимальная численность, наблюдающаяся на 5–15 % площадок, составляет 4–6 экз. (рис. 1 и 3).

По среднему значению суммарной плотности особей (4.5±0.6 и 4.3±0.5 экз./25 м^2) ценопопуляции сосны обыкновенной на ПП 1 и 3 не различаются. При этом они имеют разный характер пространственной структуры. В первом случае распределение особей по квадратам размером 25 м^2 является умеренно контагиозным (S^2/M=2.91), во втором — слабо контагиозным (S^2/M=1.86). На ПП 2 при существенно более высокой средней суммарной плотности особей сосны (9.3±0.7 экз./25 м^2) характер их пространственного распределения (S^2/M=2.87) идентичен наблюдаемому на ПП 1.

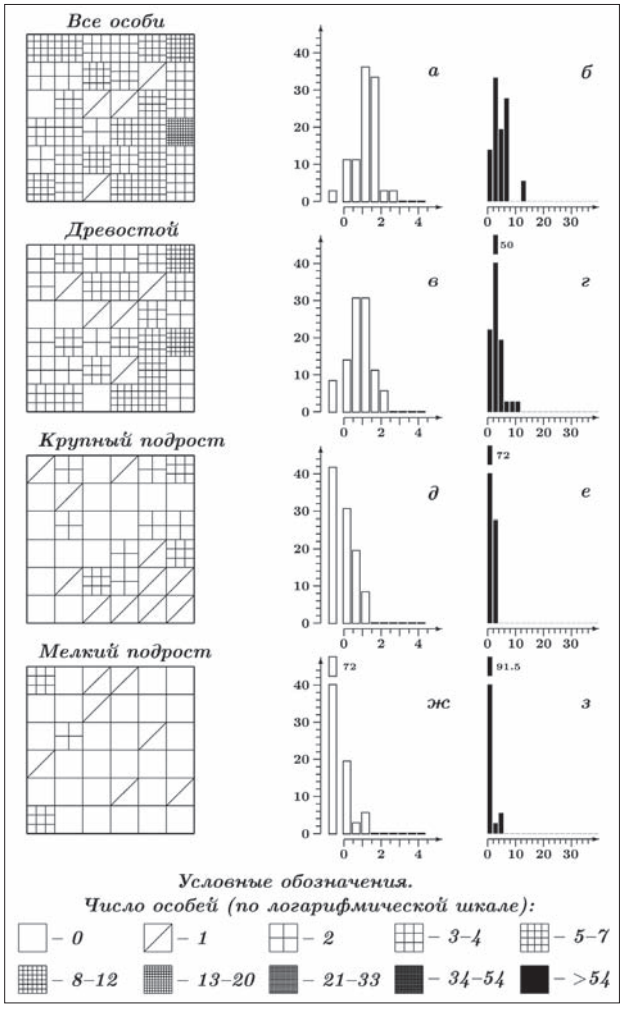


Рис. 3. Распределение особей сосны обыкновенной по площадкам размером 5×5 м и встречаемость площадок с разным числом особей (*а–з*) в сообществе с давностью пожара 85 лет (ПП 3).

По оси ординат: встречаемость, %; по оси абсцисс: *а, в, д, ж* — натуральный логарифм числа особей; *б, г, е, з* — число особей.

Основные заключения

За одинаковый период с момента катастрофического пожара (85 лет) формируются ценопопуляции сосны обыкновенной, существенно различающиеся по плотности и характеру пространственной структуры.

Типологические различия сообществ (лишайниковый или лишайниково-зеленомошный тип леса) не являются определяющими для различий пространственной структуры ценопопуляций сосны обыкновенной.

Наиболее существенно изученные сосновые леса различаются по плотности (в 7–15 раз) и пространственному распределению мелкого подроста сосны, которое варьирует от слабо до умеренно контагиозного. Меньшими различиями характеризуются плотность (до 3 крат) и пространственная структура крупного подроста: размещение особей варьирует от случайного до слабо контагиозного. Наименьшей вариабельностью отличается плотность деревьев сосны (до 2 крат) и их пространственное распределение, которое во всех исследованных лесах является слабо контагиозным.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант №11-04-01664-а).

Список литературы

Василевич В. И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с. — *Грейг-Смит П.* 1967. Количественная экология растений. М. 538 с. — *Ипатов В. С.* 1990. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1380–1388. — *Колесников Б. П.* 1960. Основные итоги изучение естественного возобновления на концентрированных вырубках Свердловской области // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 14. С. 3–21. — *Санников С. А.* 1960. Естественное возобновление сосны на сплошных вырубках в Припышминскох борах // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 16. С. 81–106. — *Санников С. А.* 1970. Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типа леса // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Вып. 67. С. 175–181. — *Санников С. А.* 1992. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М. 264 с. — *Соловьев В. М.* 2001. Морфология насаждений. Екатеринбург. 155 с. — *Цветков В. Ф.* 1986. Типы формирования насаждений на сплошных вырубках сосновых лесов в Мурманской области // Лесоведение. № 3. С. 10–18.

СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА СВЕЖЕЙ ВЫРУБКЕ В ПОДТАЕЖНОМ РАЗНОТРАВНО-ОСОКОВОМ СОСНЯКЕ МОНГОЛИИ

Ж. Тушигмаа[1], В. Т. Ярмишко[2]

[1] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5. E-mail: tushig_i@yahoo.com

[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: vasiliyarmishko@yandex.ru

Ключевые слова**:** *сосняк, свежая вырубка, видовое разнообразие, коэффициенты сходства.*

Промышленная заготовка древесины хвойных пород в северо-западной части Хэнтэя (Монголия) началась с 1920-х гг. и достигла максимальных объемов (1 млн м^3/год) в последней четверти XX в. Интенсивная эксплуатация лесов, возникающие пожары, вредители и болезни существенно ухудшают санитарное состояние лесных сообществ, снижают их средообразующие и почвозащитные функции.

В настоящее время мы располагаем достаточно подробными сведениями о состоянии лиственничных лесов Монголии, о происходящих в них сукцессионных и восстановительных процессах после антропогенных нарушений (Дугаржав, 1980; Ярмишко и др., 2008; Доржсурэн, 2009). К сожалению, подобных исследований в сосновых лесах, особенно сведений о динамических процессах в них после рубок, крайне мало (Тушигмаа и др., 2004). В связи с этим особенно актуальным и важным нам представляется проведение исследований по выявлению и оценке воздействия сплошных вырубок древостоев на травяно-кустарничковый ярус и подрост, особенностей возобновления главных лесообразующих пород на свежих вырубках в сосновых лесах района Шарынгол, который занимает большую часть Западного Хэнтэя в Монголии.

Цель настоящей работы — изучить влияние сплошной рубки древостоя на нижние яруса растительности, а также оценить состояние возобновления главной лесообразующей породы на свежей вырубке в подтаежном разнотравно-осоковом сосняке.

Западная часть Хэнтэйского нагорья имеет специфические климатические и географические особенности по сравнению с другими лесными районами Монголии. Район исследования с восточной стороны граничит с центральной частью Хэнтэйского нагорья, с западной стороны — со степью Монгольской Даурии. В этом районе нет высоких гор, большая часть территории занята преимущественно сосновыми лесами на высоте 1200–1400 м над ур. м. Северные и южные склоны гор заняты более густыми лесами, а места, разделенные крупными реками, ручейками, и крутые южные склоны безлесные. Основную гидрографическую сеть образуют мелкие реки и речки.

Исследования проводились на постоянных пробных площадях (ППП) в Западно-Хэнтэйской лесорастительной провинции, между округами верховья р. Иро и Хара-Шарынгол. Пробная площадь № 1 заложена в сосняке разнотравно-осоковом и расположена в восточной части горы Хавтгайн даваа на склоне с уклоном 10° (Шарынгольский сомон) на высоте 1186 м над ур. м. Выбранный нами участок леса с координатами: 49°13′08.2′′ с. ш. и 106°38′34.0′′ в. д. используется в наших исследованиях в качестве контроля.

Состав древесного яруса (древостоя): $10C_{(60–70)}$, средний диаметр 27.6 см, высота 20 м, полнота 0.7, IV класс бонитета. Размер ППП 40×40 м (0.16 га). На рассматриваемой площади описаны 425 деревьев сосны обыкновенной в пересчете на 1 га. Под пологом древостоя были учтены подрост сосны обыкновенной в количестве 2125 шт./га и самосев, достигающий 3000 шт./га. Возраст подроста от 3 до 8 лет, возраст самосева — 2–3 года. Высота их не превышает 5–14 см.

Подлесок в сосняке разнотравно-осоковом формируют кустарники ксеромезофитного ряда: спирея средняя (*Spiraea media*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*) с примесью кизильника черноплодного (*Cotoneaster melanocarpus*).

В напочвенном покрове преобладают *Thalictrum minus, Fragaria orientalis, Pulsatilla flavescens, Carex pediformis.* Здесь отмечено 2 вида мхов *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidium rugosum,* из таежных зеленых мхов — *Ptilium crista-castrensis* (табл.). Показатели внутренней однородности по видовому составу составляют 27.9 %, по ценотической значимости — 51.4 %. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса достигает 30 %. На каждой учетной площадке встречалось в среднем 15 видов сосудистых растений (всего учтен 51 вид). Тип леса — разнотравно-осоковый подтаежный сосняк.

В июне 2008 г. в описанном выше сосняке была проведена сплошная рубка древостоя на площади около 2 га. На этой вырубке была заложена пробная площадь № 2 размером 40×40 м (0.16 га), на территории с уклоном 10°, высотой 1178 м над уровнем моря, с координатами: 49°13′09.3′′ с. ш., 106°38′33.6′′ в. д.

На вырубке было учтено 53 экз. деревьев-семенников сосны обыкновенной и 363 пня в расчете на 1 га. Лесозаготовками был значительной степени поврежден и уничтожен подрост сосны обыкновенной. На вырубке насчитывалось 500 особей подроста и 250 всходов в расчете на 1 га.

Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 22.5 %, и там встречается 46 видов сосудистых растений. В подлеске распространены *Rosa acicularis, Spiraea media, Cotoneaster melanocarpus*. В травяно-кустарничковом покрове преобладают *Carex pediformis, Phlomis tuberosa, Iris ruthenica, Sanguisorba officinalis* (табл.). Показатели внутренней однородности сообщества по видовому составу составляют 28.5 %, по ценотической значимости — 54.1 %.

Полевые исследования проводились на Шарынгольском лесном стационаре в Западном Хэнтэе в составе Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Изучение и оценка изменений растительного покрова в сосновых лесах после рубки проводились по методу, достаточно хорошо описанному в литературе (Леса…, 1983). Закладываемой пробной площади придавалась квадратная форма и размеры ее, как правило, составляли 40×40 м. На каждой пробной площади закладывались по 20 площадок размером 2×2 м для описания напочвенного покрова. На этих площадках учитывалось разнообразие растений по ярусам (травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый), определялось их проективное покрытие, производился подсчет подроста и самосева. Описание напочвенного покрова выполнено по общепринятым методам в геоботанике, а обилие растений определялось по шкале Друде. Описание древесного яруса, таксация древостоя, определяющая возраст, диаметр, состав, полноту и запасы древесины, определялись по методу, широко используемому в лесоводстве. Лесовозобновительные процессы под пологом леса и на вырубках изучались по методу Ч. Дугаржава (1980). Обработка материалов проводилась с помощью программы статистического расчета CENOZ-4 Ч. Доржсурэна (1992).

Таблица

Динамика растительного покрова на сплошной вырубке в подтаежном разнотравно-осоковом сосняке

Виды и другие показатели	Под пологом леса		На 1-летней вырубке	
	Проективное покрытие, %	Встречаемость, %	Проективное покрытие, %	Встречаемость, %
Количество всходов и самосева, тыс. шт./га	**5125**	**30**	**750**	**10**
Pinus sylvestris	5125	30	750	10
Подлесок	**6.45**	**85**	**3.68**	**65**
Cotoneaster melanocarpus	–	–	0.1	5
Dasiphora fruticosa	0.35	30	0.78	20
Rosa acicularis	1.3	30	2.8	50
Spiraea media	4.8	40	–	–
Травяно-кустарничковый ярус	**30**	**100**	**22.5**	**100**
Achillea millefolium	0.05	5	0.03	5
Aconitum barbatum	0.48	50	0.03	5
Aconitum septentrionale	0.03	5	–	–
Agrimonia pilosa	0.28	35	0.08	10
Alopecurus pratense	0.08	10	–	–
Artemisia gmelinii	0.58	35	0.1	15
Artemisia lacinata	0.7	75	0.35	40
Artemisia sericea	0.08	10	0.08	10
Aster alpinus	0.23	25	0.03	5
Astragalus mongolicus	0.05	5	0.08	15
Bromus pumpellianus	0.18	30	0.23	30
Buplerium scorzonerifolium	0.03	5	–	–
Calamagrostis obtusata	–	–	0.03	5
Carex pediformis	4	95	5.95	100
Chamaenerion angustifolium	–	–	0.13	15
Chrysanthemum zawadskii	0.08	10	0.05	10
Crepis sibirica	0.1	15	0.03	5
Crepis sp.	0.13	25	–	–
Elymus sibiricus	0.38	35	–	–
Festuca ovina	0.13	10	0.03	5
Fragaria orientalis	0.03	5	–	–
Galatella dahurica	0.13	20	–	–
Galium boreale	0.33	55	0.15	15
Galium verum	0.28	35	0.03	5
Geranium pseudosibiricum	0.8	60	0.5	45
Geranium sibiricum	–	–	0.65	30
Geum aleppicum	–	–	0.03	5
Hemerocallis minor	0.7	65	0.1	20
Herminium monarchis	0.03	5	–	–
Heteropappus hispidus	0.13	20	–	–
Iris ruthenica	1	55	1.33	75
Leuzea uniflora	0.03	5	–	–
Phlomis tuberosa	2.8	100	0.03	85
Poa sibirica	0.03	5	–	–
Potentilla bifurca	0.15	25	–	–
Potentilla fragarioides	0.1	15	0.13	10
Potentilla tanacetifolia	0.3	35	0.13	20
Peucedanum salinum	0.1	5	–	–
Pulsatilla flavescens	0.95	60	0.4	40
Pyrola incarnata	–	–	0.03	5
Sanguisorba officinalis	0.83	100	0.95	75
Schizonepeta multifida	0.05	5	0.05	5
Scutellaria scordiifolia	0.25	35	0.28	15
Sedum aizoon	–	–	0.03	5
Stipa baicalensis	–	–	0.03	5
Stipa sibirica	0.18	10	–	–
Taraxacum officinale	0.1	20	0.08	10
Thalictrum minus	4.98	80	1.33	35
Thalictrum petaloidum	0.6	25	0.43	40
Thrimopsis lanceolata	–	–	0.03	5
Tragopogon trachycarpus	–	–	0.03	5
Trifolium lupinaster	0.03	5	–	–
Trisetum sibiricum	0.33	30	0.28	40
Valeriana officinalis	0.08	10	0.05	5
Vicia cracca	0.33	50	1.05	65
Vicia unijuga	–	–	0.05	5
Мохово-лишайниковый ярус	**0.08**	**10**	**0.43**	**20**
Ptilium crista-castrensis	0.05	5	0.05	10
Rhytidium rugosum	0.03	5	0.38	20
Коэффициент сходства с лесом, %:				
по ценотической значимости	100		56.9	
по видовому составу	100		70.1	
Число видов	**51**		**46**	

Исследованиями установлено, что под пологом соснового древостоя на контрольной пробной площади № 1 количество подроста и самосева сосны обыкновенной достигают 5125 особей в расчете на 1 га. В процессе рубки и трелевки деревьев на верхний склад были серьезно повреждены и уничтожены подрост и самосев, численность которых на вырубке в настоящее время не превышает 750 шт./га.

Известно, что удаление древесного яруса изменяет экологическую среду в лесном сообществе (увеличивается освещенность и температура приземных слоев воздуха, резко ослабляются конкурентные взаимоотношения растений в зоне корневых систем, иссушается подстилка и верхние гумусовые горизонты почвы, интенсивно развивается растительность в напочвенном покрове), что в определенной степени затрудняет прорастание семян сосны и развитие всходов. В первый год после рубки древостоя было выявлено снижение обилия подтаежных лесных видов, таких как *Thalictrum minus, Galium boreale;* активно осваивают освободившиеся экологические ниши и разрастаются лесостепные и степные виды: *Carex pediformis, Phlomis tuberosa, Sanguisorba officinalis, Vicia cracca*. Из прежнего состава полностью выпали подтаежные виды, такие как *Fragaria orientalis*, *Aconitum septentrionale* (табл.).

Сравнительный анализ растительного покрова лесного сообщества и вырубки показал, что между ними коэффициент сходства по видовому составу составляет 70.1 %, а по ценотической значимости — 56.9 %. Отсюда следует, что за 1 год после рубки древостоя видовой состав существенно не изменился, но ценотическая роль видов в сложении фитоценоза стала несколько иной.

Динамика растительности лесного сообщества под влиянием рубки показывает направление сукцессий фитоценозов на месте их производства. И. С. Мелехов (1975) отмечал, что понятие «возобновление леса», в конечном счете, можно рассматривать в широком биогеоценотическом или экосистемном смысле, т. е. как возобновление лесного сообщества, лесного биогеоценоза или лесной экосистемы. Таким образом, возобновление леса на сплошных вырубках представляет собой демутацию исходного лесного сообщества на месте вырубки. Если возобновление древесных пород на вырубках отсутствует, то сукцессия происходит в направлении дигрессии лесных сообществ и в дальнейшем приводит к их смене другими типами растительности. Нашими исследованиями установлено, что через год после удаления основной части древостоя в разнотравно-осоковом подтаежном сосняке (на вырубке) в Западном Хэнтэе коэффициент сходства с исходным лесным сообществом составляет по видовому составу 70.1, по ценотической значимости — 56.9 %.

Анализ результатов исследований позволил нам сделать следующие выводы:

1. В подтаежном разнотравно-осоковом сосняке после удаления древостоя (на вырубке) в травяно-кустарничковом ярусе исчезают отдельные лесные и появляются лесостепные и степные виды растений (*Carex pediformis, Phlomis tuberosa, Sanguisorba officinalis, Vicia cracca*).

2. На однолетней вырубке коэффициент сходства с исходным (контрольным) лесным сообществом составляет по видовому составу 70.1 %, по ценотической значимости — 56.9 %. Там начинает формироваться осоково-разнотравное сообщество.

3. Во время рубки древостоя были повреждены и частично уничтожены подрост и всходы сосны обыкновенной. Изменение экологических условий на вырубке (увеличение освещенности, иссушение верхних горизонтов почвы и т. п.), а также разрастание лесостепных и степных видов растений в напочвенном покрове создают определенные препятствия для прорастания семян и формирования подроста сосны обыкновенной.

4. Для получения достоверной информации о направленности и интенсивности лесовозобновительных процессов на вырубках в сосняках подтаежных в условиях Западного Хэнтэя требуется проведение многолетнего мониторинга состояния растительности на вырубках разных лет.

Список литературы

Доржсурэн Ч. 1992. Программа обработки материалов растительного покрова постоянной пробной площади исследования // Межинститутский научно-исследовательский сборник трудов. № 1. Улан-Батор. С. 16–19. — *Доржсурэн Ч.* 2009. Антропогенные сукцессии в лиственничных лесах Монголии. // Биологические ресурсы и природные условия Монголии М. 260 с. (Труды Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции; Т. 50.) — *Дугаржав Ч.* 1980. Естественное возобновление лиственницы сибирской в лесах Хангая: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск. 26 с. — *Леса* Монгольской Народной Республики (лиственничные леса Центрального Хангая). 1983. Новосибирск. 147 с. — *Мелехов И. С.* 1975. Биология, экология и география возобновления леса // Возобновление леса. М. С. 4–21. — *Тушигмаа Ж., Цэдэндаш Г., Доржсурэн Ч.* 2004. Изменение фитоценозов и лесовозобновление после рубок главного пользования в сосновых лесах в бассейне р. Шарынгол // Труды Института ботаники АНМ. Улан-Батор. № 14. С. 108–116. — *Ярмишко В. Т., Слемнев Н. Н., Потокин А. Ф., Ярмишко М. А., Доржсурэн Ч., Зоёо Д., Цогт З.* 2008. Анализ структуры и продуктивности подтаежных пойменно-долинных нарушенных лесных сообществ в Северо-Восточном Хангае (Монголия) // Раст. ресурсы. Т. 44. Вып. 4. С. 66–78.

ВЫСОКОСТВОЛЬНЫЕ ИВНЯКИ НА ЯМАЛЕ: ПРИЧИНЫ ШИРОКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ, СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ И МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ

Н. Г. Украинцева

Институт криосферы Земли СО РАН (Московское отделение)
119991, Москва, ул. Вавилова, 30/6. E-mail: ukraintseva@mail.ru

Ключевые слова: *высокоствольные ивняки, засоленные многолетнемерзлые породы, оползни.*

Введение. Об аномально широком распространении высокоствольных ивняковых тундр в северной Субарктике известно уже давно (Самбук, 1931; Сочава, 1934; Андреев, 1935, 1970; Данилов, 1958; Аврамчик, 1969; Андреяшкина, 1980; Ребристая и др., 1995; Jumponen et al., 1998; Поспелова, Поспелов, 2000; Sturm et al., 2001; и др.). Кустарниковые заросли ив высотой, как правило, до 1.5 м и более занимают огромные площади на Западном Ямале, к северу от долины р. Юрибей. Даже на топографических картах здесь преобладает зеленый цвет — цвет лесов и высоких кустарников. В южной тундре в аналогичных ландшафтных условиях доминируют низкорослые ерники, ивняки же встречаются фрагментарно. Однако никто из авторов не связывал эту аномалию с засоленностью поверхностных отложений. До сих пор мало сведений о пространственном распространении, высоте и продуктивности кустарниковых сообществ, а главное — о причинах их существования в столь высоких широтах.

Районы работ и результаты исследований распространения кустарниковых тундр. Фактический материал о распространении кустарниковых тундр на Ямале собран автором в ходе инженерно-геокриологической съемки, проводившейся полевыми отрядами ВСЕГИНГЕО в 1978–1980 и 1985–1989 гг. Исследовано более 25 ключевых участков площадью 15–20 км^2 каждый. В районе Бованенковского газоконденсатного месторождения (междуречье рек Мордыяха и Сеяха, Центральный Ямал) в 1997–2002 гг. проводились детальные описания растительности на опытном полигоне «Васькины Дачи», где с 1989 г. организован ежегодный мониторинг криогенных оползней скольжения (КОС).

Нами было выявлено, что существенное увеличение фитомассы ивняков в типичной тундре обусловлено совместным действием двух ведущих факторов: **засоленности** поверхностных отложений и **криогенных склоновых процессов**. При сходе оползня морские глины выходят на поверхность, начинается процесс их рассоления, повышается минерализация вод СТС, питающих корни растений. Относительное богатство минерального питания обусловливает своеобразие сукцессионных смен растительности на зарастающих оползнях — от пионерных луговых группировок до высокоствольных травяных ивняков (ассоциации *Salix glauca* и *S. lanata* высотой до 1.5 м). Благодаря специфическим процессам миграции минерализованных почвенных вод на оползневых склонах высокоствольные ивняки характеризуются повышенным содержанием химических элементов и аномально высокой биопродуктивностью. Богатый микроэлементный состав субстрата повышает морозостойкость ивы и позволяет ей создавать устойчивые группировки в подзоне типичных (северных субарктических) тундр (Ребристая, 1995; Украинцева, 1997). Ареал распространения ивняковых тундр совпадает с границей засоленных с поверхности морских суглинистых отложений. В южной тундре, где по данным Г. И. Дубикова и Н. В. Ивановой (1990) верхние горизонты ММП (до 10 м и более) протаивали и опреснились в эпоху климатического оптимума, низкая минерализация вод СТС и мощный моховый покров становятся критическим порогом для развития ивняков, и они уступают место низкорослым сообществам *Betula nana.*

На рис. 1 приведены гистограммы относительной протяженности и встречаемости кустарниковых тундр в типичной и южной тундре. За 100 % принята суммарная протяженность исследованных кустарниковых склонов. Затем подсчитана доля (относительная протяженность) сообществ с различными доминантами кустарникового яруса: ивняковых, ерниково-ивняковых (смешанных) и ерниковых. Аналогично определялась встречаемость сообществ — по числу выделов на профиле. Обе методики подсчета дали очень близкие результаты (см. рис. 1). В типичной тундре более 55 % склонов заняты ивняками, доля ерниковых сообществ составляет около 15 %. В южной тундре, напротив, резко доминируют ерники (более 80 %), а ивняковые тундры встречаются фрагментарно (10 %).

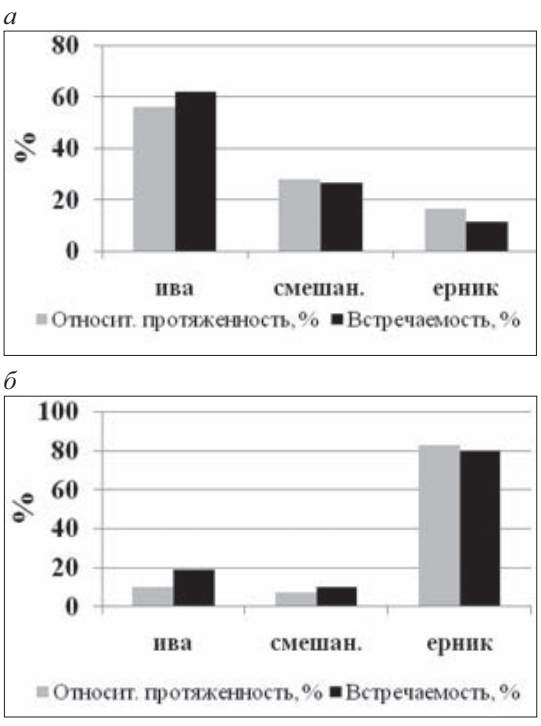


Рис. 1. Распространение кустарниковых сообществ в типичной (*а*) и в южной (*б*) тундре.

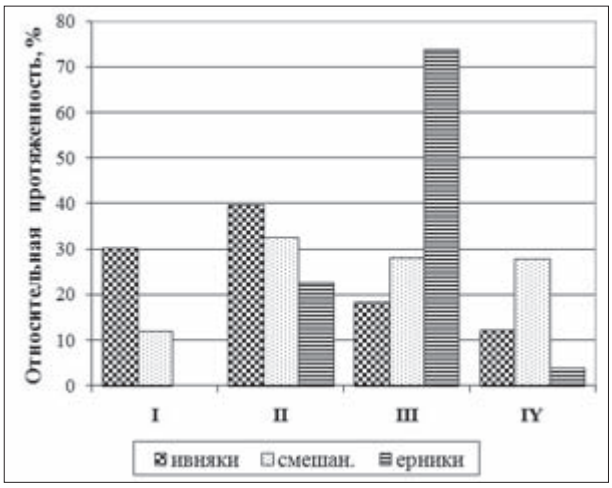


Рис. 2. Относительная протяженность кустарниковых тундр с разным напочвенным покровом.

Группы сообществ напочвенного покрова кустарниковых тундр: I — травяные (СПП мхов менее 30 %); II — мохово-травяные (СПП мхов 30–60 %); III — травяно-кустарничково-моховые (СПП мхов 80–100 %); IV –заболоченные, мохово-осоково-пушицевые (СПП мхов 60–100 %)

Важные закономерности выявлены при исследовании напочвенного покрова кустарниковых сообществ. На основании маршрутных описаний все кустарниковые сообщества были разделены на 4 группы по составу травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов (рис. 2). Оказалось, что в наземном покрове ивняков преобладает луговая травяная растительность, а моховый покров низкорослый и развит фрагментарно: 70 % ивняков относятся к двум первым группам (см. рис. 2). Первая группа — это разнотравно-злаковые (луговые) сообщества (*Poa alpigena* subsp. *colpodea, Puccinellia sibirica, Dupontia fischeri, Tripleurospermum hookeri, Ranunculus lapponicus, Trollius asiaticus, Valeriana capitata* и др.), где мохово-лишайниковый ярус развит очень слабо: СПП мхов составляет лишь 0–30 %. Вторая группа — переходная, с мохово-травяным напочвенным покровом. Травяный ярус представлен осоками, злаками и разнотравьем (*Carex concolor, C. arctisibirica, Calamagrostis holmii, Dechampsia borealis, Nardosmia frigida, Polemonium acutiflorum, Rubus arcticus*). Характерно небольшое участие хвоща (*Equisetum arvense* subsp. *boreale*) и кустарничков, чаще всего брусники и ивы полярной. СПП мохового яруса увеличивается до 30–60 %, в его составе наиболее типичны зеленые и политриховые мхи (*Drepanocladus uncinatus, Polytrichum juniperinum*).

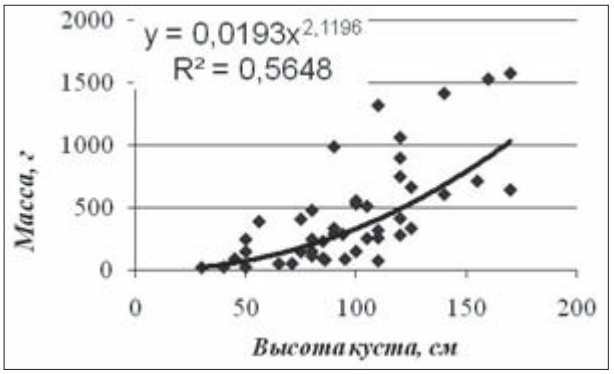
Смешанные ерниково-ивняковые тундры относительно равномерно распределены по всем 4 группам.

Ерниковые тундры, напротив, отличаются мощным и хорошо развитым моховым покровом и относятся к III группе (75 % сообществ). Доминируют *Dicranum elongatum, Hylocomium splendens, Aulacomnim turgidum, Ptilidium ciliare* и др. с небольшой (до 10 %) примесью лишайников (*Cetraria cucullata, Peltigera aphtosa*). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса снижается до 30–50 %, чаще всего преобладают *Eriophorum vaginatum* и кустарнички: *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Vaccinium uliginosum , Salix polaris*.

Резкие различия в напочвенном покрове ерниковых и ивняковых тундр, на наш взгляд, связаны с особенностями их произрастания. Ерники занимают наиболее стабильные, «закрепленные» участки склонов (террасовидные площадки, выпуклые гребнеобразные повышения), где СТС наиболее промыт и рассолен и ничто не препятствует развитию мохового покрова. Ивняковые тундры приурочены к участкам активизации оползневых процессов, где периодически происходит перемещение пород, кровля ММП выходит на поверхность и воды СТС обогащаются растворимыми минеральными соединениями. Динамичность и неустойчивость субстрата, а также повышенная минерализация вод СТС препятствуют развитию мохового покрова.

Относительное богатство минерального питания обусловливает своеобразие сукцессионных смен растительности на зарастающих оползнях (Ребристая и др., 1995; Ukraintseva, Leibman, 2000; Ukraintseva, 2008). Выявлены три основные стадии зарастания оползней и, в соответствии с ним, — три градации относительного возраста оползней: молодые, старые и древние (Лейбман и др., 2000; Ukraintseva et al., 2003; Лейбман, Кизяков, 2007). На молодых поверхностях скольжения оползней (через 10–15 лет после схода оползня) незадернованные участки чередуются с пионерными луговыми группировками с участи-

а



б

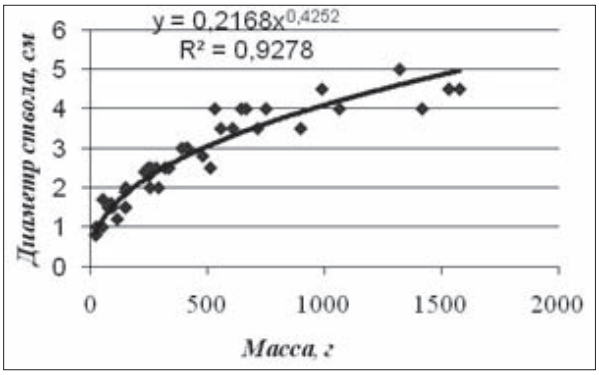


Рис. 3. Зависимость между массой ивы и метрическими параметрами: высотой куста (*а*) и диаметром ствола (*б*).

ем галофитов *Phippsia concinna, Tripleurospermum hookerii* и др. В то же время, на молодых оползневых телах сохраняются низкорослые кустарники (ива, ерник) и кустарнички, засыхают и деградируют мхи и появляются пионерные растения (злаки, осоки, хвощ). На старых оползнях (от 100–300 до 1000 лет) отмечена вторая стадия сукцессии — луговые осоково-злаковые сообщества с участием мхов и активным возобновлением ивы (подрост высотой 0.3–1.0 м). Этот ряд завершают высокоствольные ассоциации *Salix glauca и S. lanata* высотой до 1.5–2.0 м, характерные для древних оползней с относительным возрастом от 1000 до 2000 лет (Лейбман и др., 2000): разреженные «парковые» мохово-травяные ивняки на поверхностях скольжения и густые сомкнутые травяно-моховые ивняки на оползневых телах (Ребристая и др., 1995; Ukraintseva, Leibman, 2000; Ukraintseva et al., 2003).

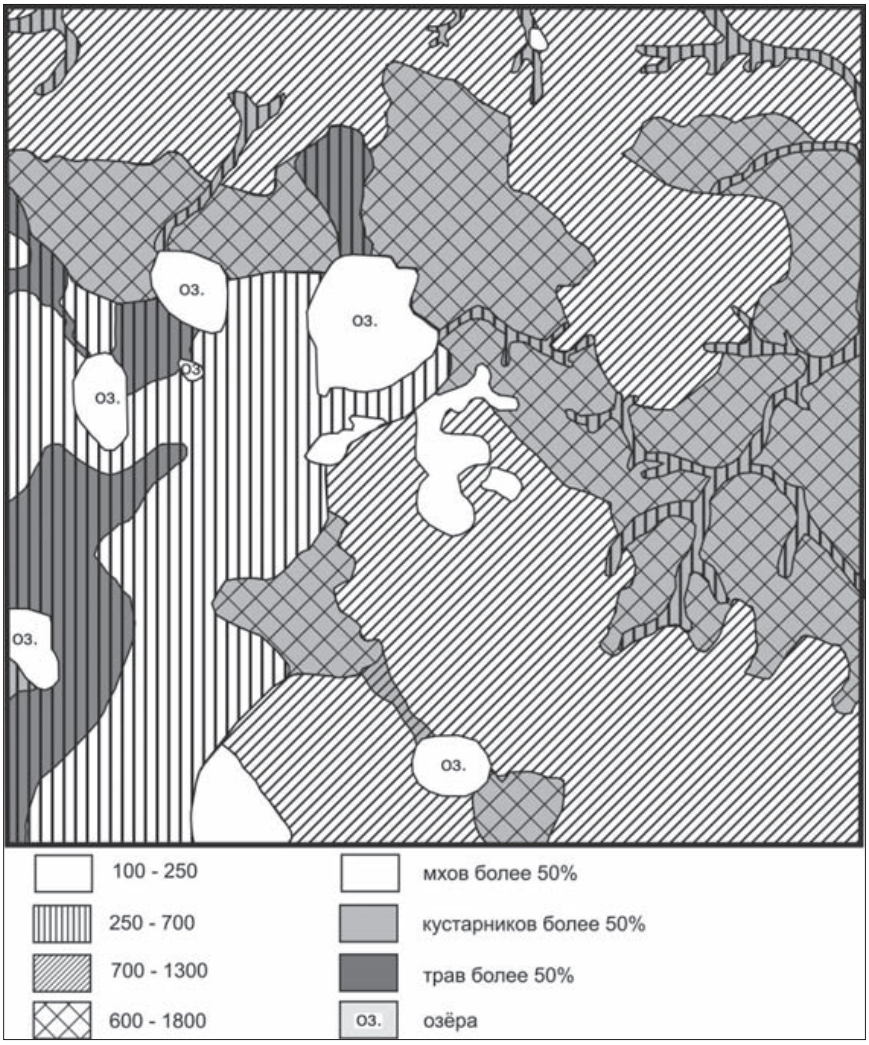


Рис. 4. Карта запасов и структуры надземной фитомассы полигона «Васькины Дачи» (фрагмент).

Методы оценки надземной фитомассы. На ключевом участке «Васькины Дачи» проведено исследование запасов надземной фитомассы и ее структуры для фоновых сообществ кустарничково-травяно-мохово-лишайниковых тундр и для высокоствольных ивняков оползневых склонов. Фитомасса травяных, моховых и кустарничковых ярусов определялась по стандартной методике путем взвешивания воздушно-сухого образца (с площадок 0.25 м^2) на аналитических весах, с последующим пересчетом в граммы на кв. метр (Раменский, 1971; Александрова, 1971; и др.). При подсчете надземного запаса кустарникового яруса существуют специальные методики. Для определения органического вещества, даваемого подлеском и подростом в лесной зоне, производят пересчет этих пород с определением средней высоты. Для сообщества пустынь подсчитываются и измеряются диаметры кустов по видам. (Родин и др., 1968). Для учета надземной фитомассы эти авторы использовали метод укосов для всего растительного яруса, в том числе для кустарника.

Из-за большой густоты ивняков, их преимущественно полустланиковой формы и невозможности обособления отдельных кустов методики, разработанные для лесной зоны и пустынь, оказались непригодны (невыполнимы) в тундрах Ямала. Для определения надземной фитомассы кустарникового яруса применен оригинальный метод «модельных стволов». На площадке 3×3 м подсчитывалось количество стволов, диаметр, длина и высота каждого ствола и отбирались несколько стволов для определения биомассы. Строились поля зависимости между метрическими параметрами стволов (диаметр, длина, высота) и их массой. С помощью величины достоверности аппроксимации (R^2) отбраковывались варианты, плохо описывающие зависимость ($R^2<<1$) (рис. 3, *а*). Наиболее достоверной оказалась связь между массой ствола ивы и его диаметром (рис. 3, *б*). Определена функция, аппроксимирующая поле зависимости массы ствола и диаметра с высокой достоверностью (0.9278). Она использована для вычисления фитомассы высокоствольных ивняков на Ямале. Зная диаметры стволов, можно на графике найти вес каждого ствола и, суммируя их, получить общий вес кустарников.

Результаты оценки надземной фитомассы. Результаты исследования запасов надземной фитомассы на ключевом участке «Васькины Дачи» были опубликованы ранее (Ukraintseva, Leibman, 2000; Ukraintseva et al., 2003). Стабильные участки характеризуются фитомассой от 800 до 1300 г/м^2, что соответствует данным Н. И. Базилевич (1993)по типичным тундрам Западной Сибири. На оползневых склонах фитомасса варьирует от 200–500 г/м^2 до 1800 г/м^2. Меняется и структура фитомассы. Выявлено 3 вида структур:

с преобладанием мхов, с преобладанием трав и с преобладанием кустарников. На стабильных фоновых участках типичных тундр резко преобладают мхи, на молодых оползнях — травы, а на старых и древних — высокие ивняки.

С помощью ГИС-технологий на ландшафтной основе построена карта запасов и структуры надземной фитомассы (рис. 4). На карте запасы надземной фитомассы изображены штриховкой, а структура — цветом. Растительные сообщества, в которых преобладает мохово-лишайниковый ярус, можно охарактеризовать, как имеющие зональные черты. Травяный ярус доминирует либо в сильно обводненных болотных сообществах, либо в пионерных группировках молодых оползневых склонов. Более 50 % в структуре надземной фитомассы занимают ивняки интразональных древних оползневых склонов.

Таким образом, природное обогащение растений, почв, пород и вод СТС химическими элементами — причина аномально высоких биоразнообразия и биопродуктивности, смещения к северу ареалов высокоствольных кустарников. Высокоствольные ивняки наступают на север вслед за процессом криогенного оползания на засоленных морских породах. В настоящее время северный предел их ареала достиг границы типичных и арктических тундр.

Список литературы

Аврамчик М. Н. 1969. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности // Бот. журн. Т. 54. № 3. С. 410–421. — *Александрова В. Д.* 1971. Опыт определения надземной и подземной фитомассы полярной пустыни на Земле Франца-Иосифа // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л. С. 33–37. — *Андреев В. Н.* 1935. Растительность и районы восточной части Большеземельской тундры // Тр. Полярной комиссии. М.; Л. Вып. 22. 97 с. — *Андреев В. Н.* 1970. Некоторые географические закономерности в распределении надземной фитомассы в тундровой зоне в связи с продвижением на север древесно-кустарниковой растительности // Биологические основы использования природы Севера (Материалы симп: Сыктывкар, 12–16 дек. 1966 г. АН СССР, Коми фил., Ин-т биологии, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова) / Отв.ред. Б. А. Тихомиров. Сыктывкар. С. 6–13. — *Андреяшкина Н. И.* 1980. Продуктивность растительности Приуральского сектора Субарктики и других районов Крайнего Севера // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск. С. 74–89. — *Базилевич Н. И.* 1993.Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М. 293 с. — *Данилов Д. Н.* 1958. Производительность ерников и ивняков в восточной части Большеземельской тундры // Бот.журн. Т. 43. № 3. С. 388–393. — *Дубиков Г. И., Иванова Н. В.* 1990. Засоленные мерзлые грунты и их распространение на территории СССР // Засоленные мерзлые грунты как основания сооружений // М. С. 3–9. — *Лейбман М. О., Кизяков А. И.* 2007. Криогенные оползни Ямала и Югорского полуострова. Москва; Тюмень. 206 с. — *Лейбман М. О., Кизяков А. И., Арчегова И. Б., Горланова Л. А.* 2000.Этапы криогенного оползания на Югорском полуострове и Ямале // Криосфера Земли. Т. 4. № 4. С. 67–75. — *Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н.* 2000. Реликтовые высокоствольные кустарниковые сообщества на северном пределе распространения (центральная часть гор Быранга, Таймыр) // Известия АН. Сер. географическая. № 4. С. 92–97. — *Раменский Л. Г.* 1971. Учет и описание растительности // Избранные работы. Л. — *Ребристая О. В., Хитун О. В., Чернядьева И. В., Лейбман М. О.* 1995. Динамика растительности на криогенных оползнях в центральной части полуострова Ямал // Бот. журн. Т. 80. № 4. С. 31–48. — *Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И.* 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л. 143 с. — *Самбук Ф. В.* 1931. Методика маршрутных исследований тундровых пастбищ // Тр. Полярной Комиссии АН СССР. Вып. 6. 48 с. — *Сочава В. Б.* 1934. Геоботанические исследования при внутрихозяйственном устройстве оленеводческих совхозов и колхозов. Л. 64 с. — *Украинцева Н. Г.* 1997. Ивняковые тундры Ямала как индикатор засоленности поверхностных отложений // Итоги фундаментальных исследований криосферы Земли // Новосибирск. С. 182–187. — *Jumponen A., Mattson K. et al.* 1998. Effects of Established Willows on Primary Succession on Lyman Glacier Forefront, North Cascade Range, Washington, U. S.A.: Evidence for Simultaneous Canopy Inhibition and Soil Facilitation // Arctic and Alpine Research. Vol. 30. No 1. P. 31–39. — *Sturm M., Racine C., Tape K.* 2001. Increasing shrub abundance in the Arctic // Nature. Vol. 411. P. 546–547. — *Ukraintseva N. G.* 2008. Vegetation Response to Landslide Spreading and Climate Change in the West Siberian Tundra // Proceedings of the Ninth Intern. Conf. on Permafrost. Fairbanks. June 29–July 3. Vol. 2. P. 1793–1798. — *Ukraintseva N. G., Leibman M. O.* 2000. Productivity of willow-shrub tundra in connection with landslide activity // “30th Arctic Workshop 2000”, INSTAAR, Boulder, Colorado, USA, 16–18 March 2000. P. 150–152. — *Ukraintseva N. G., Sreletskaya I. D., Ermokhina K. A., Ermakov S. YU.* 2003. Geochemical properties of plant-soil-permafrost system at landslide slopes, Yamal, Russia // Permafrost: Proceedings of the 8th Intern. Conf. on Permafrost, Zurich, Switzerland, 20–25 July 2003. Vol. 2. P. 1149–1154.

ОСОБЕННОСТИ GAP-ДИНАМИКИ В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

О. Н. Ухваткина, А. М. Омелько

Биолого-почвенный институт ДО РАН
690022, Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159. E-mail: IBSS@eastnet.febras.ru

Ключевые слова: *смешанные, хвойно-широколиственные, структура, подрост, дендрохронология, возобновление, gap-динамика.*

Смешанные кедрово-широколиственные и темнохвойно-кедрово-широколиственные леса занимают северо-восточную территорию Китая, Корейский полуостров, часть островов Японии и юг российского Дальнего Востока. В составе древостоев этих лесов участвуют 6–8 основных видов, образующих древостой (хвойные — *Pinus koraiensis, Picea jezoensis, Abies nephrolepis,* лиственные — *Betula costata*, *Tilia amurensis*, *Fraxinus manchzurica* и др.), а также ряд видов, играющих важную роль, но неявляющихся доминантами (например, виды рода *Acer*). Для таких лесов характерна сложная мозаичная структура древостоя, формирующаяся в результате воздействия микроклиматических условий и разнообразных сочетаний экологически разных видов, так называемая вертикальная сомкнутость древостоя и его динамика в пространстве и времени.

Одним из первых исследователей кедрово-широколиственных лесов был Б. А. Ивашкевич. Он высказал идеи о цикличности и стадиях развития сложных хвойно-широколиственных лесов (Ивашкевич, 1929). Развитие этих идей было продолжено в работах других исследователей (Колесников, 1956; Козин, 1981). В 1999 г. проведено исследование (Ishikava et al., 1999), где на примере развития старовозрастного кедрово-темнохвойного леса показано наличие нескольких поколений кедра, как и предполагал Б. А. Ивашкевич. В своей работе мы попытались ответить на ряд вопросов, касающихся обеспечения цикличности существования климаксового древостоя на примере смешанного кедрово-темнохвойно-широколиственного леса.

Методика. Дендрохронологический анализ проведен с использованием методики «boundary-line release criterion» (Black, Abrams, 2003). Для каждого годичного кольца рассчитывалось относительное изменение радиального прироста, выраженное в процентах (% GC), (Nowacki, Abrams, 1997). Далее вычисленные значения % GC распределяются в зависимости от предварительного роста дерева, и строится функция, описывающая эти значения с наиболее высоким значением R^2. Года, когда деревья показали % GC более 20 % от вычисленной для вида функции, указывают на улучшение условий роста дерева (growth release — GR).

Для анализа вертикальной структуры древостоя и выделения ярусов была использована методика *k*-средних. Анализ горизонтальной структуры древостоя проведен с помощью функции парной корреляции (Wiegand, Moloney, 2004; Wiegand et al., 2007): $g(r) = (2\pi r)^{-1} dK(r)/dr$. Здесь $K(r)$ — так называемая *K*-функция Рипли (Ripley, 1977). Для гомогенных точечных мозаик функция парной корреляции может быть определена как ожидаемая густота точек (деревьев) на расстоянии r от определенной точки, разделенная на густоту λ точек (Stoyan D, Stoyan H., 1994). При случайном размещении деревьев (гомогенный пуассоновский процесс) $g(r) = 1$. Значения функции парной корреляции больше единицы говорят о том, что есть тенденция к образованию групп, значения меньше единицы говорят о разреженности, что может означать ингибицию. Анализ проводился с помощь программы Programita (http://www.oesa.ufz.de/towi/towi_programita.html#ring).

Результаты. Всего для дендрохронологического анализа использовано 110 кернов взрослых деревьев 5 видов (*Picea jezoensis , Pinus koraiensis, Abies nephrolepis, Tilia taquetii, Betula costata*). Распределение числа деревьев, резко увеличивших радиальный прирост по десятилетиям, приведено для временного промежутка с 1800 по 1999 г. (см. рисунок). Наиболее достоверными декадами частичных распадов являются 1960–1969 гг. и 1980–1989 гг.

Во время вероятного частичного распада 1960–1969 гг. увеличение радиального прироста произошло у 87 % учтенных в эту декаду деревьев. Деревья, увеличившие прирост (прореагировавшие деревья), в этот временной промежуток были включены в дальнейший пространственный анализ.

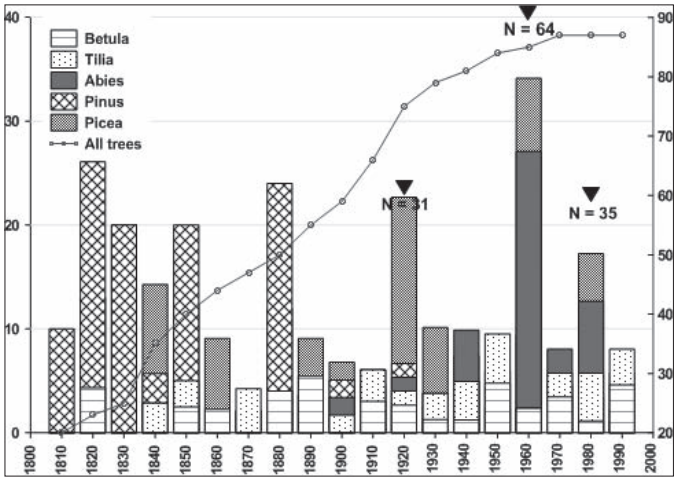


Рис. Распределение числа деревьев (%), показавших GR.
N — число деревьев, показавших резкое увеличение радиального прироста за декаду, All trees — общее количество деревьев, учтенных за декаду; *Abies — Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., Betula — *Betula costata* Trautv., *Pj — Picea jezoensis* Sieb. et Zucc, *Pk — Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc, *Tt — Tilia taquetii* C. K. Schneid.

Анализ вертикальной структуры древостоя позволил выделить 3 высотных кластера. Первый (подрост) включает 1866 деревьев высотой 0.1–4.7 м, второй (второй ярус древостоя) включает 174 дерева высотой 4.8–15.4 м, третий (первый ярус древостоя) включает 90 деревьев высотой 16–30 м.

Анализ горизонтальной структуры древостоя по каждому структурному элементу и взаимодействию между ними позволил получить следующие результаты.

Пни. В целом пни не сгруппированы, за исключением расстояний 4 и 5 м. Расположение пней положительно связано с расположением деревьев, показавших реакцию на расстояниях 6–11 м. Это позволяет предположить, что пни принадлежат деревьям, выпавшим в результате частичного распада древостоя в 1960–1969 гг.

Древостой, первый ярус. В целом деревья первого яруса расположены разреженно. Анализ расположения деревьев верхнего полога по видам показывает отсутствие явных групп или разреженности.

Анализ взаиморасположения деревьев разных пород в первом ярусе дал следующие результаты. *Pinus koraiensis* и *Betula costata* образуют смешанные березово-кедровые «пятна». *Tilia taquetii* отделяется от деревьев других видов и редко встречается в березово-кедровых пятнах. *Abies nephrolepis* и *Picea jezoensis* отрицательно связаны друг с другом и *T. taquetii*. Таким образом, деревья верхнего яруса не сгруппированы, но, тем не менее, образуют сложную «пятнистую» структуру. Выделяется мозаика смешанных березово-кедровых пятен, пятна *T. taquetii*, отчетливо отделяющиеся от предыдущих, а также пятна *P. jezoensis* и *A. nephrolepis*, которые отделяются от друг от друга и *T. taquetii*, но расположены независимо от березово-кедровых. Пятна не имеют четких границ и в значительной степени пересекаются друг с другом.

Пни и первый ярус в целом не связаны. Деревья, показавшие реакцию при дендрохронологическом анализе, сгруппированы на расстояниях 1–5 м.

Древостой, второй ярус. В целом, деревья второго яруса расположены независимо друг от друга. Но отдельные виды деревьев сильно сгруппированы. При этом структура расположения отдельных видов деревьев различна. Результаты этих трех анализов говорят о том, что во втором ярусе образуется мозаика — деревья сгруппированы, и группы разных видов отделяются друг от друга.

Деревья второго яруса в целом расположены независимо от деревьев первого яруса. Анализ расположения всех деревьев второго яруса относительно отельных видов первого также не выявляет четких закономерностей. Наиболее детальный анализ показывает отрицательную связь в расположении *P. koraiensis* второго яруса с *P. koraiensis* и *B. costata* первого яруса и, при этом положительную связь с *T. taquetii* первого яруса. То есть *P. koraiensis* во втором ярусе избегает смешанные березово-кедровые пятна и располагается под деревьями *T. taquetii*. Во втором ярусе *T. taquetii* показывает положительную связь с *P. jezoensis* первого яруса и отрицательную — с *T. taquetii* первого яруса и *A. nephrolepis*. Выявить достоверные связи для деревьев других пород не удалось. Например, анализ показывает, что *Abies ukurunduense* избегает практически все виды верхнего яруса, что может указывать на предпочтение располагаться в окнах, но связь очень слабая.

Расположение всех деревьев второго яруса отчетливо связано с расположением пней. Это справедливо и для отдельных видов второго яруса. Немного отклоняется от общей закономерности *T. taquetii*. Это может объясняться тем, что она присутствует в виде 3 больших групп в «западной» части пробной площади, а пни расположены по всей ее территории.

Связь между деревьями второго яруса и деревьями, показавшими реакцию на распад, отсутствует как в целом, так и отдельно по видам второго яруса.

Подрост. Подрост на пробной площади размещен очень неравномерно. Результат анализа показывает сгруппированность всего подроста на расстоянии 1–6 м. Отдельные виды подроста также сгруппированы, что означает, что подрост расположен группами. На небольших расстояниях (1–3 м) структура размещения подроста всех видов различна. Но на расстояниях от 3 метров сходную структуру размещения имеют *P. koraiensis*, *P. jezoensis* и (в несколько меньшей степени) *A. nephrolepis, A. ukurunduense*. Подрост *T. taquetii* расположен 3 отдельными большими группами.

Анализ показывает, что в целом структура подроста не зависит от структуры первого яруса древостоя.

Подрост отрицательно связан со вторым ярусом. Анализ расположения деревьев второго яруса по видам по отношению ко всему подросту показывает, что подрост отрицательно связан с хвойными видами деревьев второго яруса. Положительно подрост связан с лиственными деревьями — *A. ukurunduense* и *T. taquetii*. В целом можно отметить, что структура подроста в значительной мере определяется структурой второго яруса.

Весь подрост положительно связан с пнями на расстояниях 2–10 м. Анализ взаимосвязи пней и подроста по видам показывает отчетливую положительную связь для *A. ukurunduense* (2–5 м) и *P. koraiensis* (2–8 м). *T. taquetii* отрицательно связана с пнями на расстояниях 3–5 м, и положительно — на расстояниях 9–10 м.

Подрост в целом положительно связан с деревьями, показавшими реакцию на осветление в ходе частичного распада 1960–1969 гг.

Обсуждение. Согласно теории gap-динамики жизнь древостоя климаксового леса можно подразделить на следующие этапы: а) образование окна в пологе древостоя за счет усыхания или вывала взрослого дере-

ва, б) появление в окне многочисленного подроста, в) быстрое развитие подроста, заканчивающееся тем, что одно или несколько молодых деревьев врастают в полог и, таким образом, закрывают окно.

Результаты пространственного и дендрохронологического анализа структуры древостоя показывают, что обеспечение цикличности в смешанном кедрово-темнохвойно-широколиственном лесу происходит более сложным образом. Развитие подроста происходит поэтапно — от одного частичного распада древостоя к другому.

С расположением пней, оставшихся после частичного распада 1960–1969 гг. (о чем свидетельствует связь с прореагировавшими взрослыми деревьями), связан подрост и деревья второго яруса. При этом деревья второго яруса (приспевающие деревья основных видов) и подрост имеют отрицательную связь, т. е. второй ярус непосредственно определяет мозаику подроста. В то же время расположение подроста не определяется расположением деревьев первого яруса. Подрост накапливается как в окнах (в местах, не занятых вторым ярусом), так и под пологом древостоя, но выживание деревьев второго яруса во многом зависит от мозаики первого яруса, это подтверждает тот факт, что прореагировавшие деревья первого яруса в большинстве своем вышли в первый ярус после частичного распада.

Таким образом, частичный распад древостоя в 1960–1969 гг. произошел из-за выпадения отдельных деревьев, разбросанных по территории всей пробной площади, т. е. образовалось большое количество «окон» в верхнем пологе древостоя. Несколько деревьев пихты, находившихся во втором ярусе древостоя, получили достаточное количество света и вышли в первый ярус древостоя. Подрост, находившийся в то время под пологом древостоя, так же получил возможность развиваться и перешел во второй ярус, а на образовавшихся свободных участках начал накапливаться новый подрост. В настоящее время, на пробной площади видна следующая картина. Древостой первого яруса достиг своего максимального развития. Деревья *P. koraiensis*, *P. jezoensis* и *A. nephrolepis*, уже поражены гнилью ствола и в дальнейшем будут только выпадать. На смену им придет второй ярус, который на сегодняшний момент имеет в своем потенциале уже взрослые и гнилые внутри деревья *A. nephrolepis,* небольшое количество деревьев *P. koraiensis,* а также деревья *P. jezoensis* и лиственные деревья. В ярусе подроста сохраняется большое количество деревьев *P. koraiensis*, способных в будущем стать основой древостоя. При следующем частичном распаде система ярусов не только придет в движение, но образуются новые пятна подроста, новая мозаика расположения деревьев верхнего и второго ярусов. Следующий частичный распад вновь приведет эту систему ярусов в движение. Понятно, что частичные распады лишь отчасти синхронизированы по времени и площади древостоя, поэтому второй ярус древостоя достаточно разнороден — он состоит из групп приспевающих деревьев, имеющих разную высоту и жизненное состояние. Это может быть одной из причин формирования так называемой вертикальной сомкнутости (Козин, 1981), описанной для смешанных кедрово-широколиственных древостоев юга Дальнего Востока.

Таким образом, для обеспечения цикличности и непрерывности существования древостоя необходимы несколько частичных распадов, приводящих к осветлению нижних ярусов древостоя. Такое стадийное развитие подроста может приводить к появлению нескольких поколений хвойных пород, в частности кедра корейского (Ishikava et al., 1999).

Список литературы

Ивашкевич Б. А. 1929. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46. — *Козин Е. К.* 1981. Схема развития девственного пихтово-елового леса // Лесное хозяйство. № 10. С. 50–53. — *Колесников Б. П.* 1956. Кедровые леса Российского Дальнего Востока // Тр. ДО РАН. сер. бот. 2 (4). М.; Л. — *Black B. A, Abrams M. D.* 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. Ecological Applications. Vol. 13. P. 1733–1749. — *Ishikawa Y., Krestov P. V., Namikawa K.* 1999. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East // Journal of vegetation science. Vol. 10. P. 439–448. — *Nowacki G. J, Abrams M. D.* 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. Ecological Monographs. Vol. 67. P. 225–249. — *Ripley B. D.* 1977. Modeling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society. Series B. Vol. 39. P. 172–212. — *Stoyan D., Stoyan H.* 1994. Fractals, random shapes and point fields. Methods of geometrical statistics. John Wiley and Sons, Chichester, UK. — *Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N.* 2007. Species association in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. The American Naturalist. Vol. 170. P. E77–E95. — *Wiegand T., Moloney K. A.* 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, Vol. 104. P. 209–229.

ИЗМЕНЕНИЕ В СТРУКТУРЕ МАССИВА КОРЕННЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЗА 40-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД ПО МАТЕРИАЛАМ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ АЭРОФОТОСЪЕМКИ

В. Н. Федорчук[1], С. В. Тетюхин[2], М. Л. Кузнецова[1]

[1] ФГУ «Санкт-Петербургский НИИ лесного хозяйства»
194021, Санкт-Петербург, Институтский просп., 21

[2] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5. E-mail: piceaveps@yandex.ru, tsv1001@yandex.ru

Ключевые слова: *лесной массив, динамика, аэрофотоснимки, ветровал, окна.*

Объектом исследования является естественно развивающийся лесной массив резервата «Вепсский лес» (Федорчук и др., 1998) с преобладанием еловых древостоев. Резерват расположен на территории одноименного природного парка (Ленинградская область). Большинство лесных сообществ находятся на заключительной стадии восстановительной сукцессии, которая иногда называется стадией заключительного леса (Schmidt-Vogt, 1985).

Задача, поставленная в наименовании доклада, является частью программы исследования процессов формирования естественной структуры массивов еловых лесов на северо-западе Русской равнины. При этом под лесным массивом понимается пространственно единый комплекс лесных биогеоценозов на территории, однородной в ландшафтном и хозяйственно-историческом отношениях.

Исследование состоит из нескольких этапов.

1. Изучение естественной возрастной динамики отдельных древостоев на заключительной стадии восстановительной сукцессии и уточнение фаз такой динамики, в том числе по материалам постоянных пробных площадей (1973–2009 гг.).

2. Изучение существующей структуры и динамики естественно развивающихся лесных массивов (подробнее всего — на территории резервата «Вепсский лес»); для изучения динамики используются:

а) данные лесоустройства разных лет (1961–1993 гг.);

б) материалы выборочной таксации древостоев на постоянных круговых пробных площадях (1995–2008 гг.);

в) материалы периодической аэрофотосъемки (1970–2005 гг.);

г) результаты обследований и иные материалы.

3. Уточнение факторов, определяющих структуру естественно развивающихся лесных массивов и условия сукцессионной устойчивости массивов.

Побудительными мотивами для постановки такого рода исследований послужили противоречивые данные об устойчивости естественно развивающихся массивов таежных ельников, в том числе устойчивости таких показателей, как средний запас, состав и средний возраст древостоев массива (Глазов, 1976; Дыренков, Краснитский, 1982; Дыренков, 1984; Федорчук и др., 1998). Противоречивость обусловлена, в частности, недостатком материалов длительных наблюдений за конкретными лесными массивами.

На рис. 1 представлено изменение среднего запаса ельников резервата «Вепсский лес» по материалам лесоустройства и постоянных круговых пробных площадей (Шорохов и др., 2009б). Видно, что до 1983 г. запас увеличивался, в последующем — уменьшался. Наиболее очевидная причина уменьшения запаса — действие сильных ветров 1980-х и начала 1990-х гг., которые усилили процессы ветровала и бурелома. Если использовать термины, связанные с классификацией фаз возрастной циклической динамики еловых древостоев (Федорчук и др., 2011), то можно сказать, что в период до 1983 г. на территории резервата преобладали древостои в фазе нарастания запаса, после — древостои в фазе дигрессии запаса. Аналогичная тенденция прослеживается в изменении запаса еловых древостоев, представленных на части Центрально-Лесного биосферного заповедника (Федорчук и др., 2010).

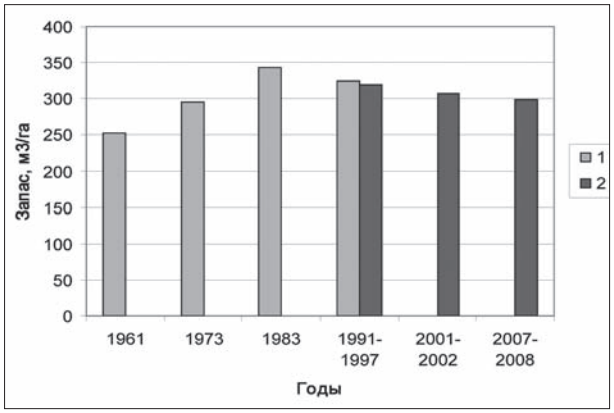


Рис. 1. Средний запас еловых древостоев резервата «Вепсский лес».

1 — по материалам лесоустройства; 2 — по материалам выборочной таксации на постоянных круговых пробных площадях.

Теперь рассмотрим изменение структуры массива в течение 1970–2005 гг., используя данные аэрофотосъемки. Применялись цветные спектрозональные аэрофотоснимки (АФС) 1970, 1981, 1991, 1996 и 2005 гг. масштаба 1 : 12 000 и 1 : 15 000. Они были предоставлены Санкт-Петербургскому НИИ лесного хозяйства лесоустроительным предприятием «Севзаплеспроект» (филиал ФГУП «Рослесинфорг»). Снимки обладают высокими дешифровочными возможностями (за исключением АФС 2005 г.), что позволяет выявлять и описывать достаточно мелкие участки лесного покрова.

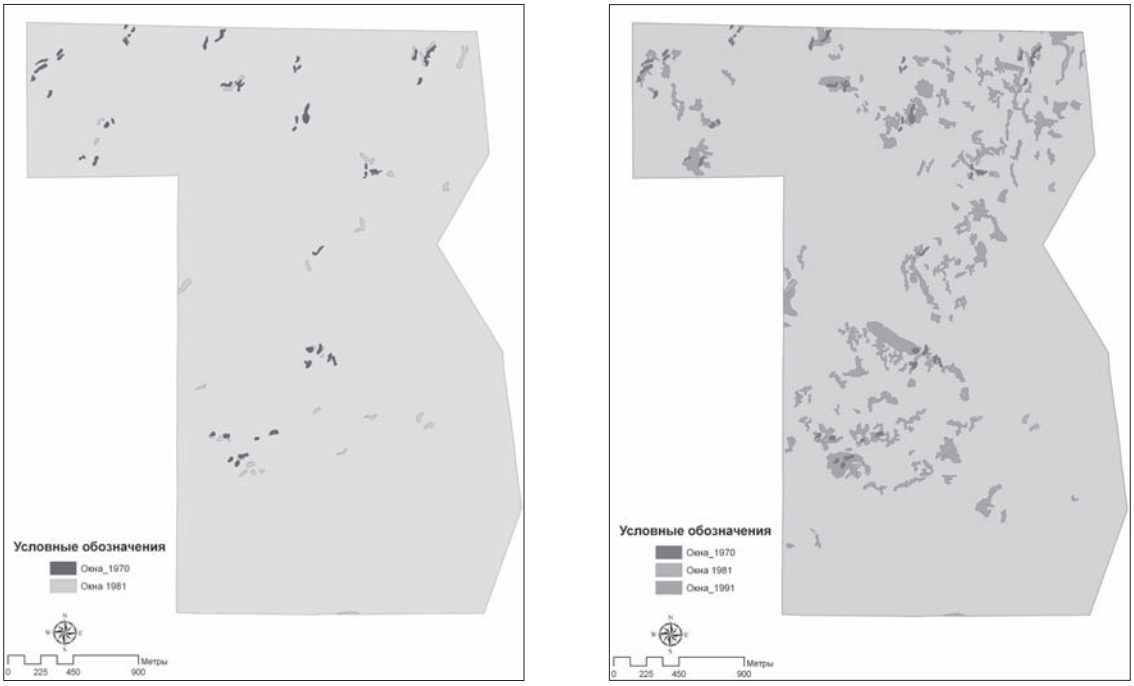


Рис. 2. Векторные слои, полученные при дешифрировании аэрофотоснимков 1981 и 1991 годов.

Были поставлены следующие частные задачи: определить количество и площадь «окон» (прорывов в пологе древостоев), образовавшихся за указанный период в результате ветровала, бурелома и усыхания деревьев, приуроченность этих окон к разным местоположениям, типам древостоев и лесорастительным условиям, а также оценить ход естественного возобновления древесных пород в таких «окнах».

При дешифрировании АФС учитывались только «окна» площадью более 150 м^2 (0.015 га). Их минимальный размер на снимке превышает 1 мм^2. Мелкие «окна», образовавшиеся в результате гибели нескольких деревьев, не учитывались. Контуры «окон», полученные по АФС 1970–2005 гг., затем оцифровывались; при этом контуры «окон» разных лет накладывались на общую основу.

При определении приуроченности «окон» к различным элементам ландшафта и лесного покрова использовалась составленная для резервата геоинформационная система (ГИС). В качестве картографической основы взяты топографические карты, с которых в результате оцифровки были получены векторные слои, в частности, гидросеть, изолинии и отметки абсолютных высот, линейные объекты и др. При создании электронной базы данных таксационных выделов использовались: планы лесонасаждений, планшеты и таксационные описания лесоустройства 1961, 1973, 1983, 1995 гг., карты растительных ассоциаций (по доминантам ярусов), местообитаний, почв, типов леса, возрастной структуры древостоя.

Результаты дешифрирования АФС и обработки материалов аэрофотосъемки показали следующее. До 1981 г. площадь «окон» составляла около 0.5–0.7 % площади лесов. Эта величина, возможно, являлась нормальной (стандартной) для существовавшего состояния древостоев лесного массива. В 1982–1991 гг. образование «окон» достигло максимальной интенсивности в связи с повторяющимися ураганными ветрами (рис. 2 и 3). Площадь «окон», образовавшихся в этот период, превысила 50 га, что составляет более 7 % площади всех древостоев лесного массива. В 1992–2005 гг. интенсивность образования «окон» снизилась.

Самые крупные «окна» образовались на границе с безлесными пространствами. Многие «окна» вытянуты с северо-запада на юго-восток по направлению действия наиболее сильных ветров, имеют форму узких коридоров и часто приурочены к склонам. Наибольшая площадь «окон» отмечена в еловых древостоях (рис. 3), однако относительная доля «окон» больше в осинниках, где они составили около 55 % площади этих древостоев (в ельниках — около 16 %, в березняках — 24 %, в сосняках — около 10 %). По размеру преобладают небольшие «окна» площадью менее 0.25 га (рис. 4). Больше всего «окон» в еловых древостоях образовалось на месте ельников черничных (19 % площади ельников этого типа) и черничносфагновых (17 %), в сосняках — на месте сосняков черничных (16 % площади этого типа). В других ти-

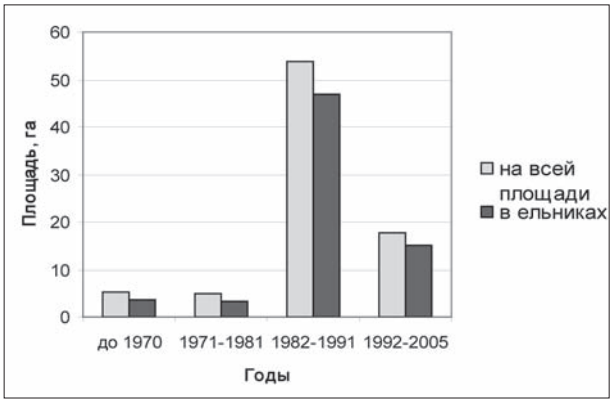


Рис. 3. Площадь «окон», образовавшихся в разные периоды.

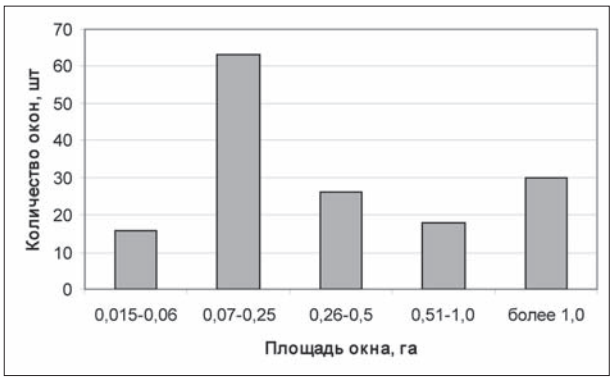


Рис. 4. Распределение количества «окон» по их площади.

пах еловых и сосновых лесов площадь «окон» гораздо меньше. Хвощово-сфагновые и травяно-болотные ельники, в которых отмечена наибольшая площадь «окон» на территории Центрально-Лесного заповедника (Георгиевский, 1992), в резервате «Вепсский лес» не представлены. Чаще всего подвержены ветровалам древостои относительно разновозрастной структуры (на 16 % их площади) и условно одновозрастные (14 %); в абсолютно разновозрастных древостоях «окна» занимают около 10 % площади.

В местах образования «окон» формируются древостои с преобладанием ели, возникшей из подроста. Это относится даже к самым крупным вывалам. По данным 1994–1995 гг. только в 3 из 21 крупных «окон» доля ели в составе молодого древостоя была 30–40 % (по числу стволов), в остальных случаях больше. Высота подроста ели в момент образования «окна» составляла в основном 0.25–1.50 м, реже — более 1.5 м. Экземпляры ели отличались по возрасту на 30–40 лет, т. е. формирующийся ельник имеет условно-одновозрастную структуру. Возраст березы свидетельствует о том, что она появилась сразу после образования «окна». Ее участие в составе формирующегося древостоя в большинстве случаев не превышало 30 %. На долю рябины в начальной фазе формирования древостоя приходилось обычно менее 20 %. Присутствие осины незначительно. Приведенные данные по возобновлению древесных пород в «окнах» в целом сходны с теми, что получены в Центрально-Лесном заповеднике (Пукинская, 2007). Однако роль ели в зарастании «окон» гораздо значительней на территории резервата «Вепсский лес». Это может быть связано с более северным положением резервата и преобладанием бедных почв (типы леса: ельник черничный, долгомошно-черничный, чернично-сфагновый), а также с меньшим участием в составе исходных древостоев лиственных пород. Таким образом, материалы по зарастанию «окон» свидетельствуют об устойчивости позиции ели в лесном массиве резервата, а также подтверждают возможность реконструкции истории формирования массива по данным о возрастной структуре древостоев.

Процесс интенсивного образования «окон» в течение 1980–1990-х гг. является одним из этапов формирования естественной структуры массива еловых лесов на заключительной стадии сукцессии. Этот процесс особенно распространен в том случае, когда экологические условия способствуют преобладанию на территории массива не абсолютно разновозрастных, а относительно разновозрастных и условно одновозрастных ельников. Именно такой массив и представлен в резервате «Вепсский лес». Более детальные исследования возрастной структуры древостоев отдельных частей массива показали (Шорохов и др., 2009а), что роль нарушений в естественной динамике еловых лесов очень существенна, но процесс образования «окон» не является равномерным; в частности, предыдущий максимум появления «окон» отмечен 160–200 лет тому назад.

Список литературы

Георгиевский А. Б. 1992. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. Т. 77. № 6. С. 52–62. — *Глазов Н. М.* 1976. Статистический метод в таксации и лесоустройстве. М. 144 с. — *Дыренков С. А.* 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л. 174 с. — *Дыренков С. А., Краснитский А. М.* 1982. Основные функции заповедных территорий и их отражение в режиме охраны лесных экосистем // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 6. С. 105–114. — *Пукинская М. Ю.* 2007. Формирование древостоев на сплошных вывалах в Центрально-Лесном заповеднике // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конф. Ч. 2. Петрозаводск. С. 145–148. — *Федорчук В. Н., Кузнецова М. Л., Андреева А. А., Моисеев Д. В.* 1998. Резерват «Вепсский лес». Лесоводственные исследования. СПб. 208 с. — *Федорчук В. Н., Тетюхин С. В., Шорохова Е. В., Кузнецова М. Л.* 2010. Устойчивость во времени естественно развивающихся лесных массивов // Проблемы лесоведения и лесоводства. Материалы Всерос. конф.: Четвертые Мелеховские научные чтения. Архангельск. С. 46–48. — *Федорчук В. Н., Шорохова Е. В., Шорохов А. А., Кузнецова М. Л.* 2011. Возрастная динамика еловых древостоев северо-западной части Русской равнины // Лесоведение. № 3. С. 3–13. — *Шорохов А. А., Шорохова Е. В., Федорчук В. Н.* 2009а. Лесной массив как объект лесоводственно-экологических исследований // Тр. СПбНИИЛХ. Вып. 1 (18). СПб. С. 75–85. — *Шорохов А. А., Шорохова Е. В., Федорчук В. Н., Кузнецова М. Л.* 2009б. Изменения в структуре естественно развивающегося лесного массива по данным периодической выборочной таксации древостоев // Тр. СПбНИИЛХ. Вып. 3 (20). СПб. С. 47–58. — *Schmidt-Vogt H.* 1985. Struktur und Dynamik natürlicher Fichtenwälder in der borealen Nadelwaldzone // Schweiz. Z. Forstwes. Bd. 136. № 12. S. 977–994.

СТРУКТУРОГЕНЕЗ КУСТАРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПОВЕДНИКА «ХОМУТОВСКАЯ СТЕПЬ»

Т. В. Фицайло

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601, Украина, Киев-1, ул. Терещенковская, 2. E-mail: fitsailo@yahoo.com

Ключевые слова: *кустарниковые сообщества, эколого-генетический ряд, «Хомутовская степь».*

Усиление антропогенных влияний на естественные экосистемы повлияло на распространение кустарниковых группировок, но и раньше они занимали большие площади в тех регионах, орографические особенности которых обуславливали большую, чем на равнинах, напряженность эрозионных процессов.

Отделение Украинского природного степного заповедника «Хомутовская степь» имеет площадь 1030.4 га, расположено севернее с. Хомутовое на левом берегу р. Топкий Еланчик, Донецкой области, в 20 км от северного побережья Азовского моря, и характеризуется типичными чертами степной зоны.

По физико-географическому районированию эта территория приурочена к Приазовской береговой равнине, которая относится к Приазовской северностепной провинции. Для района характерны длинные, неглубокие и малоразветвленные балки с пологими склонами. Склоны и долины балок, являясь наиболее динамичными элементами рельефа, выступают как связующие звенья между лессовыми водораздельными равнинами и речными аллювиальными террасами (Ланько, 1968). Территория заповедника с востока на запад расчленена системой балок, на крутых склонах которых, а также на склонах речной долины обнажаются сарматские известняки.

Кустарниковая растительность «Хомутовской степи» представлена отдельными, диффузно разбросанными по степи, приуроченными чаще к депрессивным формам рельефа (балок, котловин стока, речных долин) деревьями и кустарниками, которые кое-где группируются в небольшие куртины, формируя моно- и полидоминантные заросли и встречаются на периферии древесно-кустарниковых зарослей с господством *Ulmus carpinifolia* и *U. suberosa*, *Prunus spinosa, Rhamnus cathartica*.

Среди разных классов кустарниковой растительности нами анализируется ***Rhamno-Prunetea*** Rivas Goday et Carb. 1961, который является наиболее интересным в экологическом и ценотическом аспекте, так как данные сообщества выступают часто как сукцессионные стадии регенерации леса и, прежде всего, как форпосты процесса залесения территорий в качестве лесных островков, полос или полуестественных бордюров (Фіцайло, 2005; Фицайло, 2008). Значительные различия некоторых фитоценозов дают возможность разделить (условно) кустарниковые сообщества на 2 группы: ценозы с доминирующей ролью *Prunus stepposa* и ценозы с преобладанием двух степных кустарников *Caragana frutex* и *Amygdalus nana*. Основные различия наблюдаются по влажности почвы, содержанию карбонатов, минеральных солей в почве и кислотности почвы (Фіцайло, 2007). Это объясняется и ценотическими и геоморфологическими особенностями местообитаний.

Характерные и наиболее распространенные заросли степных кустарников «Хомутовской степи» — терновники и их производные. Площади терновых куртин небольшие, в очертаниях имеют вид круглых и овальных пятен, которые кое-где в котловинах и балках сливаются в продолговатые массивы. Монодоминантные сообщества *Prunus stepposa* приурочены преимущественно к склонам северо-западной экспозиции (<5–10°). В кустарниковом ярусе, сомкнутость которого 0.7–0.8, кроме *P. stepposa* спорадически по краям куртин встречаются *Lonicera tatarica* и *Amygdalus nana.* Высота терна варьирует от 50 см (на периферии) до 3 м (в центре куртины). Травяной покров очень разреженный (проективное покрытие до 15 %), маловидовой (9–14 видов), преобладают теневыносливые нитрофилы (*Galium aparine, Geum urbanum, Ballota ruderalis*), а также присутствуют, с минимальным обилием, типичные степные виды (*Poa angustifolia, Salvia nemorosa, Vinca herbacea*). В подавляющем большинстве случаев описываемые ценозы связаны с выщелоченными черноземами, входящими в один элювиальный ряд с оподзоленными черноземами и оподзоленными почвами лесного типа.

Достаточно редко встречаются сообщества, где по периферии терновой куртины образуется пояс с *Amygdalus nana.* Травяной ярус (проективное покрытие 5–10 %), представлен степными и опушечными видами: *Elytrigia repens, Galatella novopokrovskii, Phlomis tuberosa, Thalictrum minus, Vicia tenuifolia*. Видовой состав сообществ насчитывает 9–23 вида. Такие сообщества формируются на южных и юго-восточных склонах балок.

Далее, со временем, в середине терновой куртины образуется прогалина (вследствие отмирания более старых стволов), и с птицами сюда попадают плоды *Rhamnus cathartica.*

Сообщества с *Rhamnus cathartica* менее распространены в заповеднике, чем терновники, но также являются одними из наиболее характерных кустарниковых фитоценозов заповедника (Ткаченко та ін., 1998). Формируются на лессовых склонах разной экспозиции, на смытых черноземных почвах. В кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.6–0.9) кроме *Rhamnus cathartica*, *Prunus stepposa, Euonymus europaea* присутствуют также *Sambucus nigra, Lonicera tatarica.* В травянистом ярусе (проективное покрытие 5–30%) преобладают ксеромезофильные виды.

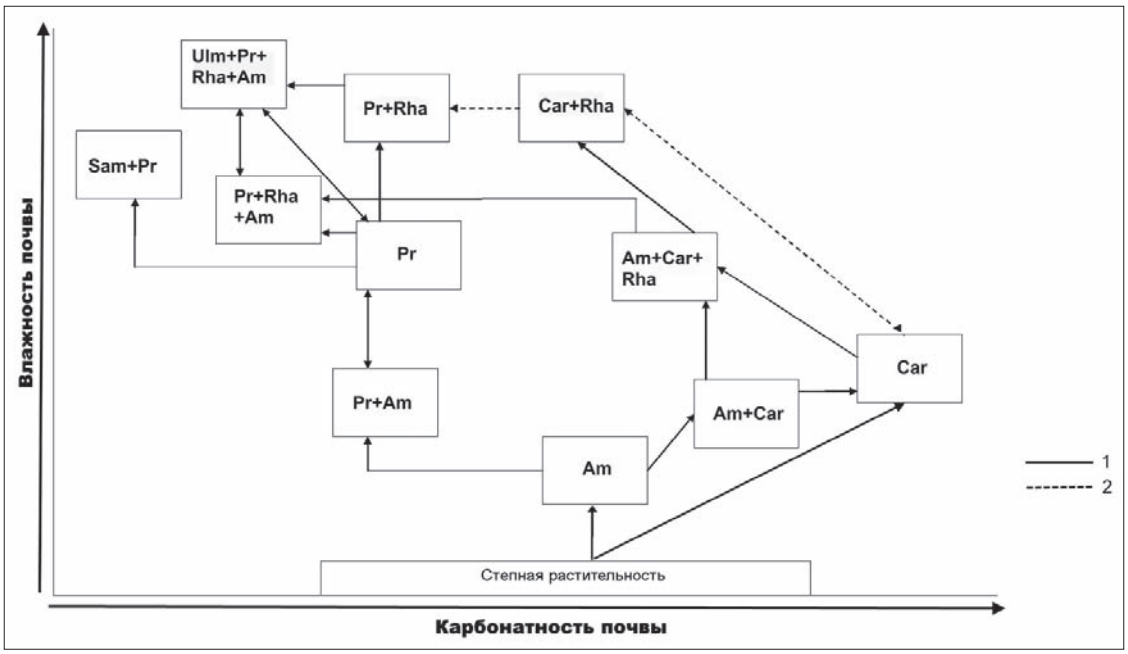


Рис. Эколого-генетический ряд развития кустарниковой растительности заповедника «Хомутовская степь».
1 — основные связи, 2 — неопределенные (возможные) связи. Am — *Amygdalus nana*, Car — *Caragana frutex*, Pr — *Prunus stepposa*, Rha — *Rhamnus cathartica*, Sam — *Sambucus nigra*, Ulm — *Ulmus carpinifolia.*

Следующий этап — многокомпонентные кустарниковые сообщества *Prunus stepposa* + *Rhamnus cathartica* + *Amygdalus nana*. Сообщества формуются на лессовых склонах (<10–25°) южной и юго-восточной экспозиции, на смытых черноземах. Заросли имеют 3-ярусное строение. 1-й ярус (кустарниковый), сомкнутостью 0.3 и высотой 2.5–3.0 м, создают *Rhamnus cathartica* и *Rosa corimbifera.* 2-й ярус (кустарниковый), сомкнутостью 0.6 и высотой 2.0 м, сформирован *Prunus stepposa* с незначительным участием *Euonymus europaea* и *Caragana frutex.* В формировании 3-го (травяного) яруса (проективное покрытие 5–20 %, видовая насыщенность — 9–15 видов) принимают участие типичные степные виды — *Salvia nutans, Vincetoxicum maeoticum, Scorzonera ensifolia*.

Достаточно обособленно располагаются сообщества *Sambucus nigra* + *Prunus stepposa*, которые образовались вследствие антропогенного влияния. Кустарниковый ярус (высотой до 3.0 м, сомкнутость крон 0.7–1.0) формируют *Sambucus nigra, Prunus stepposa, Lonicera tatarica, Acer negundo*. Данные сообщества имеют в своем составе много рудеральных видов: *Sambucus nigra, Acer negundo, Chelidonium majus, Heracleum sibiricum, Galium aparine, Lonicera tatarica, Rubus caesius.* Встречаются возле усадьбы заповедника, вдоль дороги.

В распространении сообществ с *Caragana frutex* и *Amygdalus nana* в «Хомутовской степи» наблюдается тяготение их к высококарбонатным, разной степени эродированным почвам. Оптимум их распространения ограничивается, с одной стороны, увеличением мощности почвы на плато, а с другой, увеличением петрофитности биотопов на крутых склонах с обнажениями известняка (для *Caragana frutex*) (Ткаченко та ін., 1998; Ткаченко, 2004).

Сообщества *Amygdalus nana* + *Caragana frutex* распространены на участках юго-восточной экспозиции (< 5°). В кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.7–1.0, высота 0.8 м), кроме *Caragana frutex* и *Amygdalus nana*, встречаются также *Rosa corymbifera* и поросль *Prunus stepposa.* Травяной ярус (покрытие 5–20 %) сформирован степными и опушечными видами: *Salvia nemorosa*, *Galatella novopokrovskii, Phlomis tuberosa, Thalictrum minus, Vicia tenuifolia* и др. Общий видовой состав сообществ представлен 9–14 видами.

Сообщества *Amygdalus nana*+*Caragana frutex* + *Rhamnus cathartica* формируются на выровненных участках верхних частей склонов балок, преимущественно южной экспозиции. Здесь почвы обычно находятся на начальной стадии выщелачивания. В 1-м кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.3, высота 1.8–2.3 м) преобладает *Rhamnus cathartica* (расположен в центре куртины), с незначительным участием встречаются *Rosa corymbifera* и *R. lapidosa*. 2-й ярус (сомкнутость 0.6, высота 1.0–1.5 м) образован *Amygdalus nana* и *Caragana frutex*, кроме них имеются *Euonymus europaea, Lonicera tatarica* и поросль *Crataegus fallacina.* В травяном ярусе (проективное покрытие 5–15 %) наблюдается резкое господство степных видов *Galatella novopokrovskii, Asparagus polyphyllos, Salvia nemorosa.* Также значительное участие в формировании данных ценозов принадлежит опушечным видам — *Thalictrum minus, Vicia tenuifolia, Viola ambigua.*

Сообщества *Caragana frutex*+*Rhamnus cathartica* — с доминированием *Caragana frutex,* занимают выровненные участки «абсолютно» заповедной степи. Эти сообщества достаточно немногочисленны и нестабильны в своей структуре, очень быстро они трасформируются в более сложные сообщества.

Останцы байрачного леса в «Хомутовской степи» представлены несколькими небольшими куртинами с участием *Ulmus carpinifolia*. Куртины по периметру окружены зарослями терна и жостера с незначительным участием миндаля степного.

Сейчас наблюдается тенденция быстрого увеличения площадей кустарниковых зарослей, за последние десятилетия они увеличились с 6.8 до ~20 %. Режим невмешательства способствует появлению многих кустарниковых пород в степи. Обобщению наших представлений о сущности изменений ценоструктур в значительной степени будет способствовать также детализированный эколого-генетический ряд развития кустарниковой растительности (рис.).

Поскольку не все звенья ценогенеза можно соединить в сплошные цепи последовательных преобразований, остается предположить, что отдельные звенья являются остатками каких-то потерянных ценоструктур или же нестабильными во времени ценозами (под действием природных условий и антропогенных влияний) и могут быть тупиковыми.

Список литературы

Ланько А. И. 1968. Степная область северо-восточного Приазовья // Физико-географического районирования Украинской ССР / Под ред. В. П. Попова, А. М. Маринича, А. И. Ланько. Киев. С. 413–423. — *Ткаченко В. С.* 2004. Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. Київ. 184 с. — *Ткаченко В. С., Дідух Я. П., Генов А. П.* та ін. 1998. Український природний степовий заповідник. Рослинний світ. Київ. 280 с. — *Фіцайло Т. В.* 2005. Синтаксономія чагарникової рослинності (клас *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961) заповідника Хомутовський степ // Науковий вісник Чернівецького ун-ту: Зб. наук. праць. Вип. 260. Біологія. Чернівці. С. 148–167. — *Фіцайло Т. В.* 2007. Синфітоіндикаційна характеристика чагарникової рослинності класу *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961 України // Укр. ботан. журн. 64. № 1. С. 88–97. — *Фицайло Т. В.* 2008. Кустарниковая растительность класса *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Borja Carbbonll ex Tx. 1961 Украины // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат. всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.) Ч. 5: Геоботаника. Петрозаводск. С. 325–327.

ОПЫТ СОЗДАНИЯ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЮЖНОМ ПРЕДЕЛЕ ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ В МОНГОЛИИ

В. Т. Ярмишко[1], Ж. Тушигмаа[2], Х. Цедэндаш[3], М. А. Ярмишко[1]

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: vasiliyarmishko@yandex.ru

[2] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5. E-mail: tushig_i@yahoo.com

[3] Институт ботаники АНМ
Монголия, Улан-Батор-210351, проспект Жукова, 77

Ключевые слова: *сосна обыкновенная, лесные культуры, сохранность, прирост, состояние.*

Леса Монголии характеризуются уникальными особенностями как по местоположению на южной границе главных лесообразующих пород, так и по широчайшему спектру экологических режимов в горах с резко континентальным криоаридным климатом. Подобные условия определяют многообразие типов леса в вертикально-поясных комплексах и разную направленность развития экосистем после воздействия природных и антропогенных факторов. За последние десятилетия на общем аридном фоне половина лесов Монголии пройдена пожарами, значительные площади повреждены насекомыми, высокопроизводительные древостои подтаежного пояса практически вырублены, продолжаются в настоящее время бессистемные, самовольные порубки всех легкодоступных насаждений. Естественно, что в такой ситуации рекомендации и меры по разумному использованию, возобновлению и сбережению лесных ресурсов должны базироваться на теоретических представлениях и практических знаниях о закономерностях восстановительной и сукцессионной динамики растительных сообществ на лесных местообитаниях.

Комплекс лесовосстановительных мероприятий складывается из мер содействия естественному лесовозобновлению (сохранение подроста, оставление деревьев-семенников, применение или неприменение частичной обработки почвы и лесных культур (сплошных или частичных). Способы лесовосстановления, ориентированные в основном на сплошные рубки, оказывают существенное влияние на биоразнообразие в формирующихся на вырубках лесах. При этом следует иметь в виду, что на южном пределе произрастания древесных пород Монголии основу лесоэксплуатационного фонда составляют коренные лесные экосистемы, затронутые выборочными рубками слабой или средней (до 40 % запаса) интенсивности.

Лесовосстановительным процессам на вырубках часто препятствуют два фактора — пожары и густой травяной покров. Травяно-кустарничковый ярус моментально восстанавливается после пожаров и бурно развивается, особенно во влажные годы, тем самым препятствуя прорастанию семян и развитию всходов древесных пород. На луговых или остепненных участках, некогда покрытых древесной растительностью

и примыкающих к лесным опушкам, одним из факторов, ограничивающих распространение леса, является выпас домашнего скота. При кажущейся простоте трофического воздействия животных на растения оно может проявляться в сложной схеме биоценотических отношений лесообразовательного процесса.

Искусственное лесовосстановление на вырубках, полянах и прогалинах, хотя и определяется крайней необходимостью, применяется большей частью как дополнение к естественному. В настоящее время в северных (лесных) районах Монголии развиваются питомнические хозяйства для удовлетворения потребностей в посадочном материале древесных и кустарниковых видов растений.

Настоящие исследования проводились в западной части Хэнтэйского нагорья, которое имеет специфические климатические и географические особенности по сравнению с другими лесными районами Монголии. Район исследования с восточной стороны граничит с центральной частью Хэнтэйского нагорья, с западной стороны — со степью Монгольской Даурии. В этом районе нет высоких гор, большая часть территории занята преимущественно сосновыми лесами на высоте 1200–1400 м над ур. м. Северные и южные склоны гор заняты более густыми лесами, а места, разделенные крупными реками и ручейками, и крутые южные склоны безлесные. Растительный мир там разнообразнее и богаче по сравнению с тайгой. Лес обогащен с многочисленными степными, луговыми элементами. Кроме того, там же встречаются лесостепные, горностепные злаковые и разнотравные сообщества. Основную гидрографическую сеть образуют мелкие речки и реки.

Цель настоящих исследований состояла в изучении и оценке эффективности создания лесных культур сосны обыкновенной на южном пределе ее произрастания в Монголии.

В процессе исследований определялись: сохранность 6-летних культур, жизненное состояние, высота и диаметр на 0.25 м от поверхности почвы, ежегодный линейный прирост центральных побегов у каждого растения. Полученные данные обрабатывались методом математической статистики.

Участок лесных культур сосны обыкновенной площадью более 5 га расположен на луговом элементе северного горного склона крутизной 5° на высоте 1104 м над ур. м. в урочище Моностой на лесном стационаре Шарынгол. На участке была заложена пробная площадь размером 30×30 м с координатами: 49°10′99.7″ и 106°39′65.8″. Почва здесь характеризуется как горная черноземная (Баатар, Даваасурэн, 2007). В напочвенном покрове произрастают *Trisetum sibiricum, Iris ruthenica, Thalictrum simplex, Geranium pratense, Phlomis tuberosa, Artemisia laciniata, A. integrifolia, Vicia amoena, Poa pratensis, Galium boreale, G. verum, Carex pediformis, Fragaria orientalis* и др. Фитомасса напочвенного покрова, состоящая из трав, составляет в среднем 12 ц/га, ветошь — 8.6 ц/га воздушно-сухого веса. Объем подстилки достигает 9.34 %, в 100 г почвы содержится фосфора 0.93–1.3 мг, калия — 51.0–81.3 мг (Баатар, Даваасурэн, 2007). Описание почвенного профиля на исследуемой пробной площади представлено в табл. 1.

Таблица 1

Краткая характеристика почвы на лесокультурной площади на стационаре Шарынгол

Горизонт почвы	Глубина залегания, см	Краткое описание горизонтов почвы
Ao	0–2	Подстилка из сухой травы, мелких веток, слабо увлажнена.
A	2–40	Черный, среднесуглинистый, непрочно-комковатый, переплетен корнями растений. Переход постепенный, граница неясная.
AB	40–60	Черно-коричневый, суглинистый, комковатый, корни влажные, рыхлые. Переход ясный, граница ровная.
B	60–110	Светло-желтый, легкосуглинистый, ореховатый, влажный, со светлыми пятнами карбонатов, корней растений нет, камни встречаются редко.

Площадь, предназначенная для создания лесных культур, предварительно готовилась. С помощью вешек намечались ряды, убирались не вывезенные после лесозаготовки бревна и крупные ветки деревьев. Подготовка почвы на экспериментальном участке осуществлялась механизированным способом путем нарезки борозд глубиной 25–30 см плугом типа ПКЛ-70 на тракторной тяге. Борозды располагались поперек склона на расстоянии 2.5–3.0 м друг от друга.

Для создания лесных культур использовались 2-летние сеянцы сосны обыкновенной, выращенные на питомнике Моностой (лесной стационар Шарынгол) из семян местного происхождения. Весной 2004 г. в дно борозд были высажены вручную под меч Колесова сеянцы. Расстояние между ними в ряду составляло в среднем 1 м. Следует отметить, что применяемый для лесокультурного производства посадочный материал должен иметь определенные размеры по высоте и диаметру, хорошо развитую корневую систему. Надежным показателем качества является соотношение у посадочного материала массы надземной части и корневой системы, главным образом тонких корней (Калиниченко и др., 1991). Согласно ГОСТ РФ, лучшим показателем для сосны обыкновенной является отношение тонких корней к надземной части как 1 : 10. При создании рассматриваемого участка этот показатель не превышал соотношение 1 : 7–8.

Уход за почвой в культурах не проводился, удобрения не вносились. Уход за культурами был недостаточен. В первые 2–3 года после посадки осуществлялось лишь отаптывание рабочими высокого травостоя вокруг саженцев. Малая интенсивность борьбы с сорной растительностью, полное отсутствие ухода за почвой, эпизодическое воздействие на лесокультурную площадь домашнего скота отрицательно сказывались на сохранности культур сосны обыкновенной (табл. 2).

Таблица 2

Сохранность 6-летних культур сосны обыкновенной на лесном стационаре Шарынгол

№ борозды (ряда)	Число сохранившихся растений, шт.	Сохранность культур, %
1	33	100
2	33	100
3	29	84.8
4	21	63.6
5	16	48.5
6	18	54.5
7	28	84.8
8	25	75.6
9	28	84.8
10	22	66.7
11	8	80.0

Из табл. 2 видно, что максимальный показатель сохранности (100 %) высаженных сосен на лесокультурной площади отмечен в бороздах, наиболее близко расположенных к стене леса (№ 1 и 2). По мере удаления от леса сохранность растений сосны снижается в рядах 4–6 до 48.5–63.6 %, и в дальнейшем проявляет тенденцию к увеличению до 84.8 %, например, в ряду 9. Объясняется это, вероятно, тем, что лесокультурная площадь частично была размещена на пути скотопрогона домашних животных. Именно по рядам 4–6 культур сосны часто проходят отбившиеся от основного стада группы овец, коров и лошадей.

Средняя сохранность культур сосны обыкновенной на исследованной площади составляет 76.7 %. По мнению некоторых авторов (Рубцов, 1964; Редько и др., 1999, 2005), к удачным культурам следует относить участки, где отпад растений не превышает 20 %.

Обследование культур сосны обыкновенной в августе 2010 г. показало, что отдельные сохранившиеся растения имеют следы повреждений, в особенности растения на пути бывшего скотопрогона (борозды 4–6). Во время прохода по лесокультурной площади животные нередко повреждали высаженные растения сосны обыкновенной (вытаптывали копытами, объедали верхние побеги, устраивали лежки и т. п.). Наиболее широко распространенным повреждением сосен на экспериментальном участке было объедание центральных побегов. Однако таких повреждений насчитывается не более 5–6 %. Культуры сосны в Шарынголе в первые годы сильно страдали от мощного травяного покрова, который иссушал небогатые влагой верхние слои почвы, а иногда просто механически уродовал слабые растения, прижимая их к поверхности почвы.

На рис. 1 представлены результаты измерения и оценки интенсивности ежегодного прироста в высоту центральных побегов сосны обыкновенной на обследуемой лесокультурной площади. Полученные данные свидетельствуют о том, что сосна обладает достаточно энергичным ростом, интенсивность которого увеличивается с возрастом культур. Так, например, если в первые 2–3 года этот показатель не превышал 12–13 см/год, то в 6-летних культурах средний линейный прирост центральных побегов сосны уже превысил 30 см/год (рис. 1).

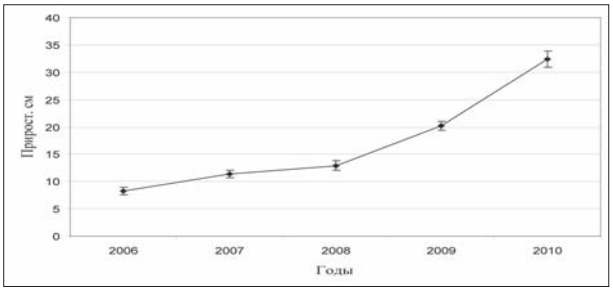


Рис. 1. Погодичная динамика линейного прироста центральных побегов в культурах сосны обыкновенной на лесном стационаре Шарынгол (Монголия).

При обследовании лесных культур мы обратили внимание на то, что по мере удаления от кромки леса все параметры роста сосны заметно снижаются (рис. 2, 3). Различия по всем параметрам роста (высота дерева, диаметр на 0.25 м, приросты центральных побегов) достоверны (например, критерий Фишера по

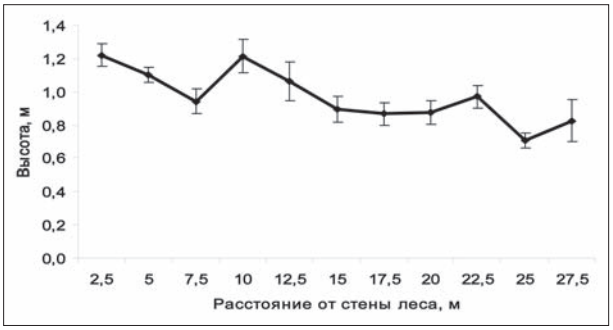


Рис. 2. Средняя высота культур сосны обыкновенной в бороздах, расположенных на различном расстоянии от стены леса.

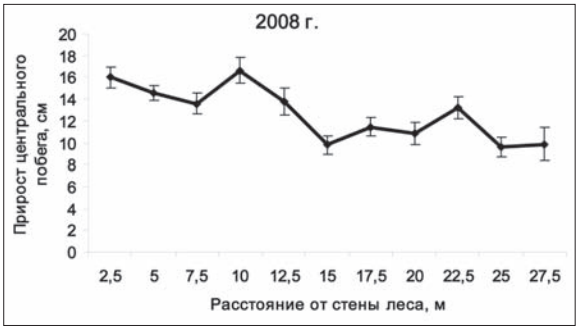


Рис. 3. Прирост в высоту в 2008 г. культур сосны обыкновенной в бороздах, расположенных на разном расстоянии от стены леса.

высоте F = 4.8 при p<0. 05; а для приростов центральных побегов 2006–2010 гг. он варьирует в пределах 3.1–5.8 при p<0.05).

Между расстоянием от стены леса и всеми параметрами роста сосны установлена значимая линейная корреляция (все коэффициенты варьируют в пределах –0.68÷–0.87 и значимы при p<0.05). Для примера приведем 2 уравнения регрессии: 1) высота культур сосны y = 1.20751412 – 0.0157969288*x. Коэффициент детерминации r2 = 0.6471; уровень значимости p = 0.0028; 2) линейный прирост центрального побега 2008 г. y = 16.2713926 – 0.239862273*x: Коэффициент детерминации r2 = 0.6216; уровень значимости p = 0.0039; *X в уравнениях независимая переменная — расстояние от стены леса.

В заключение следует отметить, что созданные 6 лет назад лесные культуры сосны обыкновенной имеют неплохую сохранность, отличаются интенсивным приростом в высоту и хорошим развитием. Они являются образцом лесокультурного дела в рассматриваемых условиях Монголии. Проведенные исследования, а также анализ состояния лесокультурного опыта в других районах страны убеждают нас в том, что создавать искусственные насаждения из основных лесообразующих пород необходимо, прежде всего, в тех регионах, где интенсивно идут процессы обезлесения, и в тех местах, где лес может расти, но по каким-то причинам исчез и самостоятельно не восстановится в обозримом будущем.

Список литературы

Баатар Р., *Даваасурэн Д.* 2007. Некоторые итоги исследований свойств почвенного покрова окрестностей лесного стационара Шарынгол // Труды Института ботаники АНМ. Улан-Батор № 17. С. 82–86. — *Калиниченко Н. П., Писаренко А. И., Смирнов Н. А.* 1991. Лесовосстановление на вырубках. 2-е изд. М. 384 с. — *Редько Г. И., Мерзленко М. Д. , Бабич Н. А., Трещевский И. В.* 1999. Лесные культуры и защитное лесоразведение СПб. 468 с. — *Редько Г. И., Бузун В. А., Редько Н. Г.* 2005. Очерки по истории лесокультурного дела в Украине. Житомир. 528 с. — *Рубцов В. И.* 1964. Культуры сосны в лесостепи. М. 372 с.

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.