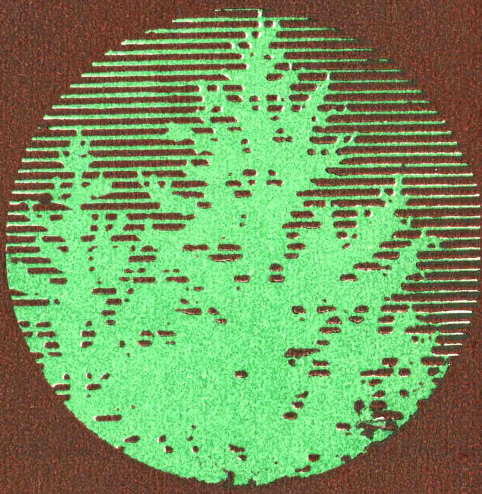
АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА



АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1991

УДК 502.75; 581.526

Рациональное использование и охрана растительного мира Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

Сборник содержит материалы о современном состоянии луговых, степных и тундровых сообществ Урала, лишайниковых синузий в лесах, их изменении под влиянием нарастающих антропогенных воздействий, а также анатомо-морфологическую и популяционную характеристику некоторых редких растений, подвергающихся опасности уничтожения и требующих особой охраны.

Материалы сборника представляют интерес для экологов, ботаников — научных работников и аспирантов.

Ответственный редактор
доктор биологических наук профессор **П. Л. Горчаковский**

Р $\frac{21006-1697-230(89)}{055(02)7}$ 1991

© УрО АН СССР, 1991

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендован к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО АН СССР
по плану выпуска 1991 г.

Редактор С. С. Гаврилова
Художник М. Н. Гарипов
Технический редактор Е. М. Бородулина
Корректоры Г. К. Лохнева, Г. Н. Старкова

НИСО № 230(89)—1697. Сдано в набор 3.12.90. Подписано в печать 20.08.91. Формат 60×90 1/16. Бумага газетная. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 8,5. Уч.-изд. л. 9,5. Тираж 700. Заказ № 456. Цена 2 р. 90 к.

ИЭРиЖ. Свердловск, ГСП-219, ул. 8 Марта, 202.
Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Свердловск, пр. Ленина, 49.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ, А. В. АБРАМЧУК

ИЗМЕНЕНИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ В ХОДЕ АНТРОПОГЕННОЙ ДЕГРАДАЦИИ

Нарастающие антропогенные воздействия влекут за собой быструю трансформацию флористического состава и структуры луговых сообществ. Особенно существенным изменениям подвергаются пойменные луга, площадь которых неуклонно сокращается, а продуктивность снижается в результате неумеренного выпаса и интенсивного сенокосного использования. Изучение закономерностей антропогенной деградации луговой растительности необходимо для разработки мер, обеспечивающих сохранение ее гено- и ценофонда, восстановления и поддержания достаточно высокого уровня ее продуктивности (Абрамчук, Горчаковский, 1980; Горчаковский, Абрамчук, 1983, 1986; Куминова, 1981; Шилов и др., 1981; Мартыненко, 1989).

Авторы предлагаемой статьи поставили перед собой задачу проследить изменение флористического состава пойменных лугов, а также соотношения экологических и ценотических групп под влиянием выпаса скота и сенокошения.

Исследования проводили на западном склоне Среднего Урала в бассейне р. Чусовой в Шалинском районе Свердловской области. Река Чусовая на этом участке имеет хорошо выраженную пойму и надпойменную террасу. Климат района исследования умеренно континентальный. По данным многолетних наблюдений, средняя годовая температура равна +5,3 °С, средняя температура января —12,5 °С, июля +22,3 °С. Среднее годовое количество осадков 567 мм, в том числе за теплый период (апрель — октябрь) 421 мм.

Почвы поймы аллювиальные слоистые дерновые, в пониженных местах дерново-глеевые, от супесчаных до суглинистых, на современном аллювии. Реакция почв слабощелочная, близкая к нейтральной, в понижениях слабокислая. Содержание гумуса от 2 до 6 %, насыщенность основаниями от 53 до 85 %, содержание подвижного фосфора от 10 до 17 мг на 100 г почвы, подвижного калия — от 12 до 15 мг на 100 г почвы.

Объект исследования — пойменные луга, в той или иной степени подверженные антропогенной деградации (выпас скота, сенокошение). Изучение их проводили в период с 1983 по 1986 г. Для этой цели закладывали пробные площади размером 10×10 м с таким расчетом, чтобы на каждую ассоциацию приходилось не менее 10—15 описаний. При обработке полученных данных растения, входящие в состав луговых сообществ, разбивали на группы в зависимости от их отношения к основным лимитирующим экологическим факторам (режиму увлажнения, богатству и реакции почвы), ценотических связей, жизненности. При этом особое внимание уделяли степени деградации луговых сообществ; в качестве критерия уровня деградации использовали показатель доли участия синантропных видов в их составе (Абрамчук, Горчаковский, 1980; Горчаковский, Абрамчук, 1983). К синантропным мы относили все виды растений, как апофиты, так и антропофиты, позиция которых в составе растительных сообществ усиливается при нарастающих антропогенных нагрузках.

ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛУГОВ

На изученном участке пойма р. Чусовой отчетливо расчленяется на три уровня: высокий, средний, низкий. К высокому уровню относятся небольшие гривки, заливаемые полыми водами не ежегодно и лишь на короткий срок; к среднему — основная наиболее выровненная, довольно длительно затопляемая часть поймы; к низкому — узкие полоски самой пониженной прибрежной части поймы, позже всего выходящие из затопления. Пойменные луга представлены восемью основными ассоциациями, которые можно сгруппировать в зависимости от их положения в профиле поймы.

Луга высокого уровня

Ассоциация мелкотравно-красноовсяницевая (*Festuca rubra*+ *Leontodon autumnalis, Achillea millefolium*). Отмечена на пологих склонах. Почва дерновая легкосуглинистая или супесчаная. Травостой довольно густой (проективное покрытие 80—95 %), невысокий, расчленяющийся на два подъяруса. В первом подъярусе (до 25—35 см) преобладают злаки: $cop._{1-2}$ — *Festuca rubra*, $cop._1$ — *Agrostis vulgaris*, sp. — *A. tenuis, Poa pratensis* с примесью *Carum carvi*. Второй подъярус (до 7—15 см) образуют: sp.— $cop._1$ — *Leontodon autumnalis, Plantago media, Achillea millefolium*. Флористический состав (табл. 1) формируют 40 видов, в том числе злаков 8, бобовых 5, разнотравья 27.

Из экологических групп доминируют мезофиты (92,5 %), в их числе мезотрофных 47,5 %, эутрофных и оксиломезотрофных по 20 % от общего числа видов. Характерно присутствие ксеро-

Таблица 1

Флористический состав лугов высокого уровня поймы

Название растений	Ассоциация					
	Мелкотравно-красноовсяницевая		Мелкотравно-обыкновенно-полевицевая		Кульбабово-подорожниково-ползучеклеверная	
	I	II	I	II	I	II
Злаки						
Agrostis tenuis	sp.	5	sp.	5	—	—
A. vulgaris	cop.$_1$	5	cop.$_2$	5	sol.-sp.	5
Deschampsia caespitosa	sol-sp.	4	—	—	sol.	3
Elytrigia repens *	sp.	5	sol.-sp.	3	sol.	3
Festuca pratensis	sol.-sp.	3	sol.	3	—	—
F. rubra	cop.$_{1-2}$	5	sp.-cop.$_1$	5	sp.-cop.$_1$	4
Phleum pratense	sol.-sp.	3	sol.	2	—	—
Poa pratensis	sp.	5	sol.-sp.	5	—	—
Бобовые						
Astragalus danicus	sol.	3	sol.-sp.	4	—	—
Lathyrus pratensis	sol.	3	—	—	sol.	3
Trifolium montanum	—	—	sol.	4	—	—
T. pratense	sol.-sp.	4	sol.	3	—	—
T. repens *	sol.-sp.	5	sp.	4	cop.$_1$-cop.$_2$	5
Vicia cracca	sol.	4	sol.	3	—	—
V. sepium	—	—	sol.	2	—	—
Разнотравье						
Achillea millefolium *	sp.-cop.$_1$	4	sp.-cop.$_1$	5	sp.	4
Alchemilla tubulosa *	sol.	5	sol-sp.	5	sol.	5
Carum carvi *	sol.-sp.	5	sol.	3	—	—
Dianthus deltoides	sol.	4	sol.	3	—	—
Equisetum pratense	sol.	2	—	—	—	—
Erigeron canadensis *	sol.	3	sol.	4	sol.	4
Euphrasia tatarica *	sol.	3	sp.	5	sp.-cop.$_1$	5
Galeopsis ladanum *	—	—	—	—	sol.	5
Galium boreale	sol.	3	sol.	3	—	—
G. mollugo	sol.-sp.	3	sol.	3	—	—
Glechoma hederacea	sol.	5	—	—	—	—
Geranium pratense	sol.	3	—	—	—	—
Hypericum maculatum	sol.	3	—	—	—	—
Inula britannica *	sol.	3	sol.	3	—	—
Leontodon autumnalis *	sp.-cop.$_1$	5	sp.-cop.$_1$	5	cop.$_1$	5
Plantago major *	sol.	4	—	—	sp.	5
P. media *	sp.-cop.$_1$	5	cop.$_1$	5	cop.$_1$	5
Pimpinella saxifraga	sol.-sp.	3	sp.-cop.$_1$	5	—	—
Potentilla argentea	sol.	3	sp.	4	sol.	3
P. goldbachii	sol.	2	—	—	—	—
P. anserina *	sp.	4	sol.	3	sp.	5
Polygonum aviculare *	—	—	—	—	sp.	5
Ranunculus acer	sol.	4	—	—	—	—
R. repens	sol.	4	—	—	—	—
Rumex acetosella *	sol.	3	sol.	4	sol.	3
Stellaria graminea	sol.	4	sol.	3	—	—

Окончание табл. 1

Название растений	Ассоциация					
	Мелкотравно-красноовсяницевая		Мелкотравно-обыкновенно-полевицевая		Кульбабово-подорожниково-ползучеклеверная	
	I	I	I	II	I	II
S. holostea	sol.	3	sp.	4	—	—
Taraxacum officinale *	sp.	5	sol.-sp.	5	sol.-sp.	5
Veronica chamaedrys	sol.	4	sol.	4	—	—
Всего видов . . .	40	—	32	—	19	—
в том числе синантропных	14	—	13	—	14	—

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: I — обилие, II — жизненность, балл., * — синантропные виды.

мезофитов и мезоксерофитов: *Pimpinella saxifraga, Astragalus danicus, Potentilla argentea* (7,5 %).

По ценотической принадлежности в травостое преобладают луговые виды (80,0 %), менее существенна доля лесных (10 %) и лесостепных (7,5 %).

Синантропные виды (*Achillea millefolium, Alchemilla tubulosa, Plantago media, P. major, Potentilla anserina* и др.) составляют 37,5 % всего флористического состава.

Ассоциация мелкотравно-обыкновенно полевицевая (*Agrostis vulgaris + Plantago media + Achillea millefolium*). Распространена на самых возвышенных местах поймы. Почва дерновая супесчаная. Травостой низкорослый разреженный (проективное покрытие 65—70 %), расчленен на два подъяруса. В первом подъярусе (до 30—40 см) располагаются преимущественно генеративные побеги злаков $cop._2$ — *Agrostis vulgaris*, sp.-$cop._1$ — *Festuca rubra*; во втором (до 7—15 см) сосредоточено мелкотравье: $cop._1$ — *Plantago media*, sp.-$cop._1$ — *Achillea millefolium*, sp.— *Euphrasia tatarica, Stellaria holostea* и др. Всего видов 32, в том числе злаков 7, бобовых 6, разнотравья 19.

В составе травостоя преобладают мезофиты (84,4 %), в том числе мезотрофные (44,4 %), эутрофные (20 %) и оксиломезотрофные (20 %). Более половины надземной фитомассы образует оксиломезотрофный вид *Agrostis vulgaris*. Эта ассоциация существует в условиях дефицита влаги, в ее составе постоянно присутствуют мезоксерофиты и ксеромезофиты: *Astragalus danicus, Pimpinella saxifraga, Potentilla agrentea*.

По соотношению ценотических групп в травостое ведущую позицию занимают луговые растения (71,9 %), менее существенна роль лесных и лесостепных (по 12,5 %). Уровень синантропизации 40,6 %.

Ассоциация кульбабово-подорожниково-ползучеклеверная (*Trifolium repens + Plantago media + Leontodon autumnalis*).

Характерна для наиболее затронутых выпасом мест на высоком уровне поймы, иногда на повышенных местах среднего уровня. Почва маломощная, дерновая, слоистая с прослойками разного механического состава (от супесчаного до среднесуглинистого).

Травостой низкорослый, довольно разреженный (проективное покрытие 60—70 %), неравномерной сомкнутости, с пятнами оголенной почвы. Расчленение на подъярусы почти не выражено. Преобладающие виды: cop.$_1$-cop.$_2$ — *Trifolium repens*, cop.$_1$ — *Plantago media, Leontodon autumnalis*, sp.-cop.$_1$ — *Festuca rubra, Euphrasia tatarica*, sp. — *Polygonum aviculare, Plantago major, Achillea millefolium*, sol.-sp.— *Taraxacum officinale, Agrostis vulgaris*. Распределение преобладающих видов куртинное, мозаичное, что обусловлено чрезмерным выпасом. Флористический состав беден: 19 видов, в том числе злаков 4, бобовых 2, разнотравья 13.

Основу травостоя формируют мезофиты (94,7 %), преимущественно мезотрофные, в меньшей степени эутрофные (21 %) и оксиломезотрофные (10,6 %). Как и в предыдущих ассоциациях, имеется небольшая примесь мезоксерофитов (5,3 %).

В ценотическом спектре преобладают луговые виды (84,2 %), доля лесостепных незначительна (5,3 %). Уровень синантропизации наивысший (73,7 %).

Луга среднего уровня

Ассоциация луговоовсяницевая (*Festuca pratensis*). Занимает выровненные местоположения в центральной части поймы. Почва аллювиальная зернистая среднесуглинистая с ясно выраженной структурой. В травостое (табл. 2), имеющем проективное покрытие 85—95 %, хорошо выражены три подъяруса: I (до 75—90 см) образуют cop.$_2$ — *Festuca pratensis*, cop.$_1$ — *Phleum pratense*, sp.-cop.$_1$ — *Dactylis glomerata*, sp. — *Elytrigia repens:* II (до 45—50 см) — sp.-cop.$_1$ — *Poa pratensis, Agrostis tenuis*, III (до 15—20 см) sp.— *Leontodon autumnalis, Achillea millefolium, Veronica chamaedrys*, sol.— *Ranunculus repens, Glechoma hederacea*. Всего видов 57, в том числе злаков 13, бобовых 6, разнотравья 36, осок 2.

Основную роль в сложении ассоциации играют мезофиты мезотрофные (35,1 %), эутрофные (26,3 %), олиготрофные (14 %). Незначительна примесь ксеромезофитов, мезогигрофитов и гигрофитов.

Состав ценоэлементов разнообразен, однако с явным преобладанием луговых видов (77,1 %).

Эта ассоциация, по сравнению с другими, наименее затронута синантропизацией (уровень 14 %).

Ассоциация разнотравно-щучковая (*Deschampsia caespitosa+Alchemilla murbeckiana*). Располагается на слабодрениро-

Таблица 2

Флористический состав лугов среднего уровня поймы

Название растений	Ассоциация					
	Луговоовсяницевая		Разнотравно-щучковая		Злаково-гусиолапчатковая	
	I	II	I	II	I	II
Злаки						
Agrostis gigantea	sp.	5	sp.-cop.$_1$	5	—	—
A. tenuis	sp.-cop.$_1$	5	sp.	4	—	—
A. vulgaris	sp.	4	—	—	—	—
Alopecurus pratensis	sol.	5	sp.	5	—	—
Anthoxanthum odoratum	sol.	5	—	—	—	—
Bromopsis inermis	sol.	4	—	—	—	—
Dactylis glomerata	sp.-cop.$_1$	5	—	—	—	—
Deschampsia caespitosa	sp.	4	cop.$_2$	5	sp.	5
Elytrigia repens *	sp.	5	sp.	4	sol.	4
Festuca pratensis	cop.$_2$	5	sp.-cop.$_1$	5	—	—
F. rubra	sp.-cop.$_1$	4	sp.	4	sol.-sp.	5
Phleum pratense	cop.$_1$	5	sp.	4	—	—
Poa pratensis	sp.-cop.$_1$	5	sp.	5	sp.-cop.$_1$	5
Бобовые						
Lathyrus pratensis	sp.	4	sol.	3	—	—
Trifolium hybridum	sol.-sp.	4	sol.	4	—	—
T. pratense	sp.	5	sol.-sp.	4	—	—
T. repens *	sol.	5	sp.	4	sp.	5
Vicia cracca	sol.-sp.	4	sol.	3	—	—
V. sepium	sol.	3	—	—	—	—
Разнотравье						
Achillea millefolium *	sp.	4	sp.	3	sp.	4
Aegopodium podagraria	sol.	4	sol.	3	—	—
Agrimonia pilosa	sol.	3	—	—	—	—
Alchemilla murbeckiana	sp.	5	cop.$_1$	4	—	—
Angelica sylvestris	sol.	3	sol.	3	—	—
Campanula patula	sol.	5	—	—	—	—
Carum carvi *	sp.-cop.$_1$	5	sp.	3	sp.	4
Dianthus deltoides	sol.	4	—	—	—	—
Equisetum pratense	sol.	3	sol.-sp.	2	—	—
Euphrasia tatarica *	—	—	—	—	sol.-sp.	5
Filipendula ulmaria	sol.	4	sp.	5	—	—
Galeopsis ladanum *	—	—	—	—	sol.	3
Galium boreale	sol.	3	—	—	—	—
G. erectum	sol.	4	—	—	—	—
G. mollugo	sol.	4	sol.	3	—	—
G. palustre	—	—	sol.	5	—	—
Geum rivale	sol.	4	sol.	5	—	—
Geranium pratense	sol.	4	sol.	3	—	—
Glechoma hederacea	sol.	4	sol.	3	—	—
Heracleum sibiricum	sol.	3	sol.	4	—	—
Hieracium onegense	sol.	3	—	—	—	—
Hypericum maculatum	sol.	2	—	—	—	—

Название растений	Ассоциация					
	Луговоовсяницевая		Разнотравно-щучковая		Злаково-гусинолапчатковая	
	I	II	I	II	I	II
Inula britannica *	—	—	—	—	sol.	3
Leontodon autumnalis *	sp.	4	sp.	4	sp.-cop.$_1$	5
Leucanthemum vulgare	sp.	5	sp.	2	—	—
Mentha arvensis	—	—	sol.	5	sol.-sp.	5
Myosotis caespitosa	—	—	sol.	5	—	—
Plantago major *	—	—	sp.	4	sp.	5
P. media *	sol.	5	sol.-sp.	3	sol.	4
Pimpinella saxifraga	sol.-sp.	4	—	—	—	—
Polygonum aviculare *	—	—	—	—	cop.$_1$	5
Polygonum bistorta	sol.-sp.	5	sol.	5	—	—
Potentilla anserina *	sol.	4	sp.	5	cop.$_2$	5
P. goldbachii	sol.	3	—	—	—	—
Prunella vulgaris	sol.	5	sol.-sp.	5	—	—
Ranunculus acris	sp.	5	sp.	5	—	—
R. auricomus	sp.	5	sol.	5	—	—
R. repens	sol.	4	sp.	5	sp.	5
Rumex confertus *	—	—	sol.	4	sol.	3
Sanguisorba officinalis	sol.-sp.	4	sol.	4	—	—
Stellaria graminea	sol.	5	sol.	5	—	—
S. holostea	sol.	3	—	—	—	—
Taraxacum officinale *	sol.	5	sp.	4	sol.-sp.	5
Veronica chamaedrys	sp.	4	sp.	4	—	—
Viola canina	sol.	3	—	—	—	—
Осоковые и ситниковые						
Carex leporina	—	—	sp.	5	sol.-sp.	4
Juncus filiformis	—	—	sol.	4	—	—
Luzula pallescens	sol.	4	sol.	4	—	—
L. pilosa	sol.	5	sol.	4	—	—
Triglochin palustris	—	—	—	—	sol.	4
Всего видов . . .	57	—	48	—	21	—
в том числе синантропных	8	—	10	—	14	—

ванных дерново-глеевых почвах (по механическому составу тяжелосуглинистых и глинистых) с признаками заболачивания. Травостой густой, проективное покрытие до 90—95 %, расчленен на четыре подъяруса: I (до 85—100 см) формируют cop.$_2$ — *Deschampsia caespitosa*, sp.-cop.$_1$ — *Festuca pratensis*, sp. — *Elytrigia repens, Alopecurus pratensis, Phleum pratense, Filipendula ulmaria;* II (до 45—50 см) — cop.$_1$ — *Alchemilla murbeckiana*, sp.-cop.$_1$ — *Agrostis gigantea*, sp. — *Poa pratensis, Agrostis tenuis, Leucanthemum vulgare, Ranunculus acris;* III (до 15—20 см) — sp.— *Leontodon autumnalis, Ranunculus repens;* IV (до 10 см) — sol.-sp.— *Prunella vulgaris*, sol.— *Glechoma hederacea, Mentha arvensis, Plantago major, Potentilla anserina.* Всего насчитывается

48 видов, в их числе злаков 9, бобовых 5, осоковых 4, разнотравья 30.

Из экологических групп преобладают мезофиты эутрофные (29,2 %) и мезотрофные (25 %), значительно участие олиготрофных (10,4 %). Кроме того, довольно много гигромезофитов (20,8 %) и гигрофитов (8,4 %).

В спектре ценотических групп доминируют луговые виды (79,2 %), существенна примесь болотных и лугово-болотных. Эта ассоциация мало затронута синантропизацией (20,8 %).

Ассоциация злаково-гусинолапчатковая (*Potentilla anserina*+*Poa pratensis*). Занимает пониженные части среднего уровня поймы. Почва дерновая легкосуглинистая, с признаками оглеения. Травостой низкорослый, проективное покрытие 75—80 %. Основу его слагает типично пастбищное низкотравье: сор.$_2$ — *Potentilla anserina,* sp.-сор$_1$ — *Leontodon autumnalis, Polygonum aviculare,* sp.— *Plantago major.* Всего насчитывается 21 вид, из них злаков 4, бобовых 1, осоковых 2, разнотравья 14. Преобладают растения розеточные и стелющиеся.

Соотношение экологических групп таково: преобладают мезофиты — мезотрофные (52,3 %) и эутрофные (19 %). Менее существенно участие гигромезофитов и гигрофитов.

В спектре ценотических групп явно доминируют луговые виды (85,6 %), примесь лугово-болотных и болотных невелика.

Травостой этой ассоциации в сильной степени подвергся синантропизации (71,4 %) в результате интенсивного пастбищного использования. Синантропные виды занимают в нем ведущую позицию и составляют большую часть фитомассы.

Луга низкого уровня

Ассоциация осоково-камышовая (*Scirpus sylvaticus*+*Carex nigra*). Встречается небольшими участками в самых низких местах поймы, непосредственно у русла реки. Почва суглинистая, увлажнение избыточное проточное. Травостой довольно густой, проективное покрытие 90—95 %, упрощенной структуры, без четкого подразделения на подъярусы (табл. 3). Преобладающие виды: сор.$_2$ — *Scirpus sylvaticus,* сор.$_1$ — *Carex nigra,* sp.— *Carex leporina, C. acuta, C. rostrata, Triglochin palustris, Agrostis gigantea.* Флористический состав очень беден: всего 12 видов, в том числе осоковых и ситниковых 8, злаков 1, разнотравья 3.

Все виды, образующие травостой, относятся к гигрофитам; по ценотическим связям они принадлежат к лугово-болотным и болотным. Эта ассоциация синантропизацией не затронута.

Ассоциация гусинолапчатково-камышовая (*Scirpus sylvaticus*+*Potentilla anserina*). Занимает пониженные части прирусловой поймы. Почва дерново-глеевая, среднесуглинистая. Травостой равномерной сомкнутости, густой (проективное покрытие 85—95 %), расчленен на три подъяруса: I (до 70—95 см) формирует сор.$_{1-2}$ *Scirpus sylvaticus*, во II (до 35—45 см) пре-

Таблица 3

Флористический состав лугов низкого уровня поймы

Название растений	Ассоциация			
	Осоково-камышовая		Гусинолапчатково-камышовая	
	I	II	I	II
Злаки				
Agrostis gigantea	sp.	3	sp.	5
Deschampsia caespitosa	—	—	sp.	5
Festuca rubra	—	—	sp.	4
Poa pratensis	—	—	sol.-sp.	4
Разнотравье				
Equisetum pratense	—	—	sol.	3
Euphrasia tatarica *	—	—	sol.	4
Filipendula ulmaria	—	—	sol.	3
Galium mollugo	—	—	sol.	3
G. palustre	—	—	sp.	5
G. uliginosum	sol.	5	sp.	4
Geum rivale	—	—	sol.-sp.	3
Leontodon autumnalis *	—	—	sol.-sp.	4
Mentha arvensis	sol.	4	sp.	5
Myosotis caespitosa	—	—	sol.	5
Plantago major *	—	—	sp.	5
Polygonum amphibium	sol.	5	sol.	4
Potentilla anserina *	—	—	cop.$_1$	5
Ranunculus repens	—	—	sp.	5
Stellaria graminea	—	—	sol.	4
Veronica chamaedrys	—	—	sol.	4
Осоки и ситниковые				
Carex acuta	sp.	5	—	—
C. leporina	sp.	5	sol.-sp.	5
C. nigra	cop.$_1$	5	—	—
C. rostrata	sp.	5	sp.	4
Juncus compressus	sol.	5	sol.	4
J. filiformis	sol.	5	sol.	5
Scirpus sylvaticus	cop.$_2$	5	cop.$_{1-2}$	5
Triglochin palustris	sp.	5	sol.	5
Всего видов	12	—	26	—
в том числе синантропных	—	—	4	—

обладают sp.— *Agrostis gigantea, Deschampsia caespitosa, Festuca rubra,* sol.-sp.— *Poa pratensis;* в III (до 7—15 см) — cop.$_1$ — *Potentilla anserina,* sp.— *Ranunculus repens, Plantago major, Mentha arvensis.* Всего видов 26, в том числе злаков 4, разнотравья 16, осоковых и ситниковых 6.

Из экологических групп преобладают гигрофиты (46,1 %), в их числе мезотрофные (23,1 %), эутрофные и оксиломезотрофные (по 11,5 %), значительную примесь образуют мезофиты (38,6 %).

По ценотической принадлежности первенство за луговыми видами (50 %), довольно велика роль болотных (30,8 %), менее существенна — лугово-болотных видов (15,4 %). Синантропизация травостоя умеренная (19,2 %).

АНАЛИЗ ФЛОРЫ

Флористический состав изученных лугов поймы р. Чусовой включает 79 видов сосудистых растений. Они принадлежат к 20 семействам, 55 родам (табл. 4). По числу видов наиболее представлены семейства Poaceae (16,5 %), Rosaceae (10,1 %), Asteraceae (8,8 %), Fabaceae (8,8 %), по числу родов — Poaceae (18,2 %), Asteraceae (12,8 %), Rosaceae (10,9 %), Apiaceae

Таблица 4

Таксономический состав флоры лугов

Семейство	Род		Вид	
	Всего родов	% от общего числа родов	Всего видов	% от общего числа видов
Asteraceae	7	12,8	7	8,8
Apiaceae	5	9,1	5	6,3
Boraginaceae	1	1,8	1	1,3
Caryophyllaceae	2	3,6	3	3,8
Cyperaceae	2	3,6	5	6,3
Equisetaceae	1	1,8	1	1,3
Fabaceae	4	7,4	7	8,8
Geraniaceae	1	1,8	1	1,3
Hypericaceae	1	1,8	1	1,3
Juncaceae	2	3,6	4	5,1
Juncaginaceae	1	1,8	1	1,3
Lamiaceae	4	7,4	4	5,1
Plantaginaceae	1	1,8	2	2,5
Poaceae	10	18,2	13	16,5
Polygonaceae	2	3,6	5	6,3
Ranunculaceae	1	1,8	3	3,8
Rosaceae	6	10,9	8	10,1
Rubiaceae	1	1,8	5	6,3
Scrophulariaceae	2	3,6	2	2,5
Violaceae	1	1,8	1	1,3
Итого	55	100	79	100

Таблица 5

Участие экологических и ценотических групп в составе луговой флоры

Группы видов	Уровень поймы					
	Высокий		Средний		Низкий	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Экологические						
Мезоксерофиты олиготрофные	1	2,3	—	—	—	—
Ксеромезофиты мезотрофные	4	9,1	2	2,9	—	—
Мезофиты						
Олиготрофные	4	9,1	8	11,4	—	—
Мезотрофные	19	43,1	27	38,5	8	28,6
Эутрофные	8	18,2	15	21,4	2	7,1
Оксиломезотрофные	8	18,2	2	2,9	—	—
Гигромезофиты						
Мезотрофные	—	—	5	7,2	2	7,1
Эутрофные	—	—	1	1,4	—	—
Оксиломезотрофные	—	—	4	5,7	1	3,6
Мезогигрофиты эутрофные	—	—	1	1,4	1	3,6
Гигрофиты						
Мезотрофные	—	—	1	1,4	8	28,6
Эутрофные	—	—	2	2,9	3	10,7
Оксиломезотрофные	—	—	2	2,9	3	10,7
Итого	44	100	70	100	28	100
Ценотические						
Лесостепные	4	9,1	1	1,4	—	—
Лесные	4	9,1	6	8,6	—	—
Лугово-лесные	—	—	2	2,9	1	3,6
Луговые	34	77,3	51	72,8	12	42,9
Лугово-болотные	—	—	4	5,7	6	21,4
Болотные	—	—	5	7,2	9	32,1
Сорные	2	4,5	1	1,4	—	—
Итого	44	100	70	100	28	100

(9,1 %). Спектр ведущих семейств отражает особенности луговой флоры (существенна роль в их флористическом составе представителей семейства Poaceae).

Соотношение экологических групп (табл. 5) четко коррелирует с положением ассоциаций в профиле поймы (лимитирующий фактор — частота и длительность затопления в период паводков). В луговых сообществах высокого уровня преобладают мезофиты при незначительном участии мезоксерофитов и ксеромезофитов. Основу травостоев сообществ среднего уровня составляют также мезофиты, но здесь присутствуют гигромезофиты, мезогигрофиты и гигрофиты. В сообществах низкого уровня ведущую роль приобретают гигрофиты и гигромезофиты, мезофиты занимают подчиненное положение. В целом при движении от высокого уровня к низкому четко прослеживается постепен-

Таблица 6

Соотношение агроботанических групп и уровень синантропизации

Ассоциация	Число видов		Уровень синантропизации, %	Агроботанические группы							
				Злаки		Бобовые		Разнотравье		Осоки и ситниковые	
	Всего	В том числе синантропных		Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Мелкотравно-красноовсяницевая	40	14	35,0	8	20,0	5	12,5	27	67,5	—	—
Мелкотравно-обыкновеннополевицевая	32	13	40,6	7	21,9	6	18,7	19	59,4	—	—
Кульбабово-подорожниково-ползучеклеверная	19	14	73,7	4	21,0	2	10,5	13	68,5	—	—
Луговоовсяницевая	57	8	14,0	13	22,8	6	10,5	36	63,2	2	3,5
Разнотравно - щучковая	48	10	20,8	9	18,8	5	10,4	30	62,5	4	8,3
Злаково - гусинолапчатковая	21	14	66,7	4	19,0	1	4,8	14	66,7	2	9,5
Осоково-камышовая	12	—	—	1	8,3	—	—	3	25,0	8	66,7
Гусинолапчатково-камышовая	26	4	15,4	4	15,4	—	—	16	61,5	6	23,1

ная гигрофитизация луговой флоры, сопровождающаяся выпадением ее ксерофильных элементов.

Сходная закономерность наблюдается и при анализе распределения ценотических элементов луговой флоры по вертикальному профилю поймы (см. табл. 5). Лесостепные и лесные элементы встречаются лишь на высоком и среднем уровнях поймы, но отсутствуют на низком, так как не выдерживают длительного затопления и избыточного увлажнения почвы. Луговые и лугово-лесные элементы богато представлены на высоком и среднем уровнях, а на низком уровне господство переходит к лугово-болотным и болотным.

Критерием степени антропогенной деградации луговых сообществ может служить доля участия в их составе синантропных видов. Сообщества, почти не затронутые деградацией (менее 10 % синантропных видов в их составе), относятся к исходным, или квазинатуральным. Для I стадии характерно присутствие от 10 до 30 % синантропных видов, для II — от 31 до 50 %, для III — от 51 до 100 %.

Анализ флоры луговых сообществ по уровню их синантропизации (табл. 6) показывает, что менее всего подверглись антропогенным воздействиям луга низкого уровня поймы, они представлены ненарушенными, исходными сообществами или I стадии деградации. Это объясняется поздним освобождением таких лугов от паводковых вод и переувлажненностью почвы, что

делает их мало пригодными для выпаса. На среднем и высоком уровне исходные сообщества не сохранились, а имеющиеся луга представлены более продвинутыми стадиями деградации (I—III). На высоком уровне нет сообществ, относящихся к I стадии деградации, но хорошо выражены сообщества II и III стадий. Как видно, интенсивность деградации закономерно нарастает при движении от низкого уровня к высокому.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты выполненного исследования показывают, что интенсивные антропогенные воздействия (выпас скота и сенокошение) влекут за собой существенные изменения в составе пойменных лугов. По мере нарастания антропогенного прессинга видовой состав луговых сообществ обедняется, причем одновременно возрастает доля синантропных видов. Интенсивность синантропизации увеличивается при движении от низкого уровня поймы к высокому. Соотношение экологических и ценотических групп в составе луговых сообществ тесно коррелирует с градиентом увлажнения.

В целях сохранения генетических ресурсов пойменных лугов процесс их деградации должен быть взят под контроль. Для этого необходимо организовать экологический мониторинг кормовых угодий с элементами наблюдений, оценок, прогнозирования и принятия решений.

Режим использования и восстановления потенциальной продуктивности пойменных лугов следует разрабатывать и осуществлять с учетом их прошлого и современного состояния. Оценку уровня деградации луговых сообществ в ходе экологического мониторинга можно производить с использованием индекса доли участия синантропных видов в их составе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамчук А. В., Горчаковский П. Л. Формирование и антропогенная деградация луговых растительных сообществ в лесостепном Зауралье // Экология. 1980. № 1. С. 22—34.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Пастбищная деградация пойменных лугов и ее оценка по доле участия синантропных видов // Экология. 1983. № 5. С. 3—10.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Основы охраны и экологического мониторинга луговой растительности // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск, 1986. С. 25—28.

Куминова А. В. Природоохранное значение рационального использования естественных кормовых угодий // Охрана растительного мира Сибири. Новосибирск, 1981. С. 153—159.

Мартыненко В. А. Флористический состав кормовых угодий европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1989. 136 с.

Шилов М. П., Шапиро В. Е., Уразов И. Р. Системный подход к анализу состояния охраны и оптимизации использования природных кормовых угодий // Тезисы докладов Всесоюзного совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск, 1981. С. 155—156.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

И. М. СКУЛКИН

ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА, СТРУКТУРЫ И ПРОДУКТИВНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ О-ВА БУБЕНСКИЙ (НИЖНЯЯ ОБЬ) ПОД ВЛИЯНИЕМ СЕНОКОШЕНИЯ

Сенокосное использование естественных пойменных лугов — сильный антропогенный фактор, зачастую коренным образом меняющий облик сообществ, их видовой состав, структуру и продуктивность. Применительно к пойменным лугам северных рек общие тенденции этих изменений установлены И. С. Хантимером (1959) для р. Печоры, М. Н. Аврамчиком (1961) — р. Анадыря, И. Г. Вершининым (1961) — р. Енисея, М. К. Барышниковым (1961) — р. Оби, Р. А. Дыдиной (1961) — р. Иртыша. Особенности использования пойменных лугов рек Севера в целом рассматривались З. П. Савкиной (1970). Несмотря на это, детальное исследование погодичных изменений пойменных лугов после начала сенокошения в низовьях Оби не проводилось, хотя для практики представляет большой интерес знание не только общих тенденций изменения луговой растительности, но и скорости изменения отдельных параметров ее структуры в конкретных условиях.

В данной работе предпринята попытка количественной оценки изменений, происшедших в основных типах луговых сообществ низовьев Оби за два года сенокосного использования.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В августе 1987 г. в низовьях Оби, на о-ве Бубенский (Ямало-Ненецкий автономный округ, в 4 км к северо-востоку от с. Шурышкары), был заложен опыт по изучению влияния ежегодного сенокошения на структуру и продуктивность основных типов луговых сообществ. На трансекте, проходящей перпендикулярно берегу Оби поперек средней части острова и являющейся частью профиля Шурышкары-Питляр (Гафуров, Скулкин, 1987), в систематическом порядке, через 10 м, было зало-

жено 15 опытных участков (5×2 м). Непосредственно к опытным примыкали такие же контрольные участки.

Участки, расположенные на трансекте, одновременно располагались и по градиенту высоты в мезорельефе поймы, а следовательно, и по градиенту фактора поемности. От I к IV участку средняя продолжительность затопления во время разлива (табл. 1) увеличивалась от 0—1 до 50—60 дней. Соответственно, опытные участки находились и в разных по видовому составу сообществах: I участок — в разнотравно-вейниковом (РтВ), II—IV — в вейниковом (В), V—VI в вейниково-канареечниковом (ВК), VII — в угнетенном осоково-злаковом (УОЗ), VIII—XII — в разнотравно-осоково-злаковом (РтОЗ), XIII—XV — в разнотравно-осоковом (РтО).

На опытных участках ежегодно, в период максимального развития травостоя (первая декада августа), закладывали 25 круглых площадок по 0,1 м^2, на которых определяли встречаемость видов и видовой состав. Далее травостой срезали на уровне почвы и в камеральных условиях разбирали по видам, причем у доминантов подсчитывали число вегетативных и генеративных побегов, определяли их размер. Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. После определения биомассы доминантов рассчитывали среднюю массу одного побега. Ошибка при определении общих запасов надземной биомассы была не выше 15 %, других показателей — не выше 10 %.

Контрольные участки скашивали только один раз (в 1989 г.) и на них определяли те же самые показатели, что и на опытных.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ

Наиболее высокое положение в мезорельефе занимают разнотравно-вейниковые луга (РтВ), образовавшиеся в парковых ивняках на месте заброшенных свыше десяти лет назад вейниковых сенокосов. Это сообщество затопляется на считанные дни только при самых высоких разливах Оби. Типичные виды здесь — купырь лесной, дягиль низбегающий, ясколка даурская, княженика арктическая. Несколько реже встречаются ясмотка белая, чина болотная, хвощ полевой.

Существенно ниже в мезорельефе, среди самоизреживающегося паркового ивняка, расположены чистые, или одновидовые луга из вейника Лангсдорфа (В). Они затопляются один-два раза в три года на 1—3 нед. (в 1988, 1989 гг. не затоплялись). Видовое разнообразие сообщества невелико, ни один из второстепенных видов не играет существенной роли в сложении травостоя (василистник желтый, сабельник болотный, хвощ полевой).

Таблица 1

Основные характеристики режима поемности луговых участков

№ участка	Расстояние от берега, м	Высота над ур. моря, м	Вероятность затопления, %	Средняя продолжительность затопления, дн.	Срок окончания затопления
I	10	7,60	20	0,6	30 мая
II	40	7,00	40	10,1	7 июня
III	50	6,85	50	14,5	11 июня
IV	60	6,70	70	21,5	18 июня
V	70	6,60	80	24,0	21 июня
VI	80	6,50	90	26,2	25 июня
VII	90	6,40	90	29,8	28 июня
VIII	100	6,35	90	31,4	29 июня
IX	115	6,30	90	34,1	1 июля
X	125	6,20	100	43,1	4 июля
XI	140	6,10	100	48,2	10 июля
XII	150	6,05	100	49,7	13 июля
XIII	160	6,00	100	52,9	16 июля
XIV	170	5,95	100	55,0	20 июля
XV	200	5,90	100	61,2	27 июля

Примечание. Расчеты режимов поемности выполнены по данным 1977—1986 гг.

Еще ниже, также среди ивняка, в вейниковом массиве располагаются крупные, местами сливающиеся пятна канареечника тростниковидного. Поскольку в 1987 г. биомасса канареечника превышала биомассу вейника, сообщество получило название вейниково-канареечникового (ВК). В среднем затопляется почти ежегодно, но в 1988—1989 гг. не затоплялось. Помимо двух ярко выраженных доминантов, в травостое часто присутствуют василистник желтый, вероника длиннолистная, калужница болотная, хвощ полевой, подмаренник болотный.

Сообщество угнетенное осоково-злаковое (УОЗ) находится на границе ивняка и обширного осокового массива в условиях выраженного затенения кронами ив. Оно представлено редкими ослабленными побегами вейника, канареечника и осоки острой в сочетании с влажным разнотравьем — калужницей, лютиком ползучим, подмаренником болотным.

На открытом, почти всегда затопляемом (кроме 1988, 1989 гг.) месте расположена переходная зона между крупнозлаковыми и крупноосоковыми лугами — полидоминантное разнотравно-осоково-злаковое сообщество (РтОЗ). На каждом из пяти участков встречаются четыре — пять доминантов (вейники Лангсдорфа и незамечаемый, канареечник, осока, птармика) в различных сочетаниях. Широко представлено влажное разнотравье, в котором появляются чистец болотный, сердечник луговой, звездчатка злачная, хвощ топяной.

Наконец, в наиболее пониженной средней части островного массива находится разнотравно-осоковое (РтО) сообщество, за-

Таблица 2

Среднее количество видов на учетной площадке ($S_{0,1}$) и на всем участке (S_{10}) в разных типах луговых сообществ в годы исследований

Сообщество	$S_{0,1}$			S_{10}		
	1987	1989		1987	1989	
		Контроль	Опыт		Контроль	Опыт
РтВ	5,1 / 100	6,1 / +20	8,0 / +39	10 / 100	13 / +30	13 / 0
В	3,9 / 100	3,5 / —10	5,2 / +44	12 / 100	8 / —33	13 / +42
ВК	5,5 / 100	4,1 / —25	5,6 / +27	14 / 100	12 / —14	16 / +28
УОЗ	6,7 / 100	6,2 / —7	6,7 / +7	11 / 100	12 / +9	16 / +36
РтОЗ	6,9 / 100	6,5 / —6	8,8 / +33	12 / 100	11 / —8	14 / +25
РтО	5,5 / 100	5,6 / +2	7,3 / +31	12 / 100	12 / 0	13 / +8

Примечание. В числителе — абсолютные значения, в знаменателе — % к 1987 г.

топляемое ежегодно на 50—60 дней, а в 1988—1989 гг. — на 1—2 нед. Помимо осоки острой, очень характерен набор из четырех видов — птармики, калужницы, звездчатки и хвоща топяного.

Изменение видового состава

По мнению И. Г. Вершинина (1961), одностороннее сенокосное использование пойменных лугов является фактором, снижающим их видовое разнообразие. Наши данные скорее свидетельствуют об обратном (табл. 2): практически во всех сообществах уже на третий год после начала сенокошения видовая насыщенность возросла. Увеличилось как общее количество видов, отмеченных на опытном участке (S_{10}), так и среднее количество видов, приходящееся на учетную площадку I в 0,1 м^2 ($S_{0,1}$).

Наибольшие изменения видового состава сенокосных участков произошли в злаковых сообществах В, ВК, УОЗ, где виды, исчезнувшие и внедрившиеся, в совокупности составляют соответственно 44, 47 и 50 % от общего количества видов, отмеченных в данном сообществе за три года. В сообществах РтВ, РтОЗ и РтО видовой состав был значительно более стабилен,

Таблица 3

Количественные изменения видового состава луговых сообществ на опытных участках

Сообщество	Количество видов					
	В 1987 г.	В 1989 г.	Исчезнувших (А)	Внедрившихся (Б)	Всего отмечено за 3 года	(А+Б), % от общего кол-ва
РтВ	10	13	0	3	15	20
В	20	22	5	7	27	44
ВК	16	24	2	10	26	47
УОЗ	11	16	2	7	18	50
РтОЗ	20	26	1	7	27	30
РтО	14	14	3	3	17	35

доля исчезнувших и внедрившихся видов составила там соответственно 20, 30 и 35 % (табл. 3).

Сравнительный анализ видового состава опытных и контрольных участков показывает, что выпадение видов в гораздо большей степени было обусловлено невысокими разливами Оби в 1988—1989 гг., а не сенокошением. Как на опытных, так и на контрольных участках исчезли горец земноводный, калужница болотная, лютик Гмелина, поручейник широколистный, появившиеся в злаковых сообществах высокого и среднего экологических уровней после высоких и продолжительных разливов в 1985 и 1987 гг.

Напротив, внедрение новых видов происходило на опытных, а не на контрольных участках независимо от высотных отметок, т. е. именно в результате сенокошения. Повсеместно внедрялось местное полусорное разнотравье (гулявник, жерушник, желтушник, щавель, незабудка болотная, сердечник луговой), по-видимому, за счет семян, принесенных в сообщества предыдущими высокими разливами. В то же время после двух лет без затопления как на косимых, так и на контрольных участках в массовом количестве появились проростки разнотравья из сообщества РтВ: купыря, ясколки даурской вечерницы. Вряд ли они имеют на более низких отметках шансы на выживание, однако и в этом случае численность проростков на опытных участках была в 2—10 раз больше, нежели на контрольных.

Размеры побегов доминантов

Как известно, линейные размеры побегов злаков, являющихся основными доминантами луговых сообществ, отличаются гораздо меньшей изменчивостью по сравнению с другими параметрами популяций (Выгодская, 1986). В то же время высота побега является своеобразным биоиндикатором состояния вида

в сообществе, поскольку рост в основном определяется совокупностью экологических факторов, действующих в течение данного вегетационного периода.

Побеги злаков-доминантов луговых сообществ морфологически и физиологически неодинаковы, подразделяются на вегетативные и генеративные. Однако в связи с тем, что к третьему году опыта на многих косимых участках не появилось ни одного генеративного побега, мы проанализировали лишь достоверные данные — по вегетативным побегам (табл. 4).

Если исходить только из данных по опытным участкам, может создаться впечатление, что уменьшение высоты побегов обусловлено скашиванием. На самом деле значительно большее влияние здесь имеет размах естественных разногодичных флюктуаций (в нашем случае обусловленный влиянием неблагоприятных гидроклиматических условий). Например, у вейника Лангсдорфа отсутствие затопления в 1988—1989 гг. в сочетании с высокими летними температурами вызвало в 1,4—7 раз большее снижение размеров побегов, нежели скашивание в течение двух предыдущих лет (табл. 5).

Самое значительное уменьшение высоты побегов вейника произошло в сообществах, занимающих наиболее высокое положение в мезорельефе (РтВ и особенно В), и было гораздо менее заметным в сообществе РтОЗ, расположенном в понижении. Интересно, что естественная флюктуационная изменчивость размеров побегов вейника была максимальной в чистом одновидовом сообществе В, где его позиция доминанта, казалось бы, должна смягчать неблагоприятные воздействия среды.

Аналогичное явление наблюдалось и у канареечника тростниковидного: наиболее значительное уменьшение высоты вегетативных побегов (в среднем на 15,4 см), обусловленное скашиванием, было отмечено в сообществе ВК, где канареечник изначально являлся основным доминантом и, кроме того, именно ВК выше всех других сообществ с канареечником расположено в мезорельефе.

Различия между сообществами РтОЗ и РтО по высоте побегов осоки являются весьма близкими и недостоверными, что объясняется их большим экотопологическим сходством. Неблагоприятные гидроклиматические условия (жаркое лето, отсутствие затопления в 1989 г.) оказали в 5—12 раз большее влияние, нежели скашивание.

Плотность стеблестоя доминантов (число побегов на 1 м^2)

Как справедливо указывает Н. В. Пешкова (1987), а также другие авторы, уровень продуктивности одновидового сообщества однозначно определяется двумя факторами: плотностью стеб-

Таблица 4

Изменение высоты вегетативных побегов доминантов по годам на опытных участках, см

№ участка	Вейник			Канареечник			Осока		
	1987	1988	1989	1987	1988	1989	1987	1988	1989
I	83,1	75,3	53,2	—	—	—	—	—	—
II	79,3	41,5	35,8	—	—	—	—	—	—
III	84,4	62,5	41,3	—	—	—	—	—	—
IV	85,0	51,3	34,3	91,2	—	—	—	—	—
V	63,6	56,5	38,6	91,1	—	47,6	—	—	—
VI	74,8	55,4	51,4	85,0	70,2	52,5	—	—	—
VII	50,2	47,5	43,1	60,0	55,7	46,9	60,8	50,0	37,9
VIII	53,4	58,2	43,7	72,8	63,8	54,2	67,6	44,4	33,3
IX	64,3	43,6	45,6	81,1	43,0	37,8	81,7	45,1	37,6
X	48,2	48,0	—	70,5	49,9	40,2	81,7	46,7	43,3
XI	61,7	53,8	—	68,6	59,3	53,5	88,8	48,3	59,0
XII	61,9	53,1	50,0	84,1	56,3	54,5	89,7	52,7	47,6
XIII	—	—	—	—	—	—	97,5	57,8	52,1
XIV	—	—	—	—	—	—	91,3	53,8	54,9
XV	—	—	—	—	—	—	98,0	71,0	62,0
В среднем	67,5	53,9	43,9	79,0	56,9	48,4	84,1	52,2	47,5
Разница между 1987 и 1989 гг.	23,6			30,6			36,6		

Таблица 5

Изменение высоты вегетативных побегов вейника Лангсдорфа по годам на опытных и контрольных участках

Сообщество	1987 г. Контроль (*а*)	1989 г. Контроль (*в*)	1989 г. Опыт (*с*)	*с—в*	*в—а*	*с—а*
РтВ	83,1 / 100	61,8 / 74,4	53,2 / 64,0	—8,6 / —10,4	—21,3 / —25,6	—29,9 / —36,0
В	82,9 / 100	49,9 / 60,2	37,1 / 44,8	—12,8 / —15,4	—33,0 / —39,8	—45,8 / —55,2
ВК	69,2 / 100	49,6 / 71,6	45,0 / 65,0	—4,6 / —6,6	—19,6 / —28,3	—24,2 / —34,9
УОЗ	50,2 / 100	46,1 / 91,8	43,1 / 85,9	—3,0 / —6,0	—4,1 / —8,2	—7,1 / —14,2
РтОЗ	59,9 / 100	48,1 / 80,3	46,4 / 77,5	—1,7 / —2,8	—11,8 / —19,7	—13,5 / —22,5

Примечание. В числителе — см, в знаменателе — % от данных 1987 г.

лестоя и средней массой (мощностью) побега. Таким образом, чем большую долю в биомассе сообщества составляет доминант, тем более важное значение приобретает изучение плотности его стеблестоя.

Это отмечено практически во всех изученных нами сообществах, за исключением (да и то с оговоркой) РтОЗ — полидоминантного сообщества.

В предыдущих исследованиях мы установили, что размах разногодичной изменчивости плотности стеблестоя одного и того же сообщества вейника составляет 16—20 % (Скулкин, Дягилева, 1990). В то же время (табл. 6) в сообществах В и ВК плотность стеблестоя вейника увеличилась на 40,2 и даже 45,0 % по сравнению с 1987 г. В наименьшей степени она изменилась в РтВ (+5%). Плотность стеблестоя канареечника заметно увеличилась в сообществе ВК (+16,2%) и практически не изменилась в РтОЗ (+1,6%). Последнее с трудом поддается объяснению, поскольку более влаголюбивый по сравнению с вейником канареечник должен был укрепить свою ценотическую позицию в маловодные годы, как мы уже говорили, именно на пониженных участках.

Этому, однако, препятствовало большое развитие здесь разнотравья и резкое (на 66 %) увеличение плотности стеблестоя более мощного эдификатора — осоки острой. Осока увеличила численность побегов и в сообществе РтО (на 41 %) и даже в наиболее сухом УОЗ (на 7 %).

Далее, если канареечник из 9 участков увеличил плотность стеблестоя лишь в трех, вейник — в 7 из 12, то осока острая — в 8 случаях из 9, несмотря на особенно неблагоприятные для нее гидроклиматические условия.

Таким образом, находясь в условиях жесткой межвидовой конкуренции на более повышенных местах обитания с вейником Лангсдорфа, а на пониженных — с осокой острой, при регулярном сенокошении канареечник снижает плотность стеблестоя практически повсеместно, что противоречит утверждению И. Г. Вершинина (1961) о том, что это самый устойчивый к сенокошению из всех злаков, встречающихся в пойме Енисея.

Необходимо отметить, что на повышенных участках при ослаблении основных доминантов происходит внедрение более ценного низового злака — мятлика лугового.

Плотность его стеблестоя в течение трех лет непрерывно возрастала и достигла 343 побегов/м^2 в сообществе РтВ, 747 — в сообществе В, 253 — в сообществе ВК.

Правда, плотность стеблестоя мятлика увеличилась лишь на тех участках, где он встречался в незначительном количестве и в 1987 г. Его доля в надземной биомассе осталась незначительной.

Лисохвост луговой, который может в массовом количестве

Таблица 6

Изменение плотности стеблестоя доминантов опытных участков в 1987—1989 гг., побеги/м²

№ участка	Вейник			Канареечник			Осока		
	1987	1988	1989	1987	1988	1989	1987	1988	1989
I	420	406	441	—	—	—	—	—	—
II	828	679	797	—	—	—	—	—	—
III	636	933	818	—	—	—	—	—	—
IV	848	1749	1659	64	—	—	—	—	—
V	231	213	148	246	271	345	—	—	—
VI	299	683	675	257	203	237	—	—	—
VII	688	603	832	74	65	48	14	10	15
VIII	636	676	991	169	171	155	33	81	114
IX	144	163	87	97	102	92	216	341	377
X	92*	100*	—	36	14	10	164	114	213
XI	109*	396*	—	240	223	320	114	146	73
XII	59	60	116	195	75	313	207	377	240
XIII	—	—	—	—	—	—	375	396	416
XIV	—	—	—	—	—	—	249	328	388
XV	—	—	—	—	—	—	215	173	337

* Возможна примесь вейника незамечаемого.

Таблица 7

Доля генеративных побегов у доминантов травостоя опытных и контрольных участков, %

№ участка	Вейник		Канареечник		Осока	
	1987 г.	1989 г.	1987 г.	1989 г.	1987 г.	1989 г.
I	9,5	9,6/0,7	—	—/—	—	—/—
II	2,5	2,4/0	—	—/—	—	—/—
III	5,7	7,9/0,7	—	—/—	—	—/—
IV	3,1	3,2/0,1	8,4	—/—	—	—/—
V	0	0,5/1,4	8,2	0/0	—	—/—
VI	0	4,8/1,5	14,0	0/0	—	—/—
VII	0	0/0	4,1	0/0	—	—/—
VIII	0	2,6/0,1	11,9	0/1,3	0	0/0
IX	0	0,8/0	6,9	0/0	2,1	1,2/2,6
X	0	0,8/0	1,1	0/0	0	0/0
XI	0	0/—	0,5	0/0	1,1	0/2,2
XII	0	0/0	0	0/0	1,5	0/0
XIII	—	—/—	—	—/—	4,0	2,0/0,8
XIV	—	—/—	—	—/—	4,8	1,8/0,5
XV	—	—/—	—	—/—	4,8	1,8/1,5

Примечание. В числителе — контроль, в знаменателе — опыт.

внедряться в пойменные сообщества в результате сенокошения (Аврамчик, 1961; Вершинин, 1961), за три года не был отмечен нами ни на опытных, ни на контрольных участках.

Генеративность доминантов

Доля генеративных побегов вейника Лангсдорфа сильно варьирует по годам в зависимости прежде всего от условий паводка предыдущего и текущего годов. Максимальная генеративность отмечается обычно в год после высокого и продолжительного паводка и является одной из причин высокой продуктивности, поскольку масса генеративного побега в 2—3 раза больше массы вегетативного.

Тогда же было отмечено, что сенокошение в чистом вейниковом сообществе (даже однократное) влияет на генеративность следующего года однозначно: в травостое нет ни одного явно генеративного побега. Сейчас, основываясь на более подробных данных, можно утверждать, что неблагоприятное воздействие скашивания на генеративность может в отдельных случаях проявляться не на следующий год, а после двухлетнего сенокошения.

Что касается двух других доминантов, то, судя по данным табл. 7, на эти виды в большей степени повлияли неблагоприятные абиотические факторы (о которых мы уже упоминали), нежели сенокошение как таковое. Однако есть основания предполагать, что сенокошение неблагоприятно влияет на репродуктивную сферу этих видов.

Масса одного побега доминанта

Итак, масса побега тесно связана с его генеративностью и высотой. В результате двухлетнего сенокошения масса побегов всех доминантов существенно (на 20—80 % в зависимости от сообщества) уменьшилась, что видно из табл. 8.

Самое значительное уменьшение массы побега произошло в сообществах, не занимающих наиболее высокое положение в мезорельефе. Если исключить из рассмотрения УОЗ, то окажется, что масса побега вейника, с одной стороны, снизилась более всего в сообществе В, канареечника — ВК, осоки — в РтОЗ. С другой, масса побега на пониженных местообитаниях снизилась меньше: в РтОЗ у вейника — на 33 %, у канареечника — на 29 %, соответственно 78 и 63 % в сообществах В и ВК.

Следовательно, кошение влияет на массу побега гораздо сильнее, чем на высоту (см. табл. 5). Далее, если на высоту побегов во всех сообществах сильнее влияют абиотические факторы, нежели кошение, то масса побега одного и того же доминанта в одних сообществах более подвержена разногодичным

Таблица 8

Изменение массы одного побега доминанта на опытных участках по годам, г

№ участка	Вейник			Канареечник			Осока		
	1987	1988	1989	1987	1988	1989	1987	1988	1989
I	0,39	0,59	0,30	—	—	—	—	—	—
II	0,61	0,16	0,11	—	—	—	—	—	—
III	0,56	0,36	0,15	—	—	—	—	—	—
IV	0,45	0,17	0,09	1,13	—	—	—	—	—
V	0,38	0,41	0,13	1,15	0,64	0,42	—	—	—
VI	0,48	0,17	0,24	1,20	0,54	0,44	—	—	—
VII	0,25	0,16	0,15	1,01	0,31	0,30	0,37	0,20	0,20
VIII	0,31	0,14	0,12	1,03	0,48	0,62	0,56	0,18	0,16
IX	0,31	0,17	0,23	1,23	0,42	0,36	0,72	0,28	0,19
X	0,26	0,15	—	1,08	0,72	0,40	0,82	0,52	0,29
XI	0,31	0,13	—	0,63	0,76	0,61	0,72	0,48	0,41
XII	0,31	0,14	0,27	0,60	0,73	0,78	1,25	0,45	0,19
XIII	—	—	—	—	—	—	1,10	0,50	0,42
XIV	—	—	—	—	—	—	1,10	0,48	0,54
XV	—	—	—	—	—	—	1,46	1,00	0,48

Таблица 9

Изменение запаса надземной биомассы доминантов на опытных и контрольных участках, г/м²

№ участка	Вейник		Канареечник		Осока	
	1987 г.	1989 г.	1987 г.	1989 г.	1987 г.	1989 г.
I	160	333/134	—	—/—	—	—/—
II	505	275/86	—	—/—	—	—/—
III	357	268/122	—	—/—	—	—/—
IV	382	186/147	—	—/—	—	—/—
V	88	69/19	283	226/143	—	—/—
VI	144	233/159	308	96/105	—	—/—
VII	172	152/122	74	20/15	5	3/3
VIII	199	197/123	174	160/97	18	9/18
IX	44	198/20	114	74/33	156	42/72
X	24	43/—	40	75/7	135	119/62
XI	34	—/—	151	458/196	82	70/30
XII	18	70/32	117	—/243	259	176/46
XIII	—	—/—	—	—/—	413	197/175
XIV	—	—/—	—	—/—	274	158/210
XV	—	—/—	—	—/—	314	172/162

Примечание. В числителе — контроль, в знаменателе — опыт.

флюктуациям, а в других — влиянию кошения. Например, в сообществах В и ВК размах естественной флюктуации массы побега вейника превышал влияние кошения на этот показатель, а в сообществах РтВ и РтОЗ явно сильнее было влияние кошения (более чем в 2 раза).

Надземная биомасса доминантов

В подавляющем большинстве случаев двухлетнее сенокошение привело к заметному снижению биомассы всех доминантов (табл. 9). Лишь в четырех случаях из 29 биомасса увеличилась: на VI и XII участках у вейника (сообщества ВК и РтОЗ), а также на XI и XII участках у канареечника (сообщество РтОЗ). Биомасса осоки уменьшилась на всех участках. Факты увеличения биомассы вейника и канареечника взаимосвязаны; они объясняются смещением зоны оптимума из более сухих (ВК) в более влажные местообитания (РтОЗ).

Анализ изменения биомассы доминантов по сообществам показывает, что в наибольшей степени биомасса вейника уменьшилась в чистом вейниковом сообществе (В) — на 71 %, наиболее стабильной она была в РтВ (снизилась лишь на 16 %); в сообществах ВК, УОЗ, РтОЗ снизилась соответственно на 23, 29 и 33 %. Биомасса канареечника снизилась в наибольшей степени в УОЗ (на 81 %), в сообществе ВК с максимальной долей участия канареечника (на 58 %) и всего лишь на 4 % — в полидоминантном РтОЗ, т. е. она почти не изменилась, а доля участия канареечника в РтОЗ выросла. Биомасса осоки острой снизилась в РтОЗ на 65, в РтО — на 45, в УОЗ — на 42 %. Сравнение опытных и контрольных участков показывает, что это снижение в основном — следствие неблагоприятных гидроклиматических условий в 1988, 1989 гг., а не кошения.

В начале опыта (в год очень высокого и продолжительного разлива Оби) продуктивность всех сообществ была достаточно высокой, но наибольшие запасы НБМ были сформированы в сообществах высокого уровня — РтВ и В (табл. 10). После двухлетнего сенокошения именно эти сообщества, не затоплявшиеся в 1988 и 1989 гг., снизили свою продуктивность в наибольшей степени — на 24 и 23 % соответственно. Это в 1,5—2 раза меньше размаха естественной разногодичной изменчивости продуктивности вейниковых сообществ, составляющей в РтВ 31 %, а в В — 45 %.

Напротив, в более влажных сообществах РтОЗ и РтО влияние кошения было существенно меньшим, 13 и 2 %, соответственно, однако и эти небольшие значения в среднем в 2 раза меньше размаха естественных флюктуаций за три года. Вполне вероятно, что незначительное влияние кошения на биомассу лугов с большим участием осоки объясняется именно хорошей

Таблица 10

Общие запасы надземной биомассы (НБМ) опытных и контрольных участков

Сообщество	1987 г.	1988 г.	1989 г. Контроль (*a*)	1989 г. Опыт (*b*)	*a*—*b*
РтВ	540/100	426/79	376/69	244/45	—132/—24
В	500/100	262/52	276/55	160/32	—116/—23
ВК	486/100	291/60	339/70	254/52	—85/—18
УОЗ	302/100	155/51	200/67	170/56	—30/—11
РтОЗ	424/100	278/66	399/94	300/71	—99/—13
РтО	499/100	280/56	388/78	377/76	—11/—2

Примечание. В числителе — г/м², в знаменателе — % от 1987 г.

отавностью осоки (на что, в частности, указывают Н. И. Андреяшкина и Н. И. Игошева (1980)) по сравнению с верховыми злаками, а не различием в увлажнении.

Структура надземной биомассы, ботанический состав травостоев

Анализ изменений ботанического состава сена за три года по всем типам сообществ показывает, что злаки во всех случаях незначительно снижают свое участие, поскольку угнетение естественных доминантов не компенсируется медленным внедрением более ценных низовых злаков. Осоки также сократили долю участия в НБМ, особенно в сообществе РтО — на 18,6 % (табл. 11), что в большей степени объясняется не кошением, а неблагоприятными для них внешними условиями. Разнотравье увеличило свое участие в НБМ практически во всех сообществах, за исключением ВК, от 0,8 до 17,1 %.

Несколько особняком находится сообщество РтВ: здесь, наоборот, участие злаков в НБМ резко (на 27,1 %) увеличилось, а разнотравья — уменьшилось на аналогичную величину. Дело в том, что немедленное выпадение крупнотравья после начала кошения сопровождалось семенным возобновлением его в 1989 г., но многочисленные проростки, естественно, не составляли той массы, которая была у развитых генеративных особей купыря или дягиля. Фактическое устранение мощного конкурента при-

Таблица 11

Ботанический состав травостоев опытных участков лугов в годы исследований, %

Сообщество	Злаки		Осоки		Разнотравье	
	1987	1989	1987	1989	1987	1989
РтВ	29,6	56,8	—	—	70,4	43,3
В	87,3	80,0	—	—	12,7	20,0
ВК	84,4	84,4	—	—	15,6	15,6
УОЗ	81,7	80,8	1,7	1,8	16,6	17,4
РтОЗ	47,2	42,9	25,3	18,9	27,5	38,2
РтО	0	0,5	67,2	48,6	32,8	50,9

вело к тому, что кошение подействовало на вейник в сообществе РтВ в наименьшей степени.

Наиболее стабильное соотношение агроботанических групп было свойственно дидоминантному сообществу ВК. Это достаточно неожиданно, поскольку именно в это сообщество внедрилось 10 новых видов (больше, чем в другие). Очевидно, снижение здесь доли вейника компенсировалось увеличением доли второго доминанта и в меньшей степени — мятлика, а внедрение немногочисленных особей новых видов сопровождалось выпадением гораздо большей части биомассы изначально присутствовавших видов разнотравья.

Увеличение во всех сообществах доли малоценного разнотравья нежелательно. По-видимому, в годы с непродолжительными разливами на сенокосах необходимо производить подсев семян местных ценных злаков.

ВЫВОДЫ

1. Сенокосное использование всех типов пойменных лугов низовьев Оби ведет к увеличению видового разнообразия. Скорость этого увеличения 0,5—2 вида в год. Во все сообщества внедряется преимущественно малоценное местное разнотравье.

2. Основные доминанты злаковых лугов — вейник Лангсдорфа и канареечник тростниковидный — неблагоприятно реагируют даже на однократное скашивание в предыдущем году. У них уменьшается высота побегов, генеративные практически исчезают из травостоя, вследствие этого резко падает средняя масса побегов. Некоторое увеличение плотности стеблестоя не компенсирует потерь биомассы.

3. Сообщества осоки острой наиболее устойчивы к скашиванию. У нее продолжают появляться генеративные побеги, заметно увеличивается плотность стеблестоя. Осока гораздо больше реагирует на отсутствие затопления полыми водами, чем на сам фактор скашивания.

4. Наиболее стабильное соотношение агроботанических групп свойственно вейниково-канареечниковым сообществам, несмотря на значительные изменения во флористическом составе, вызванные кошением.

5. Кошение в год с низким, непродолжительным паводком, а тем более в течение двух-трех таких лет, должно сопровождаться мерами поверхностного улучшения лугов (подсевом семян, внесением удобрений), во избежание превращения злаковых лугов в группировки малоценного разнотравья. В годы низкого паводка предпочтение должно быть отдано сенокошению на более низких, обычно недоступных участках, которые к тому же имеют более стабильную продуктивность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамчик М. Н. Пойменные луга р. Анадырь и перспективы их освоения // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. X. С. 373—387.

Барышников М. К. Луга низовьев р. Оби, их характеристика и перспективы использования // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. X. С. 115—158.

Вершинин И. Г. Заливные луга р. Енисей в Игарском районе и приемы их использования и улучшения // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. X. С. 251—298.

Выгодская Н. Н. Требования в объему и типу выборки при фитометрических обследованиях посевов пшеницы // Биоценоз пшеничного поля. М., 1986. С. 28—39.

Гафуров Ф. Г., Скулкин И. М. Экотопологическая характеристика луговых сообществ поймы низовьев Оби // Экология. 1987. № 3. С. 73—75.

Дыдина Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Тр. НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. X. С. 159—250.

Пешкова Н. В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1987.

Савкина З. П. Пойменные луга северных рек, особенности их освоения, использования и улучшения // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 40—45.

Скулкин И. М., Дягилева Е. С. Изменение вейникового сообщества под влиянием сенокошения // Тезисы докладов региональной школы-семинара «Актуальные проблемы экологии». Свердловск, 1989. С. 86—87.

Хантимер И. С. Материалы к изучению лугов поймы р. Печоры // Луга Коми АССР. М.: Л., 1959. С. 173—265.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

Н. И. ИГОШЕВА

СЕЗОННАЯ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ КРИОФИЛЬНЫХ ЛУГОВ

В последнее время большое внимание уделяется изучению биогеоценоза как сложной функциональной системы, состоящей из совокупности живых и неживых компонентов, объединенных в общем процессе превращения вещества и энергии. Важный показатель, определяющий тип биологического круговорота в конкретном растительном сообществе,— годичная динамика органического вещества, которая проявляется в ежегодном нарастании, последующем отмирании и разложении растительной массы в процессе жизнедеятельности сообщества. Обзор литературы, касающейся динамики органического вещества в травянистых фитоценозах (Кожевников, 1937; Серебряков, 1966; Манаков, 1970; Макаревич, 1971; Понятовская, Макаревич, 1973; и др.), показывает необходимость дальнейшей разработки этого вопроса, так как исследования такого рода представляют несомненный теоретический и практический интерес.

Криофильные луговые сообщества впервые были описаны П. Л. Горчаковским (1966). По ритму развития они уникальны. Специфика их сезонного развития, обусловленная сильно сокращенным вегетационным периодом, состоит в быстром прохождении растениями всех фенологических фаз и интенсивном нарастании биомассы, достигающей в чрезвычайно сжатые сроки максимальных значений.

ДИНАМИКА БИОМАССЫ

На участках, где только что стаял снег, сразу уже начиналась вегетация растений, а некоторые летне-зеленые виды, образуя своеобразные парнички, отрастали еще под снегом. Так, в горлецово-вейниковой ассоциации (рис. 1), раньше других освобождающейся от снежного покрова, первые проростки горлеца змеиного появились в третьей декаде июня, а во второй или третьей декаде июля биомасса цветковых достигла наибольшего значения. Темпы ее нарастания обусловлены формирова-

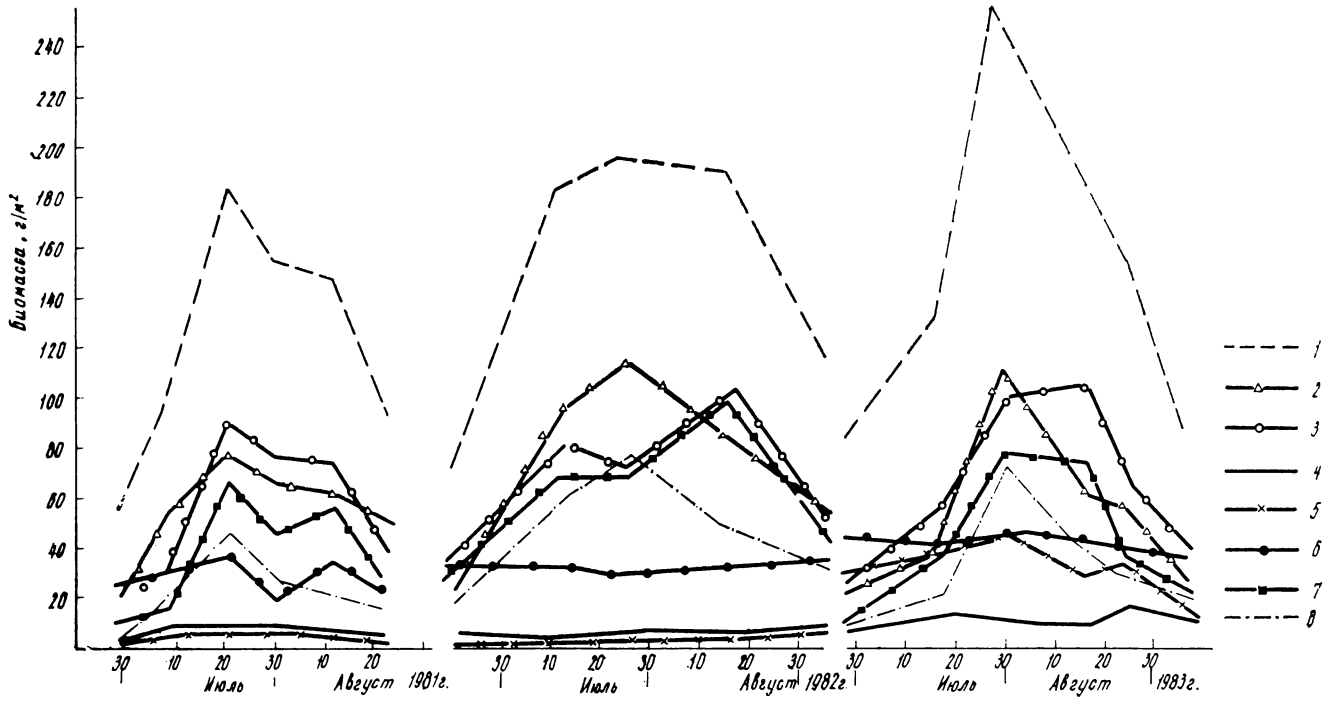


Рис. 1. Сезонная динамика надземной биомассы горлецово-вейникового луга.

1 — цветковые, *2* — разнотравье, *3* — злаки, *4* — осоки, *5* — кустарнички, *6* — мхи, *7* — вейник Лангсдорфа, *8* — горлец змеиный.

нием и развертыванием всех надземных органов растений. Достигнув своего максимального значения, приуроченного на криофильных лугах к периоду окончания цветения и начала плодоношения большинства видов, кривая сезонной динамики шла вниз, показывая уменьшение зеленой массы в травостое, которое происходило более медленно, чем нарастание. Так, во второй декаде августа запасы биомассы были еще высоки и составляли 74—98 % от максимального. Однако чем ближе к осени, тем интенсивнее шел процесс убывания зеленой массы, и в конце сезона она составила 82—110 г/м^2 в разные годы. Это связано с переходом в ветошь листьев, а также вегетативных и генеративных побегов. Развитие растений в течение всего вегетационного периода характеризовалось определенным сочетанием процессов нарастания и отмирания. В первой половине сезона происходили бурный прирост зеленой массы и более умеренное отмирание перезимовавших листьев летне-зимнезеленых видов, а также побегов и листьев ранней генерации, полностью перешедших в опад к началу плодоношения. Во второй половине вегетационного периода интенсивнее протекал процесс отмирания зеленой массы, усиливающийся к концу сезона. Нарастание также характерно для этого периода, однако прирост новых листьев и побегов поздней генерации во время и после окончания генеративной фазы шел медленно. Таким образом, процессы нарастания и отмирания происходили непрерывно в течение всего сезона, однако динамика запасов надземной биомассы цветковых определялась в первой половине процессом нарастания, а во второй — отмирания.

Значительным сезонным изменениям подвержены не только запасы, но и структура биомассы цветковых. В начале сезона роста в горлецово-вейниковом сообществе основу зеленой массы составляли злаки и разнотравье (54—86 % в разные годы), причем роль доминантных видов в этот период незначительна. Однако к середине сезона доля вейника Лангсдорфа и горлеца змеиного постепенно возрастала (35—70 % в первой половине июля), и во время наивысшего развития травостоя эти виды преобладали (56—72 %). В течение всей второй половины вегетационного периода, когда процесс отмирания растительной массы превалировал над нарастанием, вейник и горлец занимали ведущее положение в структуре биомассы. Во второй декаде августа на их долю приходилось от 54 до 75 % общего запаса цветковых. В конце сезона роста роль доминантов несколько ослабла (42—60 %), зато увеличилась доля некоторых летне-зимне-зеленых видов разнотравья и злаков (тысячелистника обыкновенного и луговика извилистого).

Снежник, занимающий местоположение гераниевой ассоциации, сохранялся до второй декады июля. По мере его подтаивания по краям участка уже в середине июля появились проростки растений (рис. 2). Дальнейшее увеличение растительной

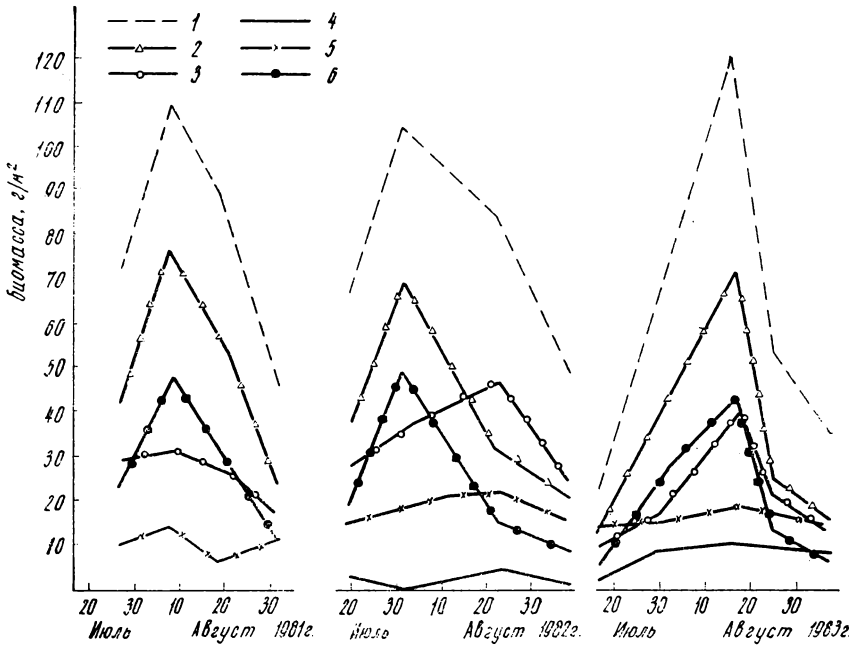


Рис. 2. Сезонная динамика надземной биомассы гераниевого луга.

1—5 — см. рис. 1, *6* — герань белоцветковая.

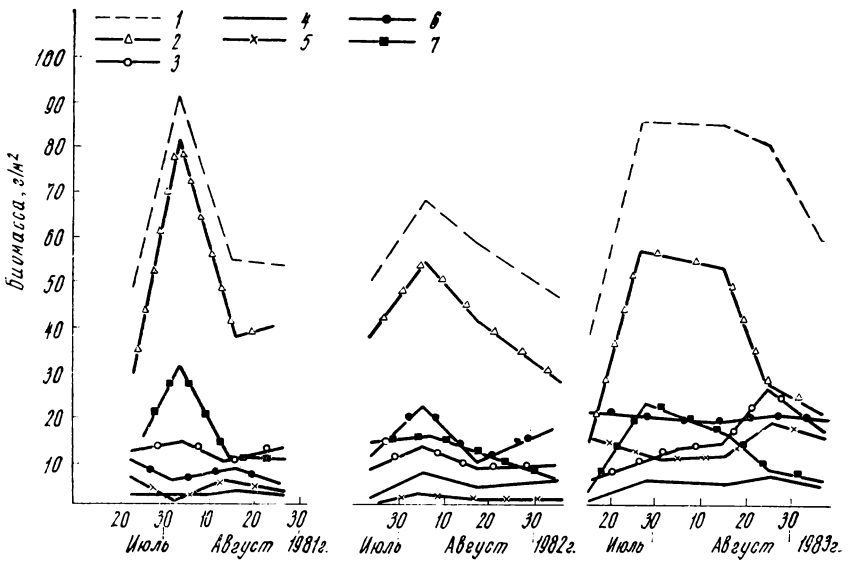


Рис. 3. Сезонная динамика надземной биомассы фиалково-разнотравного луга.

1—6 — см. рис. 1, *7* — фиалка двухцветковая.

массы шло очень быстро: прирост цветковых до середины августа составил 3,1—3,6 г/м^2 в сутки. В литературе имеются некоторые данные по приросту растительной массы в альпийских луговых сообществах. Так, на Северной Аляске при 70 днях вегетационного сезона прирост биомассы в травянистом сообществе составил 0,9, а на альпийском лугу — 1,2 г/м^2 в сутки (Bliss, 1956). В Шведской Лапландии было определено (Bliss, 1956), что субарктические травянистые и осоковые сообщества дают 2,3 г/м^2 в сутки при 111 днях вегетационного сезона. Таким образом, скорость нарастания биомассы на криофильных лугах выше, чем в других альпийских сообществах.

Отмирание живой растительной массы проходило менее бурно: в течение первых 10—20 дней после максимума — 0,9—1,6 г/м^2 в сутки. Исключение составил сезон роста 1983 г., когда, уменьшаясь ежесуточно на 7,3 г/м^2, с 17 по 25 августа отмерло более половины зеленой массы растений. Эти явления можно объяснить неблагоприятными для растений погодными условиями в конце второй декады августа: понижением среднесуточной температуры воздуха и заморозками по ночам.

На гераниевом лугу соотношение между растительными группами в течение сезона роста менее устойчиво, чем в предыдущей ассоциации. В начале и конце вегетационного периода надземная растительная масса имеет одинаковую структуру: ее основная часть приходится на долю злаков (36—52 %) и разнотравья (42—57 %), причем половина разнотравья состоит из листьев и побегов герани белоцветковой. В середине сезона в период наивысшего развития травостоя решающее значение приобретает биомасса доминанта сообщества — герани белоцветковой (37—47 %), роль злаков в этот период значительно ниже (28—32 %). Наиболее стабильной в течение сезона вегетации оказалась группа разнотравья (без доминанта), на долю которой во всех укосах приходилось 19—30 % от общей биомассы цветковых. Доля осоки в зеленой массе гераниевого сообщества в течение всего вегетационного сезона незначительна: в 1981 г.— от 1 до 2 %, в 1982 г.— от 0 до 6 %, в 1983 г.— от 7 до 22 %. Увеличение ее доли в последний год наблюдений можно объяснить тем, что при вытаптывании, которого невозможно избежать при работе, на хорошо увлажненных участках произошла замена неконкурентноспособных видов осокой (Андреяшкина, Игошева, 1979). Преобладание злаков в начале и конце вегетационного сезона связано с тем, что луговик извилистый и душистый колосок альпийский — летне-зимнезеленые виды, зимующие частично в зеленом состоянии и имеющие поэтому зеленые органы как поздней осенью, так и ранней весной.

Наблюдения показали, что в фиалково-разнотравной ассоциации, как и в других сообществах, ход нарастания и отмирания живой растительной массы цветковых, обусловленный интегральным ритмом развития всех компонентов травостоя, имел

характер одновершинной кривой с пиком в третьей декаде июля — первой декаде августа (рис. 3). Однако динамика биомассы на этом лугу оказалась особенно тесно связанной с погодными условиями. Так, в 1981 г. масса первого укоса, взятого 23 июля, была 48 г/м². Уже через 11 дней запас биомассы цветковых достиг максимального значения — 91 г/м², т. е. прирост составил 3,9 г/м² в сутки. Так же быстро началось снижение запаса зеленой массы (3,0 г/м² в сутки), однако с середины августа отмирание растений значительно замедлилось и составило всего 0,06 г/м² в сутки. Август этого года, пришедший после очень сухого (осадков выпало 40 % нормы) и холодного (среднесуточная температура воздуха была ниже обычной на 4,4 °С) июля, выделялся жаркой (среднесуточная температура воздуха 10,7 °С против 9,6 °С средней многолетней) и влажной (выпало 239,4 мм осадков по сравнению с 177 мм средними многолетними) погодой, благоприятной для роста и развития растений. Это способствовало появлению мелких укороченных листьев разнотравья и злаков осенней генерации, что привело к относительному равновесию между процессом нарастания и отмирания, поэтому вес зеленой массы в конце сезона вегетации мало отличался от показателей, полученных в предыдущий срок. Ход нарастания и отмирания биомассы растений в 1982 г. был обычным, а в 1983 г. выделялся значительным весом укоса от 25 августа (80 г/м²), связанным с образованием большого числа генеративных побегов овсяницы овечьей. В этом сообществе соотношение растительных фракций в первом укосе значительно отличалось от структуры биомассы середины сезона роста. Так, 15 июля 1983 г. главной составной частью живой растительной массы сообщества были стволики *Salix reticulata* и *Cassiope hypnoides*, а также виды разнотравья, зимовавшие с зелеными листьями. В сумме они составили 67 %. Роль остальных растительных групп мала: злаки — 16, фиалка двухцветная — 11, осоки — 6 %. Соотношение указанных групп растений в биомассе резко изменилось в период максимального развития травостоя: значительно превалировало разнотравье с доминирующей фиалкой двухцветковой (68—89 %), а злаки (6—17 %), осоки (3—10 %) и кустарнички (2—13 %) имели второстепенное значение. В укосах, взятых в самом конце вегетационного сезона (5, 7 сентября), зеленая масса состояла в основном из листьев разнотравья и злаков, уходящих под снег в зеленом состоянии (65—81 %). Наблюдения над соотношением выделенных растительных фракций показали, что основу травостоя в течение всего вегетационного периода составляли виды разнотравья. В разные сроки наблюдений в сумме с какой-либо одной наиболее развитой растительной группой (кустарничками — в начале сезона, фиалкой двухцветковой — в середине, злаками — в конце) их относительные показатели были неизменно высоки.

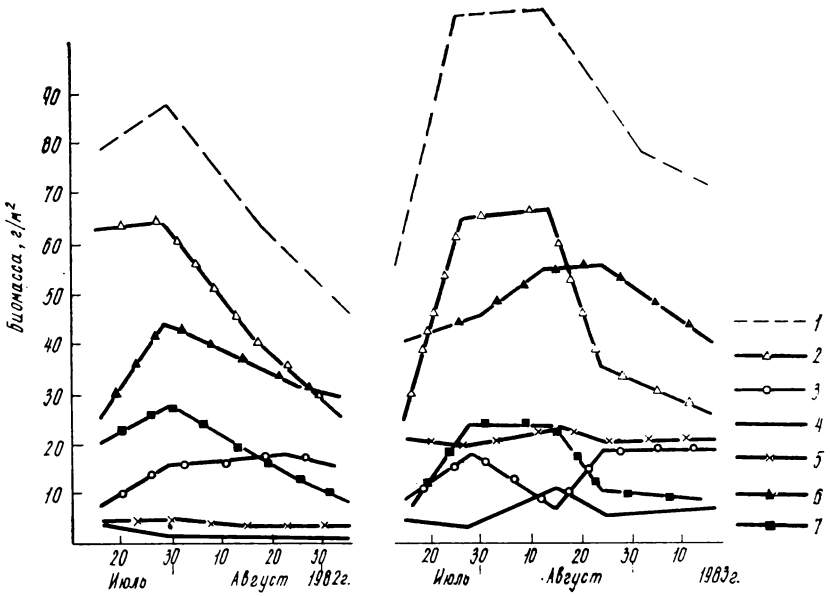


Рис. 4. Сезонная динамика надземной биомассы лаготисово-разнотравного луга.

1—5 — см. рис. 1, *6* — споровые, *7* — лаготис уральский.

Сезонные изменения надземной биомассы в лаготисово-разнотравной ассоциации прослежены в летние периоды 1982 и 1983 гг. (рис. 4). В первый год наблюдений пик ее продуктивности был отмечен в конце июля (87 г/м²), а в 1983 г. кривая, отражающая накопление и отмирание зеленой массы, имела в середине сезона роста вместо пика плоскую вершину (разница между данными укосов от 27 июля и 15 августа составила всего 1,4 г/м²).

Сезонные флюктуации структуры зеленой массы в этом сообществе подобны сезонной динамике соотношения растительных фракций фиалково-разнотравного луга. В первом укосе главной составной частью зеленой массы были едва начавшие зеленеть стволики кустарничков и разнотравье, на долю которых приходилось 70 % биомассы. Остальная растительная масса распределялась примерно поровну между злаками (12 %), осоками (8 %) и лаготисом (10 %). В конце июля — начале августа, в период накопления наибольшего количества зеленой массы, она состояла в основном из вегетативных и генеративных побегов и листьев разнотравья и лаготиса (63—75 %). Доля кустарничков в середине сезона роста уменьшилась более чем в 2 раза (с 38 до 15 %), а злаков незначительно увеличилась (13 %). В последнем укосе (первая декада сентября)

летне-зимнезеленые виды злаков и разнотравья составили бо́льшую часть биомассы (52—69 %).

Если биомассу цветковых на лугах принять за 100 %, а споровых как надбавку к ним, то хорошо видно, что в горлецово-вейниковом, гераниевом и фиалково-разнотравном сообществах доля споровых значительно меньше, чем в лаготисово-разнотравном, где споровые растения представлены не только мхами, но и плауном альпийским и хвощом полевым. В этом сообществе слабо выражена зависимость между сезонными изменениями биомассы споровых и развитием травостоя в целом. В остальных ассоциациях в начале вегетационного периода, когда биомасса цветковых была развита неполностью, и в конце сезона роста, когда она частично отмирала, доля споровых в общей биомассе значительно возрастала (31—59 %), а в середине сезона, когда травостой был наиболее мощным, роль мхов снижалась (8—22 %).

В целом процессы накопления и разрушения зеленой массы на изученных лугах протекали одинаково, однако каждому сообществу были свойственны специфические черты, отражающие структуру биомассы в течение вегетационного сезона и скорость перехода органического вещества из одного состояния в другое. Наиболее стабильной в течение периода роста можно считать структуру травостоя горлецово-вейникового сообщества. Большинство укосов этого луга в качестве компонента содержало два вида. Большим сезонным колебаниям подвержена структура биомассы гераниевой ассоциации, в которой основу травостоя в начале и конце вегетационного периода составили злаки, а в середине сезона — герань белоцветковая. Изменения структуры биомассы фиалково-разнотравного и лаготисово-разнотравного лугов сходны и значительны в течение вегетационного сезона. Они проявились в преобладании разнотравья с кустарничками в первом укосе, разнотравья с фиалкой (фиалково-разнотравный луг) или лаготисом (лаготисово-разнотравный луг) — в период наивысшего развития травостоя, разнотравья со злаками — в конце сезона. Сравнение сезонных и разногодичных изменений структуры зеленой массы выявило, с одной стороны, относительно высокую подвижность ее составных частей в течение сезона роста, проявляющуюся в увеличении или уменьшении доли тех или иных компонентов, с другой — высокую стабильность по годам, несмотря на различие метеорологических условий.

ДИНАМИКА НЕКРОМАССЫ

Неотъемлемой составной частью структуры растительного сообщества является мертвая растительная масса, тесно связанная с живыми частями растений и имеющая огромное значение для жизнедеятельности сообщества. На изученных крио-

фильных лугах некромасса, представленная ветошью и подстилкой, также играла большую роль в существовании отдельных растений и сообщества в целом. Ее запасы испытывали значительные сезонные и погодичные флюктуации. Количество мертвой растительной массы в то или иное время определялось совокупностью таких факторов, как величина прироста зеленой массы, интенсивность ее отмирания, скорость разложения и т. д. Ритмика колебания запасов некромассы была обусловлена соотношением двух противоположно направленных процессов: интенсивности перехода зеленой массы в ветошь, что приводило к ее увеличению, и скорости разложения мертвых остатков, что способствовало ее уменьшению. Хотя ритм накопления и разложения мертвой растительной массы в известной степени коррелировал с видовым составом травостоя, биологическими особенностями видов, однако в ее динамике, по сравнению с динамикой биомассы, большое значение приобрели внешние по отношению к растениям факторы, в частности погодные условия (температура и влажность воздуха и почвы), деятельность микроорганизмов и др.

Сезонная динамика мертвого растительного вещества в изученных сообществах имела общие черты. В начале сезона вегетации его количество намного превышало запасы биомассы. В этот период мертвая фракция травостоя образована в основном ветошью, состоящей из отмерших листьев и побегов предшествующего года, листьев летне-зимнезеленых растений, ассимилирующих некоторое время после схода снежного покрова, и подстилки (мертвых растительных остатков неопределенного возраста, различной степени разложенности). К середине вегетационного сезона происходило постепенное уменьшение мертвой растительной массы: самый низкий ее запас наблюдался в первой половине августа в разгар вегетации. В этот период масса ветоши и подстилки была в несколько раз меньше биомассы. Установление высокой среднесуточной температуры воздуха (выше 12 °С), хорошее прогревание подстилки и поверхностных слоев почвы в середине лета способствовали повышению активности деструкторов, разрушающих и разлагающих мертвые фракции травостоя. Поэтому процесс разложения был наиболее интенсивным и превышал незначительный по величине опад. В криофильных высокогорных лугах разложение отмерших остатков протекало летом в очень короткий отрезок времени только при достаточно высокой температуре воздуха. В более холодное время оно или отсутствовало, или протекало очень медленно. Уже с середины августа по мере установления регулярных заморозков начиналось интенсивное увеличение массы мертвых растительных остатков за счет отмирания всех видов растений (переход в ветошь листьев с генеративных и вегетативных побегов, а затем и самих побегов). В конце вегетативного сезона накопление мертвой растительной массы зна-

чительно преобладало над процессом ее разложения. Таков общий характер сезонной мертвой растительной массы, который менялся по годам в зависимости от метеорологических условий.

Ветошь и подстилка изученных лугов, как и живая растительная масса, состояла из следующих фракций: злаков, осок, разнотравья, кустарничков и споровых. Общий запас мертвой растительной массы цветковых в горлецово-вейниковой ассоциации в течение сезона значительно колебался. Если в начале и в конце вегетационного периода было накоплено 183—248 г/м^2 некромассы, то в середине — 59 г/м^2, что примерно в 3—5 раз меньше. Обычно в конце сезона мертвой растительной массы несколько больше, чем в начале, что связано с ее, хотя и незначительным, разложением в зимний и осенний периоды (рис. 5).

В целом структура мертвой растительной массы горлецово-вейниковой ассоциации была однородной в течение вегетационного сезона всех трех лет наблюдений. Основу ее составили доминанты: вейник Лангсдорфа и горлец змеиный, на долю которых в начале сезона пришлось 47—63, в середине — 49—85, в конце — 46—64 %. Особенно высокой стабильностью в структуре некромассы характеризуются злаки. Доля мертвой фракции разнотравья в середине сезона была значительно ниже, чем в начале и конце. Достаточно отчетливо это наблюдалось в период вегетации 1981 г., когда доля разнотравья в третьей декаде июля была меньше в 3 раза, чем в начале сезона, и в 4 раза, чем в конце. Уменьшение запасов разнотравья в период наиболее интенсивного разложения мертвой растительной массы связано с высокой скоростью разложения тонких, нежных органов этой группы растений по сравнению с растениями других фракций. Горлецово-вейниковый луг значительно выделялся среди других криофильных сообществ величиной мертвой растительной массы в течение всего сезона вегетации. В каждой пробе этой ассоциации за счет высокого прироста массы трав и медленного разложения жестких стеблей и листьев вейника масса ветоши и подстилки была в несколько раз больше, чем в других сообществах.

Сезонная динамика общего запаса мертвой растительной массы в гераниевом сообществе в 1981 и 1982 гг. (рис. 6) характеризовалась достаточно близкими темпами разложения и накопления (1,7—3,5 г/м^2 в сутки) и наименьшей массой мертвых органов растений в пробах первой декады августа. Вегетационный период 1983 г. отличался и скоростью убывания некромассы, и ее количеством во второй половине сезона. Убыль, продолжавшаяся до третьей декады августа, составила всего 0,03 г/м^2 в сутки, т. е. была в 50—100 раз меньше, чем в предыдущие годы. Поэтому вес некромассы в середине сезона (83 г/м^2) и особенно в конце (156 г/м^2) в период массового отмирания зеленых органов был очень высоким. Медленные темпы разложения отмерших органов растений и, как следствие

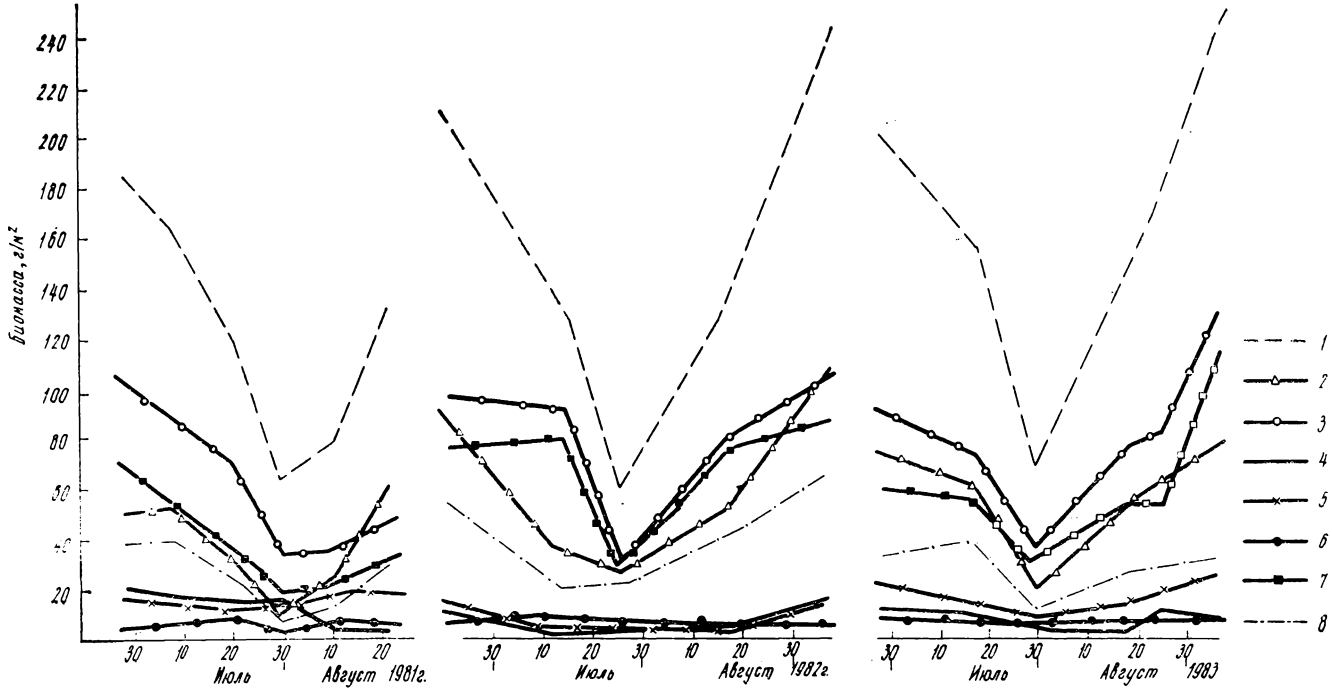


Рис. 5. Сезонная динамика мертвой растительной массы горлецово-вейникового луга.

Усл. обозн. см. на рис. 1.

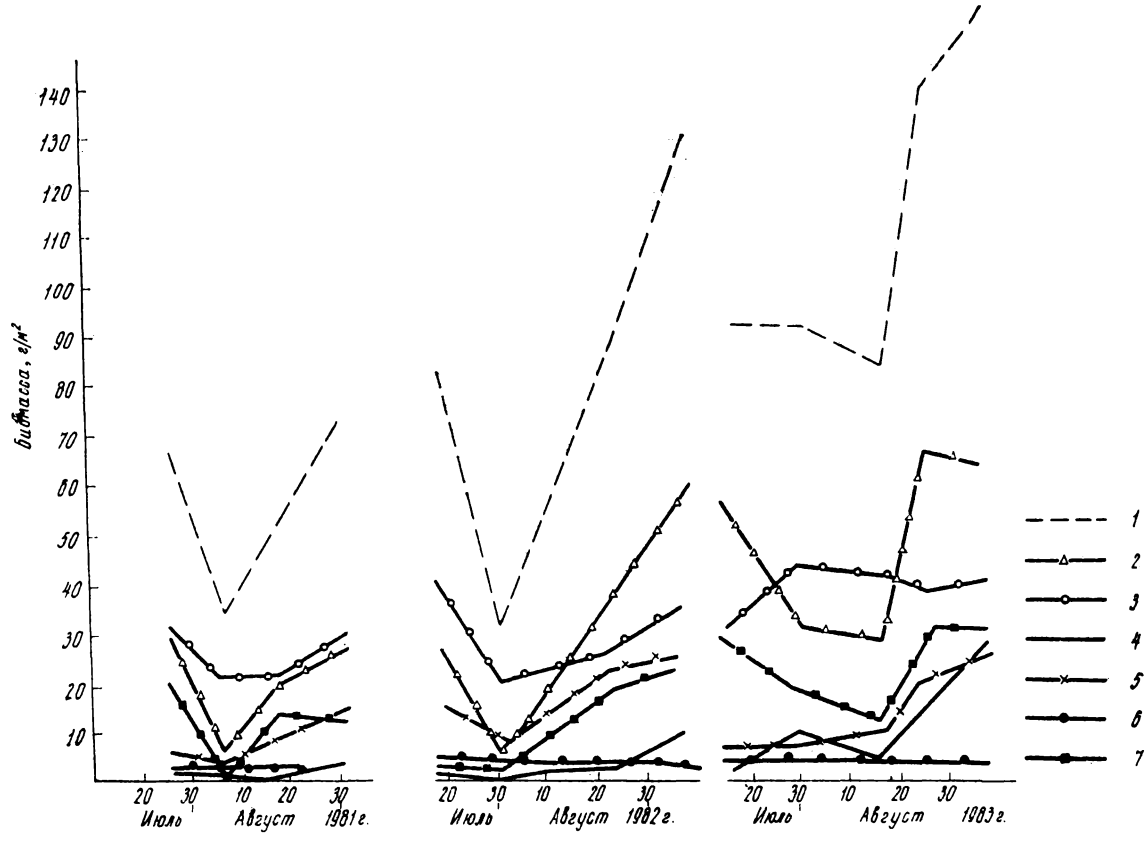


Рис. 6. Сезонная динамика мертвой растительной массы гераниевого луга.
1—6 — см. рис. 1, *7* — герань белоцветковая.

этого, большое накопление мертвого растительного вещества можно объяснить воздействием очень сырой (осадков выпало в июне 150 % нормы, в июле — 124 %, в августе — 126 %) и холодной (в июне среднесуточная температура воздуха была ниже нормы на 1,8 °С, в июле — на 2,6°, в августе — на 4,8°) погоды на жизнедеятельность организмов, разлагающих мертвое растительное вещество. Неблагоприятные погодные условия способствовали также более интенсивному отмиранию живых органов растений. В динамике отмерших органов разнотравья в первой половине сезона наблюдалось превалирование процесса разложения над отмиранием, во второй половине сезона — наоборот.

На гераниевом лугу в начале (второй половине июля) и конце (первой декаде сентября) вегетационного периода соотношение между мертвыми растительными фракциями было приблизительно одинаково: основную массу составили генеративные и вегетативные побеги и листья разнотравья (в начале сезона — 33—58, в конце — 35—46 %) и злаков (33—47 и 25—41 % соответственно), на долю осок пришлось от 1 до 17, а кустарничков 7—19 %. В середине сезона, т. е. в самый теплый период, как и в предыдущем сообществе, в структуре некромассы произошло уменьшение доли листовых пластинок разнотравья до 16 %, в то время как масса отмерших органов злаков возросла до 68 %. Что касается разногодичных изменений в структуре мертвой растительной массы на этом лугу, то можно отметить лишь некоторое увеличение осоки за счет злаков в последних укосах 1983 г., что, вероятно, связано с увеличением количества зеленой массы осоки в травостое. В целом структура некромассы характеризовалась высокой стабильностью по годам.

Сезонные колебания массы подстилки и ветоши фиалково-разнотравного луга в целом подобны изменениям, происходившим в предыдущем — гераниевом сообществе (рис. 7). В 1983 г. в связи с очень сырым и холодным летом масса мертвого растительного вещества была значительно больше, чем в предыдущие годы, причем не только в середине и конце, но и в начале сезона. В динамике некромассы злаков и разнотравья, определяющих динамику мертвой надземной растительной массы, максимум убыли отмечен в первой декаде августа. Во второй половине сезона темпы перехода зеленых органов злаков в ветошь были замедленными. В этот период (1982 и 1983 гг.) процесс разложения злаков даже преобладал над опадом. В сезонных изменениях остальных растительных фракций каких-либо закономерностей не наблюдалось.

Основу структуры мертвой растительной массы в фиалково-разнотравной ассоциации в течение всего вегетационного сезона составляли отмершие побеги и листья разнотравья. Очень мала доля быстро разлагающихся листовых пластинок фиалки

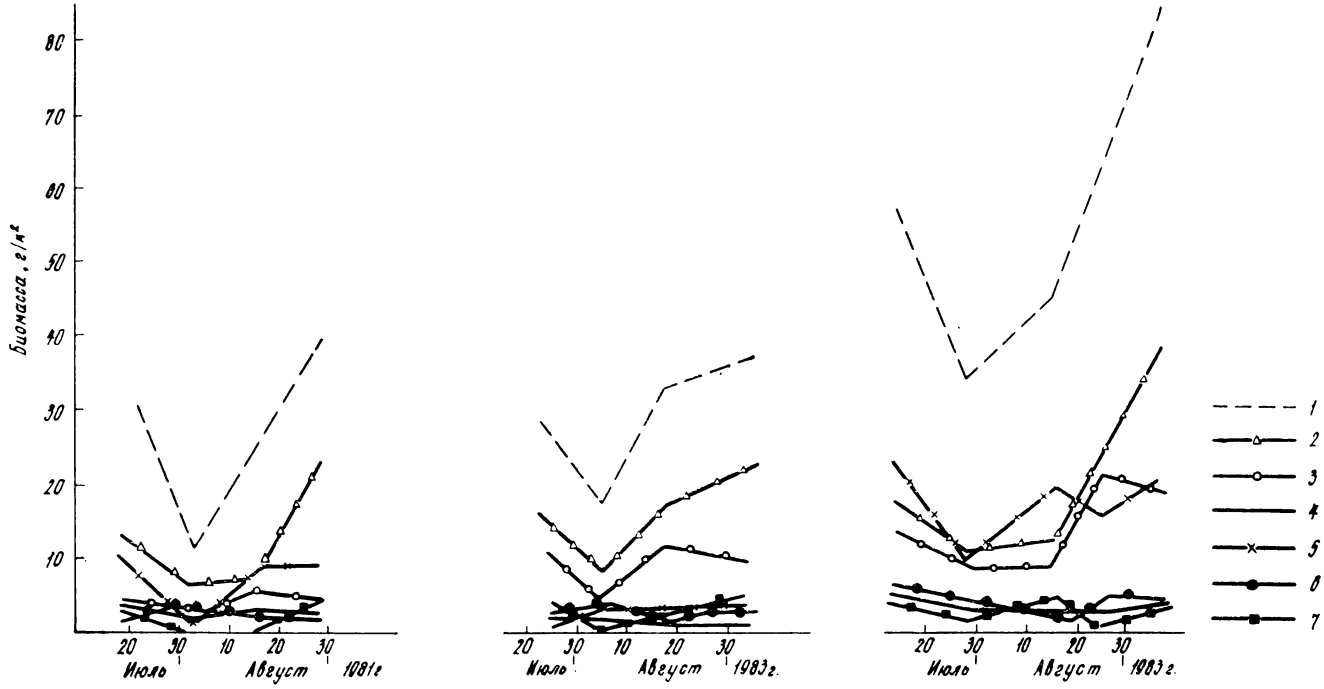


Рис. 7. Сезонная динамика мертвой растительной массы фиалково-разнотравного луга.
1—6 — см. рис. 1, *7* — фиалка двухцветковая.

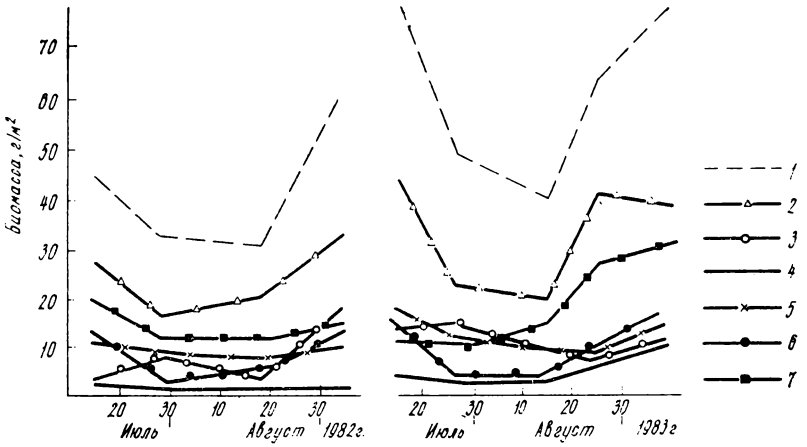


Рис. 8. Сезонная динамика мертвой растительной массы лаготисово-разнотравного луга.

1—5 — см. рис. 1, *6* — лаготис уральский, *7* — споровые.

двухцветковой. В пробах от 3 и 15 августа 1981 г. они отсутствовали, хотя масса ассимилирующих органов фиалки в течение всего сезона роста была больше, чем у любого другого вида в сообществе. В целом для ассоциации характерно небольшое колебание в соотношении мертвых растительных фракций на протяжении вегетационного периода, в то время как изменения по годам хорошо выражены. Так, доля мертвых органов разнотравья в 1983 г. была в среднем только 35 %, тогда как в 1981 г.— 47, а в 1982 г.— 54 %. Доля отмерших органов кустарничков, наоборот, в 1983 г. увеличилась до 32 % (против 25 в 1981 г. и 10 — в 1982 г.). Можно отметить также, что масса отмерших органов злаков в 1982 и 1983 гг. была больше, чем в 1981 г. Такие погодичные колебания составных частей мертвой растительной массы связаны прежде всего с величиной прироста зеленой массы, а также со спецификой отмирания и разложения видов этого сообщества.

Наблюдения над сезонными изменениями мертвой растительной массы лаготисово-разнотравного сообщества проведены в 1982 и 1983 гг. (рис. 8). Из-за погодных условий здесь, как и на других лугах с доминированием разнотравья (гераниевом и фиалково-разнотравном), большие запасы мертвого вещества отмечены в течение всего летнего сезона 1983 г. Динамика общего запаса цветковых характеризовалась его уменьшением до второй декады августа и довольно интенсивным увеличением к осени. Особенность сезонных изменений некромассы в этом сообществе — некоторое увеличение (вместо уменьшения) отмерших органов луговика извилистого с начала вегетационного

периода до августа, вероятно, связано с действием внутриценотических факторов. Сезонные изменения запаса мертвых органов споровых в 1982 г. представлены кривой, имеющей незначительное понижение в середине сезона роста, а в 1983 г.— значительный подъем во второй половине сезона (до 40 г/м^2) за счет массового отмирания зеленых органов хвоща и плауна, чему интенсивно способствовали обильные осадки и понижение температуры.

Структура мертвой растительной массы лаготисово-разнотравной ассоциации выделялась среди остальных сообществ самыми незначительными сезонными и разногодичными колебаниями. В течение всего сезона роста 1982 и 1983 гг. соотношение компонентов данной массы было таково, %: разнотравье — 46—65, злаки — 8—27, осоки — 1—14 и кустарнички — 14—26.

Наблюдения показали, что во всех сообществах в середине лета доля бурой части мхов несколько больше, чем в начале и конце. Вероятно, мхи разлагаются медленнее, чем цветковые, поэтому их убыль в середине сезона незначительна, а доля участия в структуре мертвого органического вещества на фоне сравнительно низкой массы цветковых велика. В колебании общей величины отмерших органов споровых (мхов, хвоща, плауна) на лаготисово-разнотравном лугу не прослеживалась какая-либо зависимость на протяжении вегетационного периода.

Если сравнить сезонные изменения структуры живой и мертвой растительной массы, то видно, что соотношение отмерших фракций во всех сообществах было более постоянным по сравнению с живыми как в течение вегетационного периода, так и по годам.

Доля ветоши и подстилки в общей фитомассе в течение вегетационного сезона неодинакова. Так, сразу после стаивания снежников масса мертвых растительных остатков на криофильных лугах в разные годы составляла от 51 до 73 % от всей растительной массы. Живых органов растений в этот период значительно меньше. Это перезимовавшие в зеленом состоянии листья и побеги летне-зимнезеленых и вечнозеленых видов. В разгар вегетации распределение надземной массы на всех участках иное. В этот период преобладала живая фракция растений, а мертвое вещество составляло всего 21—39 % всей фитомассы. В осенних укосах масса мертвого органического вещества, в основном ветоши, снова возрастала до 51—78 %. Особо необходимо отметить соотношение живой и мертвой частей в фитомассе фиалково-разнотравного луга. Здесь также наблюдали уменьшение доли отмерших частей растений в середине сезона и ее возрастание в начале и конце сезона. Однако большинство видов, образующих травостой этого луга, имело быстро разлагающиеся тонкие и нежные побеги и листья, поэтому доля ветоши и подстилки в целом на протяжении всего

сезона была значительно меньше, чем в других сообществах.

Как показали наблюдения, процесс нарастания и отмирания живой растительной массы, а также накопления и разложения мертвой массы растений криофильных лугов имел волновой характер, обусловленный интегральным ритмом развития всех компонентов травостоя, а также погодными условиями.

РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДУКТИВНОСТИ

Для того чтобы проследить разногодичную динамику продуктивности надземной биомассы, нужно учесть, что величина ее максимального запаса находится в тесной зависимости от погодных условий текущего года и предшествующих лет. При благоприятной метеорологической обстановке прошедшего вегетационного периода в подземных органах растений к осени накапливается достаточное количество питательных веществ, используемых в период роста следующего года. Кроме того, условия увлажнения и температура текущего сезона многое значат для закладки в зимующих почках зачатков вегетативных и генеративных побегов будущего года. Растения с плохо сформированными листьями и цветками, накопившие незначительное количество питательных веществ, встречают весну ослабленными, что отражается на их продуктивности.

Во всех криофильных луговых сообществах (см. таблицу) запас надземной биомассы оказался большим в 1980 и 1983 гг. (в горлецово-вейниковом — 268 и 294 г/м^2, гераниевом — 133 и 136, фиалково-разнотравном — 124 и 106 г/м^2), несмотря на то, что погодные условия этих лет были далеко не оптимальными для развития растений. Лето 1980 г. среди наблюдавшихся сезонов было самым холодным (средняя суточная температура воздуха на 5,4 °С ниже средней многолетней) с резкими колебаниями температуры и заморозками во второй декаде июля. Этот сезон оказался и самым сухим, причем почти все количество осадков за июль выпало в первой декаде, а за август — в третьей, т. е. со второй декады июля и до конца августа в период наиболее интенсивного роста и развития растений осадков почти не было. Вегетационный период длился в указанном году всего около 40 дней. Летние месяцы 1983 г. характеризовались также неблагоприятными погодными условиями. Средняя суточная температура воздуха была ниже средней многолетней на 3,1 °С, зато осадков выпало значительно больше нормы (377,5 мм против 285 средних многолетних). Однако оба эти года с высокой продуктивностью надземной биомассы наступили вслед за благоприятными годами для произрастания растений. Так, предшествовавший исследованиям 1979 г. был более оптимальным и в температурном отношении (на 2,6 °С ниже средней многолетней), и по количеству осадков, особенно в июле и в августе (202,5 мм против 204 по нор-

Погодичные изменения максимального запаса надземной и подземной фитомассы криофильных лугов, г/м²

Фитомасса криофильных лугов	1980	1981	1982	1983
Горлецово-вейниковый				
Надземная	267,5±11,8	353,8±11,2	285,3±14,1	370,4±12,2
биомасса	267,5±11,8	222,5±10,1	221,4±11,4	294,1±11,4
некромасса	—	131,3±4,6	63,9±3,8	76,3±5,0
Подземная	878,1±110,4	928,5±101,4	1168,0±80,2	1528,0±90,7
Гераниевый				
Надземная	133,3±6,4	156,4±7,4	156,7±7,0	223,7±7,8
биомасса	133,3±6,4	121,7±6,6	122,5±5,8	136,5±5,8
некромасса	—	34,7±1,4	34,2±2,4	87,2±4,8
Подземная	680,0±83,4	696,8±94,7	668,8±60,8	1024,0±77,0
Фиалково-разнотравный				
Надземная	123,6±6,1	119,8±5,8	123,0±4,5	144,5±5,4
биомасса	123,6±6,1	105,4±5,3	102,0±4,6	105,7±5,6
некромасса	—	14,4±1,1	21,0±1,0	38,8±1,6
Подземная	580,2±66,4	598,6±72,0	913,6±68,0	864,0±88,3
Лаготисово-разнотравный				
Надземная	—	—	178,6±6,9	226,6±7,8
биомасса	—	—	131,9±5,6	160,6±6,1
некромасса	—	—	46,7±2,9	66,0±3,2
Подземная	—	—	612,8±54,1	900,8±60,2

ме), и по продолжительности сезона роста. Несмотря на то, что в вегетационный период 1982 г., предшествовавший урожайному 1983 г., среднесуточная температура воздуха была на 3,4 °С ниже средней многолетней, по количеству осадков (на 17 % выше нормы) и продолжительности этот сезон оказался также благоприятным для роста растений. Благодаря частым дождям в июне снежники растаяли довольно рано, поэтому уже в первой декаде июля, а в горлецово-вейниковом сообществе даже в середине июня растения начали вегетировать. Таким образом, сезон роста удлинился на 7—12 дней, что немаловажно для растений с высоким темпом развития. Поэтому к осени 1982 г. растения накопили достаточно питательных веществ, что обеспечило в 1983 г. в условиях равномерного увлажнения высокую продуктивность зеленой массы.

Низкие запасы биомассы наблюдались в 1981 и 1982 гг. (в горлецово-вейниковой ассоциации — 222 и 221, гераниевой — 122 и 123, фиалково-разнотравной — 105 и 102 г/м²). Хотя сезон вегетации 1981 г. выделялся самым теплым летом (на 1,2 °С ниже нормы) и близким к среднемноголетним количеством осадков (291,1 мм против 285 по норме), однако июль, в течение которого происходил основной прирост зеленой массы и

шло формирование репродуктивных и вегетативных органов будущего года, характеризовался очень сухой погодой, в то время как в августе осадков выпало в 2 раза больше нормы, что привело к переувлажнению почвы. Это, в свою очередь, ухудшило аэрацию почвы и способствовало снижению ее температуры. Поэтому при оптимальной, казалось бы, влажности и температуре воздуха сезон был все-таки неблагоприятным для роста и формирования растений. Кроме того, предшествующий 1980 г. отличался очень холодным и сухим летом. Таким образом, в 1981 г. растения, начав вегетацию значительно ослабленными, не могли создать высокие запасы органического вещества и сформировать полноценные зачатки органов будущего года. Поэтому в достаточно оптимальный для растений сезон 1982 г. максимальный запас зеленой массы невелик. В лаготисово-разнотравной ассоциации продуктивность изучалась в 1982 и 1983 гг. Здесь также, как и в других сообществах, в 1983 г. запас биомассы был выше (161 г/м^2), чем в 1982 г. (132 г/м^2).

Как показали четырехлетние наблюдения, величина максимального запаса надземной биомассы криофильных луговых сообществ, хотя и различалась в разные по метеорологическим показателям годы, но незначительно, так как размах этих различий был ограничен биологическим ритмом развития травостоя. Видовой состав и структура травостоя из года в год оставались неизменными. Такая же устойчивость доминирующих видов и групп по годам на материнских лугах отмечена В. Н. Макаревич (1978) и И. В. Сырокомской (1971).

Запасы мертвой растительной массы в период максимального развития травостоя значительно варьировали по годам в зависимости от метеорологических данных. Наиболее благоприятными для жизнедеятельности организмов, разлагающих ветошь и подстилку, оказалось теплое и достаточно влажное лето 1981 г. и более прохладный, но также хорошо увлажненный летний период 1982 г. Величина мертвой растительной фракции в эти годы была меньше, чем в 1983 г.— холодном и дождливом (в горлецово-вейниковом сообществе в 1981 г.— 131 г/м^2, в 1982 — 64, в 1983 — 76; в гераниевом — 35, 34 и 87; в фиалково-разнотравном — 14, 21 и 39 соответственно; в лаготисово-разнотравном — в 1982 — 47, в 1983 — 66 г/м^2). Более высокий, чем в 1983 г., запас ветоши и подстилки в горлецово-вейниковом сообществе летом 1981 г. можно объяснить тем, что осенью предшествующего года в связи с высокой продуктивностью под снег ушло большое количество мертвой растительной массы, не разложившейся из-за крайне неблагоприятных погодных условий.

Наблюдения в течение четырех лет показали, что погодичные изменения подземной сферы изученных фитоценозов характеризовались увеличением запасов. На горлецово-вейниковом лугу в 1980 и 1981 гг. запас был примерно одинаков: 878 и 928,

в 1982 — значительно выше — 1168, в 1983 — наивысшим — 1528 г/м². В гераниевой ассоциации в 1980—1982 гг. запасы подземной фитомассы оказались близки и невысоки (680, 697, 669 г/м² соответственно), и только в 1983 г. значительно возросли (1024 г/м²). В фиалково-разнотравном сообществе вегетационные сезоны 1980 и 1981 гг. характеризовались примерно одинаковыми величинами подземной фитомассы (580 и 599 г/м²), в 1982 и 1983 — более высокими (914 и 864 г/м²). На лаготисово-разнотравном лугу в 1982 г. подземная фитомасса составила 613, а в 1983 — значительно выше — 901 г/м². Нарастание величины фитомассы с 1980 к 1982—1983 гг. отражало, вероятно, определенный период существования криофильных сообществ, обусловленный взаимоотношениями живых и неживых компонентов.

Таким образом, в целом колебания запасов фитомассы как надземной, так и подземной по годам невелики. Процессы нарастания и отмирания живой растительной массы криофильных лугов, а также накопления мертвой массы (ветоши и подстилки) и ее разложения имеют волновой характер. Так, в начале и конце вегетационного периода запас зеленой массы минимальный, а в середине сезона он достигает своего максимума. Сезонные изменения запаса некромассы противоположного характера. Сразу после стаивания снежника масса мертвых растительных остатков составляет 51—73 % от всей растительной массы, в разгар вегетации — 21—39 %, а в осенних укосах ее доля снова возрастает до 51—78 %.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреяшкина Н. И., Игошева Н. И. Реакция некоторых растений лесотундры на удаление фотосинтетических органов //Биоценотическая роль консументов. Свердловск, 1979. С. 32—38.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1966.

Кожевников А. В. Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций // Учен. зап. Моск. ун-та. 1937. Т. 11. С. 41—57.

Макаревич В. Н. Некоторые результаты круглогодичных исследований первичной биологической продуктивности луговых растительных сообществ // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 1. С. 48—62.

Макаревич В. Н. Динамика растительной массы с учетом ее структурного состава // Продуктивность луговых сообществ. Л., 1978. С. 169—194.

Манаков К. Н. Элементы биологического круговорота на Полярном Севере. Л.: Наука, 1970.

Понятовская В. М., Макаревич В. Н. Об изучении продукционного процесса в луговых сообществах // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 997—1004.

Серебряков И. Г. Соотношение внешних и внутренних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 923—938.

Сырокомская И. В. Сезонная и разногодичная динамика продуктивности надземной фитомассы злаково-разнотравно-манжеткового сообщества // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 8. С. 1200—1211.

Bliss U. C. A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras // Ecological Monographs. 1956. V. 26. P. 303—337.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

Л. М. МОРОЗОВА

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕПНОЙ ФЛОРЫ ЮЖНОГО УРАЛА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ВЫПАСА

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОДИКА

Исследования воздействия выпаса на флористический состав степных сообществ Южного Урала проведены в 1981—1987 гг. в Губерлинском мелкосопочнике — одном из центров пушного козоводства нашей страны. Климат здесь резко континентальный, увлажнение недостаточное, рельеф сильно изрезан, значительно распространены малоразвитые щебнисто-каменистые почвы в комплексе с черноземами южными маломощными и с выходами материнских пород.

Изменение флористического состава степных сообществ под воздействием выпаса проанализировано методом сравнения флористических списков, составленных на основании одинаковой выборки (30 шт.) геоботанических описаний участков с разным режимом использования, отражающим неодинаковую интенсивность антропогенной нагрузки: сенокошения (косимая степь, сенокосы); выпаса (пастбища); выпаса и сильного стаптывания (выгоны и прогонные пути). Выборки сделаны на экологических профилях, проложенных в целях изучения приуроченности растительных сообществ к разностям рельефа. Описаны фитоценозы, расположенные в разных условиях экотопа.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ И ЕГО ИЗМЕНЕНИЕ В ПРОЦЕССЕ СИНАНТРОПИЗАЦИИ

Флористический состав — важнейший признак фитоценозов. Как отмечает Т. А. Работнов (1978), он образуется в результате длительного динамического отбора видов, способных произрастать совместно в условиях данной среды, занимая различные экологические ниши.

Разнообразие видового состава сообществ непосредственно связано с их стабильностью. Чем сложнее по видовому составу

растительное сообщество, тем сложнее и гетеротрофный компонент биоценоза, разнообразнее и стабильнее вся экосистема. Поэтому следует признать, что разнообразие видов растений на Земле — основной фактор, контролирующий разнообразие других организмов, а следовательно, и стабильность всей мировой экосистемы (Горчаковский, 1979).

Видовое разнообразие фитоценозов зависит от условий экотопа (почвы, увлажнения, освещения, температуры и т. д.), влияния зоокомпонентов и конкурентоспособности растений, от истории развития каждого конкретного ландшафта, наличия естественных преград для широкого расселения видов и т. д. (Работнов, 1978).

Однако в настоящее время огромное влияние на формирование флористического состава фитоценозов оказывает хозяйственная деятельность человека. Существует множество проявлений антропогенных воздействий на растительный покров. Основные из них: полное уничтожение растительного покрова, создание культурных фитоценозов на месте естественной растительности, синантропизация растительного покрова (Горчаковский, 1979).

Синантропизация — постепенное изменение состава и структуры растительности под давлением антропогенных факторов, процесс приспособления экосистем к условиям, созданным человеком (Горчаковский, 1979; Kostrowicki, 1982). Корнас (Kornas, 1982) отмечает, что на начальных этапах процесса синантропизации флоры проявляется четкий рост ее разнообразия, но на последующих — наступает резкое падение последнего, принимающее катастрофический характер на наиболее преобразованных территориях. Воздействие человека на флору, по его мнению, приводит к экспансии видов. Одни увеличивают свой ареал (гемерофильные), а другие исчезают (гемерофобные) или изменяют свои эволюционные признаки.

П. Л. Горчаковский (1979) дает подробную классификацию причин обеднения флоры под воздействием человека, согласно которой выпас скота — косвенное антропогенное воздействие.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВЫПАСА НА ФЛОРУ

Изменение флористического состава и его систематической структуры

Каждый из видов растений относится к различным систематическим группам — родам, семействам, порядкам и т. д. Свойственное каждой флоре распределение видов между систематическими категориями высшего ранга можно назвать систематической структурой флоры (Толмачев, 1974). Среди различных характеристик флоры важнейшей является численность соста-

ва семейств, особенно десяти преобладающих. А. И. Толмачев (1974) подчеркивал, что собственно видовой состав флоры во многом различен. Количественные же соотношения между видами определенных семейств, роль последних в сложении флоры как целого оказываются «более устойчивым признаком флоры области, чем непосредственно рассматриваемый их видовой состав. Соотношения численности видов «ведущих семейств» становятся, тем самым, одним из существеннейших элементов региональной характеристики флористической области» (с. 127). И далее он замечает, что «даже существенные расхождения в площади пространств, занимаемых сравниваемыми флорами, как и соответствующие этим расхождениям различия в общей численности видов, не исключают показательности сравнения» (с. 124).

В связи с этим интересно проанализировать флористический состав и его систематическую структуру в квазинатуральных растительных сообществах Южного Урала и проследить их изменение при разных режимах хозяйственного использования, отражающих силу антропогенного воздействия.

Флористический список косимой степи включает 180 видов высших растений, относящихся к 28 семействам. Семь семейств представлены 10 и более видами, четыре — 5—7, девять — 2—4, восемь — 1 видом (табл. 1). При этом в группу 10 крупнейших семейств входят те же семейства, что и во флору соседнего района — Урало-Илекского междуречья (Горчаковский, Рябинина, 1985). Такое полное совпадение десяти преобладающих семейств показывает, что полученный нами на основе взятой выборки геоботанических описаний флористический список достаточно полно отражает истинный флористический состав наиболее сохранившихся растительных сообществ исследуемого района. Как видно из табл. 2, ранжировка крупнейших семейств по числу видов несколько различается. Во флоре Урало-Илекского междуречья выше значимость Fabaceae, чем Poaceae, высоко значение и Brassicaceae. А во флоре исследуемых сообществ выше значимость Caryophyllaceae и Scrophulariaceae. Десять крупнейших семейств включают 78,4 % видов.

Под воздействием выпаса происходит обеднение видового состава растительных сообществ. Флористический список по пастбищам содержит 125 видов, относящихся к 21 семейству (см. табл. 1), исчезли почти все семейства, представленные одним видом, снизилось видовое разнообразие по всем остальным семействам.

На участках, где растительные сообщества испытывают самый жесткий режим хозяйственного использования (на выгонах и прогонных путях), флористическое разнообразие снижается еще более. Соответственно изменяется и систематический состав флоры. Флористический список выгонов и прогонных путей содержит только 64 вида, относящихся к 17 семействам. Ви-

Таблица

Изменение систематического состава флоры исследуемого района при разных режимах хозяйственного использования

Семейство	Кол-во видов		
	В косимой степи	На пастбищах	На выгонах и прогонных путях
Acteraceae	34	25	10
Poaceae	24	19	11
Caryophyllaceae	14	8	3
Scrophulariaceae	14	8	3
Rosaceae	13	10	5
Fabaceae	13	11	3
Labiatae	10	6	4
Ranunculaceae	7	3	1
Apiaceae	7	5	2
Rubiaceae	5	3	1
Brassicaceae	5	5	4
Campanulaceae	4	2	—
Boraginaceae	4	3	2
Polygonaceae	2	4	3
Iridaceae	4	—	—
Liliaceae	6	1	—
Primulaceae	2	2	1
Cyperaceae	2	1	1
Crassulaceae	2	2	—
Plantaginaceae	2	1	—
Hypericaceae	1	—	—
Caprifoliaceae	1	—	—
Polygalaceae	1	—	—
Santalaceae	1	1	—
Valerianaceae	1	—	—
Orobanchaceae	1	—	—
Cuscutaceae	1	—	—
Ephedraceae	1	—	—
Chenopodiaceae	—	5	7
Amaranthaceae	—	—	3
Всего			
видов	180	125	64
семейств	28	21	17

Таблица 2

Ранжировка видов по семействам в Урало-Илекском междуречье и Губерлинском мелкосопочнике

Семейство	Урало-Илекское междуречье	Губерлинский мелкосопочник
Asteraceae	77/15,3	34/18,9
Fabaceae	46/ 9,0	13/ 7,2
Poaceae	44/ 8,7	24/13,3
Brassicaceae	36/ 7,0	6/ 3,3
Rosaceae	25/ 5,0	13/ 7,2
Lamiaceae	20/ 4,0	10/ 5,6
Scrophulariaceae	20/ 4,0	14/ 7,8
Caryophyllaceae	19/ 3,8	14/ 7,8
Apiaceae	19/ 3,8	7/ 3,9
Ranunculaceae	17/ 3,4	7/ 3,9
Всего	323/64,0	132/78,9

Примечание. В числителе — кол-во видов, в знаменателе — % от общего их числа.

довое разнообразие по семействам снизилось в 2—4 раза. Только два семейства представлены 10—11 видами, еще два семейства — 7—5, остальные — 4 видами и меньше. Представители 13 семейств (129 видов) выпали из травостоя, видовое богатство уменьшилось на 116 видов.

С увеличением пастбищной нагрузки происходит повышение значимости Chenopodiaceae. Если на сенокосах виды этого семейства встречаются редко и не попали в выборку, то на пастбищах оно вошло в группу десяти наиболее представленных семейств, а на выгонах — третье по числу видов. Такое распределение семейств приближает флористический состав сообществ выгонов к флоре более южных районов. Так, для Казахстана Chenopodiaceae — седьмое по значимости (Флора Казахстана, 1956), а во флоре Каракалпакии — первое (Иллюстрированный определитель..., 1983).

Наряду с изменением количественных характеристик флористического состава неизбежны и качественные. Так, из 11 видов злаков, произрастающих на выгонах, 4 (*Eremopyrum orientale, E. triticeum, Setaria viridis, Eragrostis minor*) — однолетники, не встречающиеся или встречающиеся очень редко по каменистым участкам в косимой степи. Они могут образовывать на стадии выгона почти чистые сообщества по сбитым поймам ручьев, но чаще произрастают совместно с полукустарничком *Artemisia austriaca*. В то же время дерновинные злаки, сохраняющиеся на выгонах (например, по ложбинам — *Stipa zalesskii, Poa stepposa, Koeleria cristata*), не играют какой-либо значительной фитоценотической роли. Присутствуют в виде чахлых остатков и всходов, не способных ни к размножению, ни

к образованию сколько-то значимой фитомассы. Единичные экземпляры этих видов сохраняются под защитой кустарников, спасающих их от полного вытаптывания. Так, на выгоне по ложбинам юго-восточного склона в полынково-спорышево-рогачовом сообществе *Stipa zalesskii* имеет встречаемость менее 5 %, *Festuca valesiaca* — 5, *Stipa capillata* — 18, в то время как *Ceratocarpus arenarius* — 94, *Polygonum aviculare* — 91, *Artemisia austriaca* — 76, *Chenopodium album* — 65, *Bassia sedoides* — 60 %.

Изменение соотношения жизненных форм растений

Фитоценозы (в том числе и степные), как правило, состоят из видов, относящихся к разным экобиоморфам. Это один из важнейших признаков организации фитоценозов. Растения, относящиеся к разным жизненным формам, различаются по форме роста, глубине укоренения, способам размножения, выраженности бактерио-микосимбиотрофизма, ритму сезонной вегетации, способу перезимовывания и др. (Работнов, 1978). Все это обеспечивает существование сообществ в условиях постоянно изменяющейся среды и разнообразного воздействия человека.

Происходящие при пастбищном режиме изменения в условиях произрастания растений приводят к выраженному изменению набора жизненных форм. Прослеживается тенденция к уменьшению фитоценотической роли дерновинных злаков и многолетнего разнотравья и к увеличению фитоценотической роли однолетников. Из последних наиболее широкое распространение получают сорные виды средних широт с большой экологической амплитудой, устойчивые к вытаптыванию (*Polygonum aviculare*), и ксерофильные сорные виды более южных полупустынных и пустынных районов (*Ceratocarpus arenarius*, *Bassia sedoides* и др.), а также кормовые однолетники этих районов — *Eremopyrum orientale, E. triticeum*. Увеличивается участие в пастбищных фитоценозах и полукустарничка *Artemisia austriaca*. Как показали опыты В. И. Евсеева (1949), это растение (а также и *Poa bulbosa*) отлично переносит вытаптывание, отвечая на увеличение его интенсивности резким увеличением численности побегов.

В связи с выпасом коз, охотно поедающих кустарниковый корм, деградация степных сообществ Губерлинского мелкосопочника сопровождается деградацией кустарников. По данным А. А. Горшковой и Н. Ф. Гриневой (1977), в степях Забайкалья происходит значительное увеличение обилия кустарников на последних стадиях деградации. Нами же обнаружен обратный процесс. Прежде всего исчезает при выпасе *Cerasus fruticosa* — степная вишня. Еще в 50-х гг. этот кустарник обильно покрывал склоны сопок в окрестностях с. Казачья Губерля. Сейчас

вишня стала довольно редким растением. Заросли ее встречаются только в 10—15 км от села. Конечно, исчезновению вишни способствуют и пожары, и паломничество сборщиков ягод, но действие этих факторов было и до 50-х гг., а вишняки существовали и хорошо плодоносили. Выпас коз начался с 1956 г., с присоединения села к козплемсовхозу «Губерлинский». Тридцать лет интенсивного выпаса — основная причина уничтожения вишняков в радиусе до 10 км от села.

Набор других видов кустарников при деградации уменьшается в 2 раза. Главные же изменения происходят в снижении их жизненности: снижаются их высота, обилие, запас надземной биомассы, утрачивается способность к плодоношению. Выпас изменяет даже форму кустов: на сильно вытаптываемых и стравливаемых участках они образуют компактную подушкообразную форму, образованную однолетними вегетативными побегами. На подобную формообразующую роль выпаса указывает также А. Е. Касач (1978) для кустов терескена на пастбищах Восточного Памира.

На рис. 1 показано процентное соотношение жизненных форм в сообществах сенокосов, пастбищ и выгонов. Выпас уменьшает долю многолетников в составе травостоя на 34 %, а долю малолетников (однолетники+двулетники), напротив, увеличивает на 35,4 %. На выгонах группа малолетников становится самой многочисленной, что соответствует изменению систематической структуры флористического состава в сторону увеличения значимости семейств, представленных преимущественно однолетниками (Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Brassicaceae).

Изменение соотношения экологических групп

Экологические особенности того или иного типа растительности наиболее полно характеризуют участие и соотношение определенных экологических типов растений (Горшкова, Гринева, 1977). В Губерлинском мелкосопочнике в составе степных сообществ преобладают типичные ксерофиты (эуксерофиты, эвриксерофиты) и петрофиты. В составе фитоценозов сенокосного использования они составляют 46,7 %. Мезоксерофиты — вторая по значимости экологическая группа (28,3 %). Своеобразие рельефа создает благоприятные условия для произрастания мезофильных экологических групп — ксеромезофитов (13,3 %) и мезофитов (10,6 %) (рис. 2). Сопоставление экологической структуры фитоценозов разного режима использования (сенокосов, пастбищ и выгонов) показывает, что снижение запасов влаги, происходящее вследствие выпаса, приводит к значительной ксерофитизации растительного покрова. Доля участия ксерофитов возрастает на выгонах почти на 32 %. Перераспределение других экологических групп происходит следующим об-

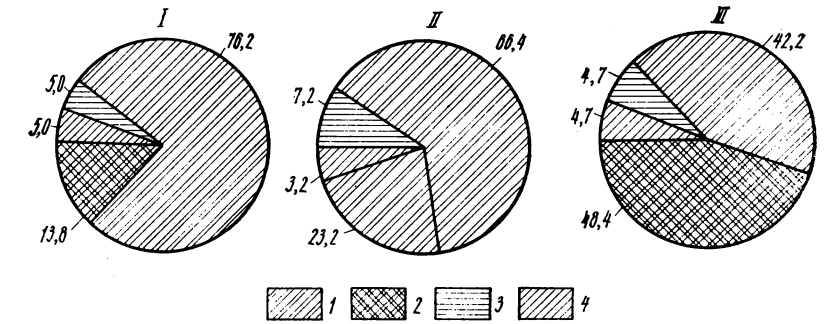


Рис. 1. Изменение соотношения жизненных форм, % от общего числа видов.

I — косимая степь, *II* — пастбища, *III* — выгоны и прогонные пути (идентичны для всех рисунков); *1* — травянистые многолетники, *2* — малолетники, *3* — кустарнички и полукустарнички, *4* — кустарники.

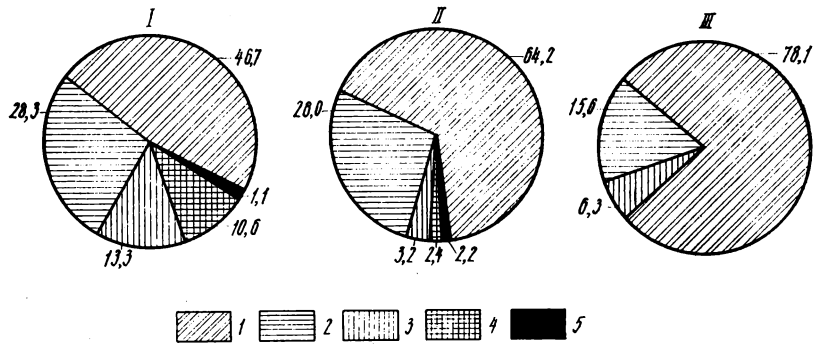


Рис. 2. Изменение соотношения экологических групп, % от общего числа видов.

1 — ксерофиты, *2* — мезоксерофиты, *3* — ксеромезофиты, *4* — мезофиты, *5* — суккуленты.

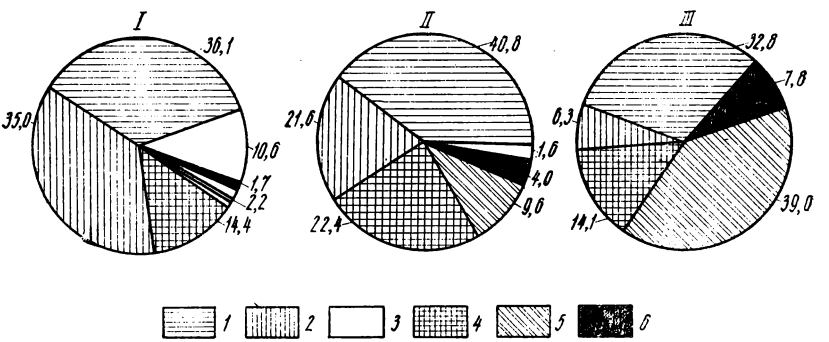


Рис. 3. Изменение соотношения фитоценотических групп, % от общего числа видов.

Группы видов: *1* — степных, *2* — лугово-степных, *3* — луговых и лесных, *4* — каменисто-степных, *5* — рудеральных, *6* — пустынно-степных.

разом. Участие группы мезоксерофитов снижается на выгонах почти вдвое, а ксеромезофитов — более чем в 2 раза, доля мезофитов на пастбищах уменьшается почти в 5 раз, а на выгонах эта экологическая группа отсутствует.

Изменение соотношения фитоценотических групп

Флористический состав фитоценозов разнообразен по набору фитоценотических групп, отражающих экологические особенности условий местообитания. Ряд авторов, работавших в степях (Лавренко, 1954; Борисова и др., 1961; Исаченко, Рачковская, 1961; Дохман, 1960), показали, что в разных типах степей господствуют различные эколого-фитоценотические группы растений. Так, луговые степи и остепненные луга отличаются господством травянистых многолетников, объединяемых в группу лугово-степных видов; в разнотравно-типчаково-ковыльных настоящих степях доминируют степные эври- и мезоксерофиты с небольшой примесью настоящих мезофитов и ксеромезофитов, а южнее — в полынно-злаковых степях — большую роль уже играют сухостепные и пустынно-степные виды травянистых растений и полукустарничков (Семенова-Тян-Шанская, 1966).

Изрезанный мелкосопочный рельеф обусловливает довольно разнообразный по набору фитоценотических групп флористический состав растительных сообществ.

Как видно из рис. 3, фитоценозы косимой степи на 36,1 % состоят из степных и на 35 % из лугово-степных видов. Обилием каменистых обнажений и останцов объясняется присутствие довольно значительной группы каменисто-степных видов (14,4 %). Луговые и лесные виды, обильно встречающиеся по глубоким замкнутым ложбинам и колкам, составляют 10,6 % флористического состава. В состав травостоя входит небольшая группа (2,2 %) рудеральных растений (*Dracocephalum thymiflorum, Lappula squarrosa, Crepis tectorum*). Присутствуют и представители пустынно-степной флоры. Это самая малочисленная группа, виды ее произрастают по каменистым участкам южных склонов и каменистым вершинам сопок (*Alyssum turkestanicum, Artemisia autriaca*), а также на солонцеватых почвах (*Poa buldosa, Crinitaria villosa*).

Пастбищное использование описываемых фитоценозов существенно изменяет спектр фитоценотических групп. Степные виды, устойчивые к ксерофитизации и вытаптыванию, остаются на пастбищах самой многочисленной группой (40,8 %). Однако при перевыпасе (на выгонах) они сокращают свое участие в травостое на 8 % и являются второй по доле участия группой видов. Лугово-степные виды, более чувствительные к ухудшению режима увлажнения и уплотнению почв и отрицательно реагирующие на эти изменения, значительно сокращают долю своего участия: на пастбищах — на 14 %, выгонах — почти в 6 раз. Лу-

Таблица 3

Список видов, подлежащих охране на обследованной территории

Вид	Категория редкости	Значение	Место произрастания	Частота встречаемости
° *Juniperus sabina* L.	3	Лекарственное	По каменистым склонам сопок, на берегах Урала	Найдено две точки
Asplenium septentrionale (L.) Hoffm.	3	Эндемик	По расщелинам скал	Очень редко
Anemone sylvestris L.	4	Декоративное	По ложбинам, в луговых степях	Часто
Althaea officinalis L.	3	Лекарственное	В долинах рек, по ложбинам	Редко
Astragalus helmii Fisch.	2	Эндемик	По каменистым склонам сопок	Часто
Adenophora lilifolia (L.) A.D.C.	3	Декоративное	По колкам и лескам	Изредка
* *Allium obliquum* L.	1	Реликт	По кустарникам	Редко
Asparagus officinalis L.	3	Декоративное, лекарственное	В луговых степях	Редко
Alyssum tortuosum Waldst. et Kit ex Willd.	3	Редкое	По сухим склонам	Редко
A. lenense Adam.	3	Редкое	По сухим южным скалистым склонам	Редко
Clausia aprica L.	3	Декоративное	По каменистым склонам	Редко
Ephedra distachya L.	3	Лекарственное	На выходах известняков и песчаников на каменистых склонах	Редко, при выпасе исчезает
* *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.	3	Эндемик, декоративное	На скалах, в каменистых степях	Редко
* *Dianthus uralensis* Korsh.	2	Эндемик Урала, декоративное	По сухим степям, на скалах и каменистых склонах	Часто

Echinops ritro L.	4	Лекарственное, декоративное	В степных дерновинно-злаковых сообществах на каменистом субстрате	В районе сенокосов — часто, к выпасу — отрицательно
* *Elytrigia pruinifera* Nevski	2	Эндемик	По вершинам сопок, хребтам склонов	Часто
* *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult.	3	Декоративное	Во влажных солонцеватых степях	Редко
Gladiolus imbricatus L.	2	Декоративное	Во влажных лугах, вдоль ручьев, по замкнутым понижениям на водоразделах	Редко
Hedysarum argyrophyllum Ledeb.	3	Эндемик, декоративное	На каменистых склонах	Редко
H. razoumovianum Fisch. et Helm.	3	Эндемик Урала, декоративное	То же	Редко
Iris pumila L.	3	Декоративное	В каменистых степях и на обнажениях песчаника	Редко
Linaria altaica Fisch. ex Kuprian.	3	Реликт Южного Урала	В каменистых степях	Часто
L. debilis Kuprian.	3	Реликт	То же	Редко
Nuphar lutea (L.) Smith.	2	Декоративное, лекарственное	В старицах и речках Губерле, Урале, Чебокле	Часто
Nymphaea candida J. et Presl.	2	Декоративное, лекарственное, пищевое	По заводям и старицам	Редко
* *Onosma guberlinensis* Dobrocz. et V. Vinogradova	1	Эндемик	В каменистых степях, по осыпям	Редко
Onosma simplicissima L.	4	Исчезают местообитания	В каменистых степях	Часто
Orostachys spinosa (L.) C. A. Mey	3	Исчезающее	На открытых каменистых склонах	Часто
Salvia stepposa Shost.	3	Лекарственное	По степным склонам сопок	Часто
Serratula gmelinii Tausch	4	Уральский эндемик	По луговым степям в ложбинах, колках, долинах ручьев, по опушкам ольшаников	Редко

Окончание табл. 3

Вид	Категория редкости	Значение	Место произрастания	Частота встречаемости
Silene allaica Pers.	3	Реликт Южного Урала	По каменистым склонам сопок, на скалах	Часто
S. baschkirorum Janisch.	4	Гипоэндемик Урала	В каменистых степях	Часто
°* *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv.	3	Редкое	По северным склонам и ложбинам	Очень редко
°* *S. pennata* L.	3	Редкое	В луговых степях	Часто
°* *S. pulcherrima* C. Koch.	2	Редкое	По каменистым субстратам, склонам сопок	Редко
°* *S. zalesskii* Wilensky	3	Редкое	В степных сообществах, на склонах разных экспозиций	Очень часто
* *Pulsatilla patens* (L.) Mill.	4	Декоративное	В луговых степях по северному склону и ложбинам	Часто
Thymus baschkiriensis Klok. et Shost.	3	Эндемик Южного Урала	На каменистых обнажениях	Часто
Thymus guberlinensis Iljin	3	То же	То же	Часто
* *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC	3	Декоративное	В каменистых степях	Довольно часто
Tulipa biebersteiniana Schult. et Schult.	2	Декоративное	По склонам сопок	Редко, единично
° *Hypericum perforatum* L.	—	Лекарственное	По опушкам колков	Очень редко

* — виды, отмеченные в книге «Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1981), ° — внесенные в Красную книгу СССР (1975), ° — предложенные к охране Н. П. Архиповой и Г. И. Таршис (1979).

говые и лесные виды также отрицательно реагируют на выпас и исчезают из состава фитоценозов. Рудеральные и сорные виды, напротив, положительно относятся к режиму перевыпаса, о чем свидетельствует увеличение их доли в травостое почти в 18 раз. На выгонах это самая многочисленная группа.

Возрастает почти в 4 раза участие в сложении травостоя группы пустынно-степных видов. Доля каменисто-степных видов на пастбищах несколько увеличивается, а на выгонах снова снижается, так как режим перевыпаса способны выдержать преимущественно рудеральные виды.

Проведенный анализ выявил значительные изменения флористического состава степных сообществ Губерлинского мелкосопочника под воздействием выпаса, что выражается в снижении их видового разнообразия, в замене полезных в хозяйственном отношении видов малопродуктивными, плохо поедаемыми видами. Прежде всего из травостоя исчезают многолетние луговые, лесные и лугово-степные мезофиты и ксеромезофиты, не выдерживающие частого стравливания и стаптывания. Взамен исчезающих поселяются и массово разрастаются виды, хорошо приспособленные к жестким экологическим условиям,— преимущественно сорные умеренного климата и пустынно-степные виды.

ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ОБСЛЕДОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ

Обеднение видового состава сообществ ведет к снижению систематического разнообразия флоры, оскудению ее генетического фонда. Сокращают свое распространение многие степные виды, среди которых — подлежащие государственной охране. Так, в Красную книгу (1975) включены 5 видов, а в 1981 г. (Редкие и исчезающие виды..., 1981) отмечены уже 13 видов растений, произрастающих на территории совхоза. К ним относятся и основные доминанты перистоковыльных степей — *Stipa zalesskii* и *Stipa pennata*, а также реже встречающиеся *Stipa pulcherrima* и *Stipa dasyphylla*. Все эти виды ковылей включены в список охраняемых, так как численность их сокращается, а ареал сужается либо по естественным причинам, либо из-за вмешательства человека. На территории совхоза явно преобладает антропогенный фактор, действующий в виде выпаса, сенокошения и пожаров.

Как сокращающиеся включены в список охраняемых *Oxytropis floribunda* — горно-степной ксерофит и *Pulsatilla patens* — растущий в луговых степях по северным склонам и ложбинам. В качестве редких подлежат охране такие эндемичные скально-горно-степные виды, как *Onosma guberlinensis, Astragalus helmii, Dianthus acicularis, Elytrigia pruinifera* и др.

П. Л. Горчаковский и Е. А. Шурова (1982) рассмотрели общие проблемы охраны генетических ресурсов растительного мира Урала и Приуралья, дали характеристики подлежащим охране видам и карты их ареалов. Для каждого вида определили степень угрозы. По их данным, 243 вида растений нуждаются в охране. Из них 42 произрастают на обследованной нами территории (табл. 3). Прежде всего это эндемичные растения (уже указанные выше) и реликты Южного Урала: *Linaria altaica, Silene altaica* и др., а также лекарственные и декоративные виды, интенсивно истребляемые населением: *Salvia stepposa, Althaea officinalis, Gladiolus imbricatus, Iris pumila, Echinops ritro* и др.

По мнению Н. П. Архиповой и Г. И. Таршис (1979), в список редких растений Урала нужно внести также *Hypericum perforatum*. Это особенно важно, на наш взгляд, для обследованного района, где это растение стало очень редким. В пригодных для него местообитаниях оно встречается редко и единично, а чаще отсутствует. Исходя из своих наблюдений считаем, что появилась необходимость включить в список охраняемых растений вишню степную (*Cerasus fruticosa*).

Однако охрана эндемичных и реликтовых растений тесно связана с таковой растительных сообществ, в состав которых они входят, а также соответствующих этим сообществам элементов географического ландшафта. Нельзя рассматривать естественные кормовые угодья только как источник дешевых кормов. Травянистые экосистемы — важная составляющая биосферы, основа всего живого в зонах их преобладания. Уничтожение степных сообществ не только подорвет кормовую базу животноводства (в данном случае — козоводства), но может привести к серьезным экологическим последствиям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипова Н. П., Таршис Г. И. Редкие растения Урала и их охрана. Свердловск: Сред-Урал. кн. изд-во, 1979.

Борисова И. И., Исаченко Т. И., Калинина А. В. и др. Список основных растений Казахстана по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам // Геоботаника. 1961. С. 487—514. (Тр. БИН АН СССР; Вып. 13).

Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1697—1783.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982.

Горшкова А. А., Гринева Н. Ф. Изучение экологии и структуры степных сообществ под влиянием пастбищного режима // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 153—182.

Дохман Г. И. О системе динамических признаков единиц растительности // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 5. С. 338—349.

Евсеев В. И. Пастбища Юго-Востока. Чкалов: Кн. изд-во, 1949.

Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Геоботаника. 1961. С. 133—197. (Тр. БИН АН СССР; Вып. 13).

Иллюстрированный определитель высших растений Каракалпакии и Хорезма. Ташкент: ФАН, 1983. Т. 1—2.

Касач А. Е. О влиянии выпаса на растительность терескеновых пастбищ Восточного Памира // Экология. 1978. № 3. С. 85—86.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975.

Лавренко Е. М. Степи Евроазиатской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники. 1954. Вып. 1. С. 174—191.

Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности. М.; Л.: Наука, 1966.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Наука, 1974.

Флора Казахстана / Под ред. Н. В. Павлова. Алма-Ата: Изд-во АН Каз ССР. 1956. Т. 1—9.

Kornas Jan. Man's impact upon the Flora: Processes and effests // Memorabilia zool. 1982. V. 37. P. 11—30.

Kostrowicki A. S. Synanthropization as a result of environmental transformations // Memorabilia zool. 1982. V. 37. P. 3—10.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

В. В. СКОННИКОВА

ЗАЦЕЛИНЕНИЕ ЗАЛЕЖЕЙ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

Степная зона Челябинской области давно освоена в земледельческом отношении. Наряду с дигрессионными сукцессиями после распашки (эксарационные смены) здесь наблюдаются и демутационные. Общие закономерности зацелинения залежей установлены достаточно полно (Танфильев, 1902; Высоцкий, 1915; Келлер, 1916; Штукенберг, 1932; Комаров, 1951; Дохман, 1956; Иванов, 1958; Герцык, 1965; Ильина, 1968; Танфильев, 1977; Волкова, Черкашин, 1980). В Челябинской области наиболее детально процесс зацелинения исследован в Троицком лесостепном заказнике (Пономарев, 1945; Глумов, 1953; Глумов, Красовский, 1948), в общих чертах — в степной зоне (Кушниренко, Ермолов, 1956).

Предшествующее использование залежей хорошо выявляется по составу сорной растительности (преобладание пасквальных, рудеральных или сегетальных сорняков). Применение метода инициативных видов (Александрова, 1964) позволило уточнить стадию зацелинения. Для определения возраста залежи использованы землеустроительный материал, сведения старожилов.

Нулевая стадия (участки с несформировавшимися фитоценозами) описана близ западного склона горы Чека (Кизильский район), на окраине поля пшеницы. Контурную вспашку не применяли, поэтому полоса шириной 6—10 м и длиной около 120 м — участок первоначальной стадии зацелинения. С пограничной, редко используемой грунтовой дороги на пашню полосой до 2 м «заходят» почти чистые заросли из *Polygonum aviculare, Lepidium ruderale,* с примесью (sol.) — *Berteroa incana, Kochia scoparia, Arenaria serpyllifolia, Camelina sativa, Potentilla norvegica, Lappula squarrosa, Matricaria matricarioides, Plantago major.* Часты борозды с неполным оборотом пластов, на гребне которых зелеными полукругами (разворот машин) выделяется сорная растительность: sp.— *Setaria viridis, Raphanus raphanistrum, Alyssum tyrkestanicum, Erodium cicutarium, Amaranthus retroflexus,* sol.— *Scleranthus annuus, Galeopsis la-*

danum, Axyris amaranthoides, Spergula arvensis, Chenopodium album, Capsella bursa-pastoris. Всего около 40 видов. Кроме образующих небольшие «латочки» *Sonchus arvensis, Avena fatua,* многолетники единичны: *Agropyron cristatum, Potentilla strigosa, Medicago falcata, Euphorbia virgata, Achillea nobilis.*

Залежи бурьянного цикла зацелинения возрастом 3—5 лет отмечены на месте усохших лесополос (мелкобурьянные залежи) и на пологовосклоновых местообитаниях (крупнобурьянные залежи с полынью Сиверса).

Трехлетняя залежь описана на краю бывшего поливного участка в 4 км на юго-запад от с. Уральское, в 600 м от поймы р. Урала. Всего около 20 видов. Общее проективное покрытие 40 %. Сор.$_2$ — *Bromus inermis*, оставшийся от прежних посевов смеси кормовых трав. Предшествующее внесение удобрений определило обилие бобовых — *Melilotus albus, M. officinalis, Medicago sativa, Onobrychis tanaitica, Trifolium pratense, Vicia cracca.* В травостое сохраняются типичные для нулевой стадии *Elytrigia repens, Setaria viridis, Convolvulus arvensis, Taraxacum serotinum, Barbarea arcuata, Chorispora tenella, Lactuca serriola, Malva pusilla.* Отмечены характерные для более поздних стадий многолетники: *Jurinea multiflora, Nonea pulla, Potentilla humifusa, Inula britannica, Knautia arvensis.*

Бурьянная стадия зацелинения описана также на засыхающей изреженной лесополосе перед г. Чека. В 200 м посевы овса, по другую сторону — разнотравно-злаковая степь. Четыре ряда берез высотой до 2 м на расстоянии 6 м, изредка — карагач. Междурядья не обрабатывались три-четыре года. Использование таких экотопов для описания процессов зацелинения мы считаем возможным, так как демутация травяного покрова вымирающих на степной почве искусственных лесных насаждений идет в общем по направлениям, весьма близким к направлению демутаций полевых залежей (Высоцкий, 1915).

Доминанты окружающей степи *Festuca valesiaca* ssp. *sulcata, Stipa capillata* отсутствуют. Всего 22 вида.

Смешанная сорная растительность: сор.$_3$ — *Sonchus arvensis,* сор.$_2$ — *Convolvulus arvensis,* сор.$_1$ — *Arctium tomentosum, Melilotus albus,* sp.— *Cirsium arvense, Lappula squarrosa, Avena fatua, Descurainia sophia, Ceratocarpus arenarius.* От растительности окружения отличается бо́льшей мезофитностью из-за присутствия лугово-степных видов: *Seseli libanotis, Carum carvi, Tragopogon orientalis, Scabiosa ochroleuca, Centaurea scabiosa, Medicago falcata.* Общими с окружающей степью являются лишь *Artemisia scoparia, Galium verum, Hieracium pilosella.* Коэффициент общности около 15 %, демутация очень медленная.

Крупнобурьянная залежь (три — пять лет) описана на бывшей противопожарной полосе шириной 6 м. Окружение — остепненная окраина колка 8Б2С и разнотравно-злаковая степь. На гребнях нераспавшихся пластов встречается *Stipa capillata.*

Аспект создают яркая зелень разнотравья и серые пятна полыней: *Artemisia sieversiana, A. austriaca, A. vulgaris.* Основу травостоя составляют синантропные виды: cop.$_2$ — *Elytrigia repens, Sonchus arvensis;* cop.$_1$ — *Trifolium arvense, Cirsium vulgare, Dracocephalum thymiflorum.* О несформированности и нарушенности травостоя свидетельствует и обилие сорных одно-двулетников: cop.$_1$ — *Lappula squarrosa, Lepidium ruderale,* sp.— *Berteroa incana, Polygonum convolvulus, Bunias orientalis, Myosotis arvensis.* Однако среди них продолжают вегетацию и многолетние степные аборигены: cop.$_1$ — *Galium verum, Thymus marschallianus,* sp.— *Potentilla impolita, Dianthus versicolor, Veronica incana.*

Рыхлокустовая стадия зацелинения (10—13 лет) описана близ с. Уральского Кизилского района, между покосами и полем подсолнечника. Разреженный растительный покров (общее проективное покрытие 50 %), формируется подстилка в 1—2 см. Видов около 30. Фон образуют рыхлокустовые злаки *Poa pratensis, Phleum pratense, Koeleria delavignei,* из плотнокустовых отмечена лишь *Festuca valesiaca* ssp. *sulcata.* Снижается по сравнению с бурьянными залежами роль корневищных злаков. Полосе экотона свойственно сочетание *Elytrigia repens, Bromus inermis, Calamagrostis epigeios,* оставшихся от предыдущей стадии, с дерновинными злаками, состав разнотравья обедненный, аспективно выделяются лишь полыни *Artemisia dracunculus, A. vulgaris, A. absinthium,* сохраняется часть сорных видов.

Плотнокустовая стадия зацелинения залежей (10—15 лет) описана в одном километре на северо-восток от с. Уральского. Пологий восточный склон холма, рядом подсолнечниковое поле и злаковая степь. Склон оставлен под залежь из-за каменистости почвы и почвенной эрозии при смыве. Общее проективное покрытие 50 %, участки мелкокаменистой почвы без степного войлока. На учетной площади около 25 видов. Фон создают мозаичные комплексы из *Stipa capillata* и *Festuca valesiaca* ssp. *sulcata.* Cop.$_1$ — одно-двулетние синантропные виды *Lepidium ruderale, Centaurea diffusa, Atriplex patula;* sp.— *Artemisia scoparia, A. glauca, Carex duriuscula, Falcaria vulgaris.* Остальные виды разнотравья — sol.

Заметную роль начинают играть степные многолетники *Thymus marschallianus, Achillea nobilis, Galium verum, Artemisia glauca, A. canescens.* Однако характер их произрастания соответствует краевому эффекту за счет внедрения с полей. Видовой состав учетной площади невелик по сравнению с окружающей степью (соответственно 25 и 40 видов, коэффициент общности 55 %). Обилие сорных видов, групповое распределение растительности указывают на серийный характер сообществ и его нестабильность.

Своеобразная разновидность плотнокустовой стадии наблюдалась на 15—18-летней залежи площадью около 30 га совхоза

«Красный Урал» Кизильского района. Поле заброшено в залежь из-за возобновления кустарников и неплодородности супесчаной почвы. Доминирует *Stipa capillata*, подавляющий *Agropyron cristatum, Poa bulbosa, Phleum phleoides, Artemisia marschalliana*, которые лишь в виде фрагментов растут на участках, не занятых тырсой. Доминант окружающей степи *Festuca valesiaca* ssp. *silcata*, с обилием sp.-sol. Очевидно, весь ход зацелинения шел через тырсу, минуя пырейную и последующую за ней мятликовую залежь. Тырса сохранился из-за особенностей обработки закустаренной караганой почвы: при вспашке дернина не всегда хорошо укладывается на дно борозды и при последующей обработке происходит выворачивание неразложившейся дернины на поверхность. Всего 35 видов. Общее проективное покрытие 70 %. Средняя высота травостоя 25 см. Между дерновинками злаков сохраняются некоторые представители сорнозалежного разнотравья: *Axyris amaranthoides, Kochia scoparia, Polycnemum arvense, Herniaria glabra, Silene chlorantha, Stellaria graminea, Bunias orientalis, Potentilla impolita, Eryngium planum, Trinia hispida, Artemisia austriaca, Cirsium arvense, Crepis tectorum, Senecio jacobaea*. Возобновляется *Caragana frutex* — cop.$_1$-sp., средняя высота кустиков 20 см, диаметр не более 10 см.

Конечная стадия зацелинения 30-летней залежи описана в колхозе им. В. И. Ленина Кизильского района; 250 га впервые распаханы около 40 лет назад, использовались лет пять под посевы многолетних трав, из-за каменистости почвы переведены под бахчи и вскоре заброшены в залежь. Доминирование *Festuca valesiaca* ssp. *sulcata*, присутствие, наряду со *Stipa capillata*, отдельных дерновин *S. pennata*, *S. zalesskii*, общее количество видов (40) и характер их произрастания свидетельствуют о завершении процесса зацелинения. Покров почвы дернисто-целинный, пахотный слой твердый.

Повышается участие злаков и осок — cop.$_1$ — *Koeleria cristata, Phleum phleoides, Carex praecox, C. supina*. Наряду с сорными полынями предыдущих стадий (*Artemisia absinthium, A. glauca*) встречаются полыни окружающей степи (*A. dracunculus, A. sericea*). Появляются виды, не отмечавшиеся на других стадиях зацелинения: *Asparagus officinalis, Filipendula vulgaris, Hieracium virosum, Phlomis tuberosa, Potentilla impolita, Sanguisorba officinalis, Seseli ledebourii, Veronica spicata, Scorzonera austriaca*. Из сорных видов продолжают развиваться *Medicago falcata, Linaria vulgaris, Stellaria graminea, Senecio jacobaea, Eryngium planum, Solanum nigrum*.

Залежи степной зоны Челябинской области — земли, неудобные для сельскохозяйственного использования. В 1953 г. Челябинский облисполком принял решение о мерах по освоению залесенных и засоленных залежей. На этих землях мелиорационные работы не были проведены в полном объеме, и поэтому после кратковременного использования они вновь забрасыва-

лись в залежь. История полей до освоения целины (1953 г.) не велась или не сохранилась. Другая трудность определения стадии демутации залежей — наложение видов иного антропогенного воздействия, что приводит к сдвигам продолжительности или даже выпадению отдельных стадий. Антропогенная нарушенность присуща и окружающим залежи участкам.

Учитывая указанные затруднения, основное внимание уделяли не изменению состава сообществ во времени, а сопоставлению различных сукцессий в пространстве. Для установления всего пространственно-временного ряда стадий зацелинения потребуются стационарные наблюдения. Мы установили лишь общие закономерности и особенности демутации залежей в южностепном Зауралье.

1). В силу климатических особенностей, эндогенных стабилизирующих механизмов формирующихся сообществ и различного использования окультуренных земель, процесс демутации залежей характеризуется укороченной корневищной стадией, частым выпадением или неотчетливой выраженностью рыхлокустовой стадии, длительностью плотнокустовой стадии.

2). Процесс зацелинения отличается повышенной ролью тырсы и полыней на большинстве промежуточных стадий, долгим сохранением в составе травостоя пасквальных и сегетальных сорняков.

3). Демутация ярче выражена на повышенных участках с черноземными почвами, чем на плакорных (сказывается большая длительность использования под пашню) и пологовосклоновых местообитаниях (замедление сукцессии из-за каменистости и эрозии почв).

Процесс регенерации целинных степей, экзогенных влияний на него должен находиться под контролем в целях управления его ходом и рациональным использованием залежей (или как сельскохозяйственных угодий, или как временно заказных).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300—447.

Волкова В. Г., Черкашин А. К. Исследование производных фитоценозов на основе графо-аналитической модели // География и природные ресурсы. 1980. № 3. С. 139—143.

Высоцкий Г. Н., Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикладной ботанике. Петроград, 1915. № 84. С. 1113—1443.

Герцык В. В. Изучение физико-химических свойств разновозрастных пашен и залежей // Тр. Центр.-Черноз. гос. заповедника. 1965. Вып. 9. С. 186—201.

Глумов Г. А. Исследование современной динамики естественного растительного покрова южной лесостепи Зауралья: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Л., 1953.

Глумов Г. А., Красовский П. Н. Основные черты зацелинения залежей Троицкого лесостепного заповедника // Изв. Естеств.-науч. ин-та. Пермь, 1945. Т. 4, вып. 2. С. 143—148; 1948. Т. 12, вып. 8. С. 327—333.

Дохман Г. И. Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., 1956. С. 182—208.

Иванов В. В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л.: Наука, 1958.

Ильина И. С. Динамический принцип построения крупномасштабной геоботанической карты (на примере сухих степей Орского Зауралья) // Геоботаническое картографирование. Л., 1968. С. 21—37.

Келлер Б. А. К вопросу о классификации русских степей (по поводу новых работ В. В. Алехина и Н. П. Крылова) // Русское почвоведение. М., 1916. № 16—18. С. 49—79.

Комаров Н. Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.: Географгиз, 1951.

Кушниренко Ю. Д., Ермолов К. В. Опыт освоения целины и залежи в Челябинской области. Челябинск: Кн. изд-во, 1956.

Пономарев А. Н. Некоторые наблюдения над *Stipa capillata* в степях Зауралья // Уч. зап. Перм. гос. ун-та. 1945. Т. 4, вып. 2. С. 137—141.

Танфильев Г. И. Главнейшие черты растительности России. Спб, 1902.

Танфильев В. Г. Сухие и разнотравно-дерновинно-злаковые степи // Растительность природных сенокосов и пастбищ Ставропольского края. Ставрополь, 1977. С. 7—69.

Штукенберг Е. К. Растительность Мурапталовского зерносовхоза Мелеузовского района Башкирской АССР // Растительность Общего Сырта и бассейна реки Большого Ика в пределах Башкирской АССР. Л., 1932. Вып. 2. С. 265—282.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

М. А. МАГОМЕДОВА, Н. С. КОРЫТИН,
М. Г. НИФОНТОВА, А. Ю. ЕНДУКИН

ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА ОЛЕНЕЙ НА ЛИШАЙНИКОВЫЙ ПОКРОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ

В северотаежных сосновых лесах восточных предгорий Урала и прилегающих территорий Западно-Сибирской низменности традиционно ведется зимний выпас. Безусловно, это оказало влияние на состояние напочвенного растительного покрова, в том числе и на его лишайниковый компонент. В современных условиях поголовье оленей невелико, но массовые рубки резко сократили площади лесов, пригодные в качестве зимних пастбищ. Поэтому на сохранившейся территории пастбищная нагрузка может быть значительной. Исследуя лишайниковый покров в целях определения запасов фитомассы лишайников для оценки перспектив развития оленеводства, мы не могли не учесть возможного влияния выпаса на состав и структуру лишайниковых синузий. Не имея достаточных данных, чтобы оценить величину пастбищной нагрузки, прибегли к косвенным методам.

Влияние выпаса анализировали двумя путями. Во-первых, сравнением состава, структуры и продуктивности лишайниковых группировок в сосняках кустарничково-лишайниковых и кустарничково-зеленомошных вне выпаса и на тех территориях, где он ведется. Во-вторых, подробным изучением лишайниковых группировок на разном расстоянии от зимней оленеводческой стоянки, поскольку по мере удаления от нее величина пастбищной нагрузки уменьшается.

Исследования проводили в верховьях р. Лозьвы, по ее право- и левобережью. Общие геоботанические описания делали на пробных площадях размером 900 м^2. Напочвенный покров в пределах пробной площади характеризовали не менее чем на пяти площадках размером 100 м^2, учитывая видовой состав, обилие видов, вертикальное и горизонтальное расчленение. На пробных площадках (25×25 см) регистрировали видовой состав, видовую насыщенность лишайниковых группировок, покрытие, плот-

ность дернины, наличие и характер повреждения слоевищ, их размеры; брали образцы для определения фитомассы и прироста. Определение высоты живой части ежегодного линейного прироста лишайников проводили по методике В. Н. Андреева[1]. Данные о размере и приросте лишайников получены на основании измерения 1808 подециев. Фитомасса оценена на 81 пробной площадке.

Использовали стандартную статистическую обработку материала (подсчитывали среднюю), стандартное квадратичное отклонение, ошибку средней по изучаемым параметрам. Средние значения по всем учетным (или пробным) площадкам в пределах одного описания или группы считали по формулам

$$M_\varepsilon = Mn_i\, M_i \,/\sum n_i\,,$$

$$\sigma = \sqrt{\sum (n_i - 1)\,\sigma_i^2 + \sum n_i\ (M_i - M\sum)^2/\sum n_i - 1}\,,$$

где n_i — численность отдельных групп, M_i — средняя арифметическая каждой группы, σ_i — среднее квадратичное отклонение каждой группы[2].

В описаниях зарегистрировано 23 вида напочвенных лишайников. Сравнение флористических списков (табл. 1) позволяет сделать вывод о сокращении числа видов лишайников. В связи с выпасом особенно уменьшается флористическое разнообразие лишайников рода *Cladonia*. Видовая насыщенность возрастает, что согласуется со структурными изменениями лишайникового покрова (см. рисунок).

Анализ встречаемости свидетельствует о широком распространении основных кормовых видов *Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris*. В целом же лишайниковый покров сложен небольшим их числом, лишайниковые группировки имеют низкую видовую насыщенность. Семь видов *(Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris, Cladonia uncialis, Stereocaulon paschale, Nephroma arcticum, Peltigera aphthosa)* с разной степенью постоянства выступают в качестве доминантов, остальные встречаются, как правило, в виде незначительной примеси.

Особое внимание уделяли покрытию лишайников, их запасам и хозяйственному значению. Определяли долю лишайниковых группировок в напочвенном покрове (на 100 м^2) и давали оценку покрытой ими территории на площадках (25 × 25 см). На основе этих оценок определяли истинное покрытие лишайников (на 100 м^2). Анализ данных показывает, что оно максимально в сосняках кустарничково-лишайниковых, умеренно использующихся для выпаса (табл. 2). В сосняках кустарничково-зеленомошных, где производится выпас оленей, истинное покрытие лишайников

[1] Андреев В. Н. Прирост кормовых лишайников и прием его регулирования // Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 11—74.

[2] Похинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Таблица 1

Встречаемость лишайников в сосновых лесах и их изменение под влиянием выпаса

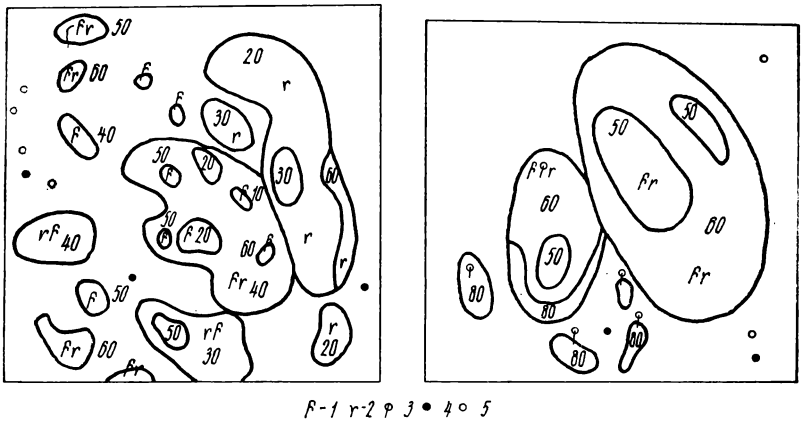
Вид	Класс встречаемости	
	Вне выпаса	На фоне выпаса
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	1	—
C. islandica (L.) Ach.	1	—
C. laevigata Rassad.	—	1
Cladina arbuscula (Wahlenb.) Rabenh.	4	3
C. mitis (Sandst.) Hale et W. Culb.	2	—
C. rangiferina (L.) Harm.	4	4
C. stellaris (Opiz) Brodo.	3	3
Cladonia bacillaris (Ach.) Nyl.	—	1
C. cenotea (Ach.) Schaer.	1	—
C. cornuta (L.) Hoffm.	1	—
C. crispata (Ach.) Flot.	1	—
C. deformis (L.) Hoffm.	1	—
C. fimbriata (L.) Fr.	1	1
C. furcata (Huds.) Schrad.	1	—
C. pyxidata (L.) Fr.	1	1
C. uncialis (L.) Web.	—	2
C. verticillata (Hoffm.) Schaer.	2	1
Nephroma arcticum (L.) Torss.	3	3
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	4	4
P. canina (L.) Willd.	1	—
P. erumpens (Th. Tayl.) Vain.	1	—
P. rufescens (Weis.) Humb.	1	—
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.	1	2

Примечание. 1 — <5 %, 2 — 5—25 %, 3 — 26—50 %, 4 —>50 % описанных.

Таблица 2

Покрытие лишайников в сосновых лесах и его изменение под влиянием зимнего выпаса оленей

Параметр	Покрытие, %	
	Вне выпаса	В условиях выпаса
Площадь, занятая лишайниковыми группировками (на 100 м^2)	44,4	34,8
Среднее покрытие на пробную площадку (25×25 см)	57,8	55,3
Cladina	50,1	45,2
Cladonia	3,2	5,3
Stereocaulon	2,0	0,0
Cetraria	0,1	0,2
Peltigera	0,7	1,4
Nephroma	1,7	3,2
Истинное покрытие лишайников (на 100 м^2)	25,7	19,2



Изменение структуры эпигейных синузий под влиянием выпаса.
1 — Cladina arbuscula, 2 — Cladina rangiferina, 3 — Cladina stellaris, 4 — Peltigera aphthosa, 5 — Nephroma arcticum; 10—80 — доля лишайников, %.

больше, чем в таких же сосняках кустарничково-зеленомошных вне выпаса. Это свидетельствует лишь о том, что в непродуктивных сосняках выпас не осуществляется, исходно выбираются наиболее богатые лишайниками участки. Во всех случаях главенствующую роль в сложении лишайникового покрова играют лишайники рода *Cladina*. В связи с последним обстоятельством особое значение имеют данные о размерах и приросте этих лишайников (табл. 3), исходя из которых можно выявить величину эксплуатационного запаса и на ее основе определить оленеемкость.

Для трех изученных видов лишайников самые малые размеры подециев наблюдаются на территориях, использующихся для выпаса оленей (по *Cladina rangiferina* достоверных различий нет). Между тремя анализируемыми видами нет статистически значимых различий по размеру подециев.

Несомненно, что уменьшение размеров подециев и абсолютных величин прироста там, где производится выпас, следует связывать с его влиянием. Наиболее устойчивым к выпасу в условиях Ивдельского Зауралья, по-видимому, является *Cladina rangiferina*. Это подтверждается, во-первых, тем, что размеры в условиях выпаса меньше у этого вида, чем в иных условиях, но не столь значительно, как это наблюдается у *Cladina arbuscula* и *C. stellaris*. Кроме того, у *C. rangiferina* в местах выпаса абсолютный прирост достоверно больше, чем у двух других видов. Следует сказать, что на обследованной территории лишайники достигают наибольшей высоты на обочинах дорог и вырубках — в местообитаниях, лишенных мохового покрова или со значительным его повреждением. Большой прирост связан с осветлением и достаточным, но не избыточным увлажнением.

Таблица 3

Морфологическая характеристика лишайников рода *Cladina*

Вид	Место-обитание	Средняя высота, см	Средний возраст, лет	Средний прирост, %	
				Абсолютный	Относительный
Cladina arbuscula	I	3,40*	6,6	5,1	15
	II	2,90	6,5	4,5	15
C. rangiferina	I	2,92	5,9	5,3	18
	II	3,01	6,1	4,9	16
C. stellaris	I	2,92	8,0	3,6	13
	II	2,76	6,9	4,0	15

Примечание. I — сосняки кустарничково-зеленомошные вне выпаса, II — сосняки кустарничково-зеленомошные в условиях выпаса.
* Все средние с ошибкой 10—15 %.

Запас фитомассы лишайников на 1 % покрытой ими площади составляет в сосняках кустарничково-зеленомошных, не подверженных антропогенным влиянием, 0,45 г; в сосняках, где осуществляется зимний выпас оленей,— 0,28 г (при доверительной вероятности P=0,9 различия достоверны); в сосняках кустарничково-лишайниковых — 0,85 г (данные получены на основе анализа проб с площадок размером 25×25 см с учетом покрытия). При этом *Cladina rangiferina* на 1 % своего покрытия образует массу 0,35 г в первом случае, 0,21 — во втором, 0,31 — в третьем; *C. arbuscula* соответственно 0,29; 0,09; 0,42 г.

Наименьший запас фитомассы свойствен территориям, где в настоящее время производится выпас. Этот факт настораживает, очевидно, нагрузка на пастбищах не компенсируется ежегодным приростом фитомассы. Причины, вызывающие различия в величине фитомассы на 1 % покрытия,— разная плотность дернины, высота подециев, соотношение подециев разной высоты, видовой состав.

Значительно дополняет картину влияния выпаса анализ изменения лишайниковых группировок в напочвенном покрове сосняка кустарничково-зеленомошного на разном расстоянии от оленеводческой стоянки. Прежде всего следует отметить, что по положению в рельефе, характеру древостоя можно было предположить большее участие лишайников в растительном покрове. До начала использования этого лесного массива в качестве зимнего оленьего пастбища его можно было охарактеризовать как сосняк кустарничково-лишайниковый. В настоящее время на участке в непосредственной близости от стоянки в радиусе до 500 м эпигейные лишайники отсутствуют, доступных для оленей эпифитов нет. На расстоянии свыше 500 м лишайники есть, очевидны следы выпаса. На расстоянии 1000 м следы выпаса визуально отмечены, но в значительно меньшей степени. Сравнение с более

Таблица 4

Изменение строения эпигейных лихеносинузий под влиянием выпаса

Показатель	Расстояние от стоянки, м	
	500	1000
Видовая насыщенность, кол-во видов / учетн. площ.	3,7±0,5	5,3±0,7
Покрытие, %	41,3±4,1	69,7±3,1
Плотность дернины, число подециев / учетн. площ.	153,0±16,0	237,7±24,9
Средняя фитомасса на 1 % покрытия, г	0,211	0,292

отдаленными участками не проводили в связи со сменой условий — рельефа, увлажненности, освещенности, характера леса.

Основу лишайникового покрова на обоих участках составляют *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. Различий в связи с интенсивностью выпаса по встречаемости и принципиальной роли в растительном покрове этих двух основных кормовых видов не обнаружено. *C. stellaris* в зоне большей пастбищной нагрузки встречается в виде незначительной примеси, при уменьшенной нагрузке порой формирует чистые заросли, а в ряде группировок выступает в качестве субдоминанта. На участке интенсивного выпаса значительно больше *Peltigera aphthosa*. Определенное увеличение встречаемости продемонстрировали *Cladonia crispata, C. gracilis, C. pyxidata, C. uncialis, C. verticillata, Nephroma arcticum, Stereocaulon paschale, Cetraria laevigata,* что согласуется и с общей картиной влияния выпаса на напочвенные лишайники (см. табл. 1). Сократилась в данном случае встречаемость *Cladonia amaurocraea*.

Значимые различия получены для показателя видовой насыщенности (табл. 4). Число видов лишайников на пробной площадке, на более интенсивно эксплуатируемом участке пастбища, достоверно меньше ($t=1{,}96$). Среднее покрытие лишайников на пробной площадке также уменьшается по мере увеличения эксплуатационной нагрузки ($t=5{,}54$). Уменьшается площадь одних группировок (покрытие 50—80%), увеличивается — других (20—40 %) (см. рисунок).

Выпас способствует разрыхлению дернины — на участке с повышенной нагрузкой плотность дернины достоверно меньше ($t=2{,}86$). Фитомасса лишайников на 1 % покрытия также несколько меньше на участке повышенной нагрузки, однако различия незначительны. Запас фитомассы зависит прежде всего от покрытия, доли лишайников в напочвенном покрове.

Анализируя влияние выпаса на эпифитные лишайники, отметим, что при наличии напочвенных эпифиты используются уме-

ренно — в 1000 м от стоянки запас и структура фитомассы эпифитов не отличались от таковых, изученных в сосновых лесах вне выпаса.

Обследованная территория в целом бедна лишайниками. Они встречаются пятнами, в пределах которых их покрытие может достигать значительных величин (главным образом за счет лишайников рода *Cladina*). Это объясняется существующими в районе лесорастительными условиями — увлажненностью лесов, значительной затененностью, развитым моховым покровом, а также в определенной степени действием многовекового выпаса оленей.

Выпас оленей первоначально концентрируется на наиболее богатых лишайниками участках. Перевыпас приводит к полному исчезновению лишайников из растительного покрова, что мы наблюдали на оленеводческой стоянке. По мере выбивания пастбищ выпас рассредоточивается, и в использование вовлекаются менее продуктивные в отношении зимнего корма сосняки кустарничково-зеленомошные.

Наибольшее воздействие выпаса оленей на лишайниковый покров в сосновых лесах выражается в уменьшении покрытия лишайников, снижении их роли в напочвенном покрове, уменьшении плотности лишайниковой дернины, от чего зависит и снижение общего запаса фитомассы.

Для участка более интенсивного выпаса характерны четкие границы группировок. Лишайниковый покров разбит на мелкие участки с разной степенью покрытия лишайниками поверхности почвы. С уменьшением пастбищной нагрузки лишайниковый покров становится более однородным по покрытию. Четкие границы существуют только с изменениями в рельефе, растительности в целом.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

В. П. КОРОБЕЙНИКОВА

ВОЗДЕЙСТВИЕ ГУСЕНИЧНОГО ТРАНСПОРТА НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

Тундровая зона занимает в СССР около 15 % всей территории (Андреев, 1984). В связи с интенсивным хозяйственным освоением Севера, связанным с открытием и эксплуатацией крупнейших газовых промыслов, трубопроводов, автомобильных и вездеходных дорог, строительством промышленных поселков и городов, проблема рационального использования и охраны природной среды северных регионов становится весьма актуальной. По многочисленным данным советских и зарубежных ученых, серьезные нарушения вызывает применение тяжелого гусеничного транспорта. В. Н. Андреев (1984) отмечает, что у нас в стране на 15 % площади, занимаемой тундрой, пролегли следы вездеходов и тракторов, причем объем перевозок грузов и количество транспортных средств увеличиваются с каждым годом.

Исследования, проведенные на Таймыре, показали, что только на трассе газопровода Мессояха — Норильск растительный покров оказался нарушенным на площади 70 тыс. га, из которых 26,8 — ценные оленьи пастбища. Нарушение гусеницами тракторов и вездеходов растительного, почвенного и снежного покровов приводит к протаиванию многолетнемерзлых грунтов, развитию эрозии, образованию оврагов и термокарста (Кищинский, Рябова, 1973; Сергеев и др., 1979; Brown, West, 1970). Так, по данным Е. М. Сергеева с соавторами (1979), несколько или даже один проход вездехода приводят к развитию термокарста и формированию залитых водой понижений. Скорость оседания поверхности вследствие термокарста достигает в южной тундре и лесотундре Западной Сибири, Ямала, Гыдана 10—12 см в год. Со временем по трассам бывших дорог формируется цепь термокарстовых понижений глубиной от 0,5 до 1,5 м. Развитие этого процесса приводит к подтоплению территории и всплыванию труб газопроводов.

В. Н. Андреевым (1980, 1984) рассмотрен процесс делихенизации тундры под воздействием тяжелого гусеничного транспор-

та. Опыты, проведенные автором в южной Субарктической тундре северо-восточной Якутии, показали, что при однократном прохождении транспорта (транспортеров и гусеничных тракторов) лишайники повреждаются на 20—40 %, при трехкратном — на 70 %, шестикратное вызывает 100 %-ную гибель кустистых лишайников. На каждые 10 км маршрута транспортер выводит из строя 1 га поверхности тундры.

В районе Большеземельной тундры (Груздев, Умняхин, 1984) испытывали влияние трактора (удельное давление на грунт — 0,47 кг/см^2) и вездехода (удельное давление — 0,23 кг/см^2) на различные типы тундр. Наиболее ранимые растительные сообщества осоково-мохово-лишайниковой тундры повреждаются на 80 % уже после трехкратного проезда, а наиболее устойчивые (ерниково-морошково-сфагновые, ивняково-ерниково-лишайниковые и др.) — после пяти-десятикратного проезда трактора.

На Таймыре испытывали влияние вездехода ГТ-СМ на наиболее распространенные тундровые сообщества в ивнячково-ерниково-кустарничково-лишайниковой тундре. Установлено, что проход транспорта свыше трех раз на 95 % уничтожает растительный покров, создаются условия для развития термокарста, глубина борозд — более 50 см. Двухразовый проход уничтожает растительность и верхний горизонт почвы на 30 % площади, глубина борозд — 20—30 см. Одноразовый проезд гусеничного трактора вызывает единичные разрывы мохово-лишайниковой дернины, растительность примята.

Изучение воздействия на тундровую растительность снегоболотохода «Тюмень» (грузоподъемность 35 т), принадлежащего к одному из последних классов вездеходной техники, создаваемой для условий Крайнего Севера, мы провели в районе строящейся автодороги Лабытнанги — Харасавей. При однократном проходе вездехода без груза по влажной кочкарной кустарниково-осоково-моховой тундре в первую очередь повреждался моховой покров, прорезанный гусеницами и местами перевернутый; у кустарников и кустарничков наблюдали частичную дефолиацию, разрывы стеблей, обламывание веток; травянистый покров примят, глубина колеи — 7—10 см. При двукратном проходе глубина колеи составляла 15—20 см, мохово-лишайниковый покров значительно поврежден, основная часть кустарников, кустарничков и трав вырвана с корнем, порезана гусеницами и перемешана с подстилкой, мхом и почвой. Загруженный вездеход уже при одном проходе по тундре, особенно по влажным участкам, оставляет колею глубиной 40—50 см, которая заполняется водой; по краям колеи и в межколейном пространстве образуются гребни из вывернутой растительности и почвы. Использование опытных образцов снегоболотохода для перевозки горючего на одном из участков строящейся дороги Лабытнанги — Харасавей в летнее время, а точнее, в течение одного месяца (1987 г.), привело, по нашим приблизительным

подсчетам, к уничтожению почвенно-растительного покрова тундры на площади 50 га.

Характер восстановления и видовой состав растительности на следах движения тяжелого гусеничного транспорта определяются как региональными особенностями территории, так и различиями ее использования, однако эти процессы имеют общие черты.

Установлено, в частности, что в формировании синантропной флоры существенную роль играют местные аборигенные виды, т. е. апофиты (Тихомиров, Дорогостайская, 1957; Тихомиров, 1962; Дружинина, 1979, 1981, 1984, 1985; Коробков, 1985; Мартыненко, Груздев, 1981; Дорогостайская, 1972, 1978; Виталь, 1980; Петров и др., 1984). По данным О. А. Дружининой, в районе Воркутинского промышленного комплекса в синантропной флоре на долю апофитов приходится свыше 60 %, подчеркивается сходство флоры нарушенных земель на разных конкретных участках, включающей одни и те же, близкие по эколого-биологическим особенностям, систематическому положению и фитоценотическим связям виды. Преимущество среди апофитов имеют нитрофилы, распространенные на Севере по периодически заливаемым илистым берегам озер, рек, ручьев; обитатели рыхлых почв, свойственные интразональным группировкам песчаных аллювиев, береговых осыпей, песчаных склонов; растения тундровых пятен голого грунта и влаголюбивые (Дружинина, 1981; Дорогостайская, 1978).

На антропогенных местообитаниях наиболее широко распространены бореальные виды. Повышение их обилия и фитоценотической роли в нарушенных сообществах говорит о том, что для этих видов благоприятна трансформация фитоценотических условий под воздействием человека: лучше прогревается поверхность, более быстро и глубоко протаивает почва, удлиняется вегетационный период за счет раннего схода снега, а также ослабевает позиция конкурентов — мхов и гипоарктических кустарников и кустарничков. Преобладающей биоморфой среди синантропных видов Крайнего Севера являются многолетние травы (Дорогостайская, 1978; Дружинина, 1981; Груздев, 1986). По систематической принадлежности среди синантропов преобладают представители семейств злаковых, сложноцветных, лютиковых, гречишных, гвоздичных и крестоцветных. В то же время доля некоторых типичных семейств тундровой флоры (Дорогостайская, 1978; Дружинина, 1981) значительно сокращается. По ценобиотическому типу среди синантропных видов Крайнего Севера преобладают эксплеренты (Дружинина, 1981) — виды, способные быстро захватывать нарушенные местообитания, благодаря интенсивному семенному и вегетативному размножению. Сходство флоры, участвующей в естественном зарастании нарушенных земель, предопределяет и то, что антропогенные смены растительных сообществ, последовательность

стадий сукцессий в общих чертах сходны в разных регионах Крайнего Севера — пионерные стадии сменяются стадиями относительно устойчивых вторичных сообществ, но во всех случаях это длительный процесс, занимающий десятки, а иногда и сотни лет (Москаленко, Шур, 1980; Павлов и др. 1979; Коробков, 1985; и др.). Некоторые авторы считают, что высокоширотные фитоценозы, подвергшиеся антропогенному воздействию, в первозданном виде не восстанавливаются (Петров и др., 1984).

Для района Воркутинских тундр (Дружинина, 1985) установлено, что начальные стадии зарастания вездеходных путей характеризуются формированием травянистых группировок пестрого видового состава. В отдаленном будущем на участках, где сохранен торфянистый слой, возможна демутация коренного тундрового сообщества. Там, где торфянистый горизонт был полностью уничтожен, формируются травянистые производные сообщества лугового типа с господством многолетних злаков.

Исследования, проведенные в южной субарктической тундре северо-восточной Якутии (Андреев, 1984), показали, что по следам гусениц вездеходов образуются вторичные группировки с преобладанием злаково-осоковых многолетних трав, появляются термокарстовые просадочные лужи, разрушается первоначальный микрорельеф. Создаются условия, при которых лишайники (кормовая база оленеводства) не могут восстановиться в перспективе несколько десятилетий.

Обследование нарушенных вездеходом участков в различных типах тундр Таймыра (в наиболее распространенной ивнячково-ерниково-кустарничково-лишайниковой, а также в других типах местообитаний) показало, что сильные воздействия гусеничного транспорта опустошительны и губительны для всех растительных группировок изученного района, восстановления их в прежнем виде не наблюдается. Через три года после нарушений в колеях появляются лишь единичные экземпляры злаков и пушицы, спустя пять лет формируются ценозы с общим покрытием 25 %. К 8—9 годам покрытие увеличивается до 80 %, появляются пятна мхов. Рыхление и переворачивание верхних слоев почвы, вызванные проездом вездехода, способствуют буйному развитию пушицы, злаков, осок, разнотравья.

В Большеземельной тундре (Груздев и др., 1984) на заброшенных дорогах выявлено три типа зарастания: в течение 10—12 лет восстанавливается прежняя растительность — пушицево-осоково-сфагновые болота; полная трансформация видового состава и строения фитоценозов по сравнению с исходными: на месте багульниково-морошково-сфагново-лишайниковой тундры сформировались морошково-воронично-долгомошные фитоценозы; при восстановлении нарушенных кустарничковых тундр из ив и карликовой березки наряду с кустарниками появляются многолетние травы, особенно злаки.

Прокладка газопроводов неизбежно связана с использовани-

ем тяжелого гусеничного транспорта, что приводит к нарушению растительного покрова, неодинакового в разных видах тундр. Для севера Западной Сибири (Надым-Кадымское междуречье) получены данные по характеру нарушений и темпов восстановления в семи типах наиболее распространенных тундровых сообществ (Москаленко, Шур, 1980). Установлено, что разные природные комплексы отличаются по темпам восстановления: быстро восстанавливающиеся, медленно и невосстанавливающиеся. Первая группа — болотная растительность, где на пятый год проективное покрытие возрастает до 80—100 % (видовой состав близок к исходному). Вторая группа — дренированные залесенные участки на песках, на пятый год после строительства сформировались фрагменты политрихово-вейниковых группировок (проективное покрытие до 70 %). Формирование исходного сообщества займет 40—50 лет. На зимниках, где растительный покров был удален, на пятый год отмечено формирование кустарничково-пушицево-политриховых группировок с покрытием в 40—60 %. Восстановление исходных сообществ не ясно.

Изучение нарушения растительности под воздействием гусеничного транспорта в бассейне р. Анадыря показало (Коробков, 1985), что меньше страдают разреженные группировки поймы. Осоково-кустарниковые моховые тундры сменяются злаковыми и осоково-пушицевыми группировками. Приводятся виды — ценозообразователи нарушенных местообитаний, среди которых существенную роль играют представители аборигенной флоры. При изучении процесса зарастания придорожных полос вдоль автодорог с твердым покрытием и без него в окрестностях Якутска выявлены основные стадии формирующейся растительности и даны рекомендации для рекультивации нарушенных земель за счет аборигенных видов. На Аляске и в Канаде проведена серия многолетних испытаний по влиянию на тундру бездорожного транспорта. Влияние гусеничного транспорта на различные сообщества тундры в районе Аляски было от незначительного до очень сильного в зависимости от типа почв, микрорельефа, ботанического состава, покрытия и числа проходов транспорта, особенно четко на склонах. Наименьший вред следы наносят на почвах с большим содержанием гравия. Повторные проходы трактора уничтожают растительность, особенно мох, на почвах с большим количеством неразложившихся органических растительных остатков. Быстро гибнут кустарники, относительно устойчивы осоки. Растительный покров на следах при восстановлении представлен в первый период преимущественно злаками и осоками. Определены весьма медленные темпы восстановления растительности с небольшим обеднением видового состава. В следе гусеницы увеличивается глубина протаивания, повышаются летние температуры почв и активность микробиологических процессов (Brown, West, 1970); создаются более благоприятные условия влажности и высокая концентрация органиче-

ского питания (Challinor, 1970). Установлено, что сгребание органического слоя вызывает значительное протаивание мерзлоты, увеличение глубины активного слоя, проседание почвы.

В 1969 г. местные и федеральные власти на Аляске (цит. по Г. А. Агранат, Е. И. Андреевой, 1973) запретили использование гусеничного транспорта в тундре в летний период. Для решения этой проблемы проводятся исследования по трем основным направлениям: создание для тундры специальных транспортных средств с низким удельным давлением на грунт; их изоляция с помощью матов из синтетических материалов; разработка методов рекультивации нарушенных земель.

Необходимость создания специализированного транспорта с малым удельным давлением на грунт совершенно необходима и для Севера СССР, поскольку другие природоохранные меры (запрет движения транспорта в летнее время, создание карт с указанием наиболее уязвимых для антропогенных воздействий растительных сообществ, рекультивация и т. д.) далеко не достаточны при возрастающей интенсивности освоения природных богатств северных регионов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агранат Г. А., Андреева Е. И. Изучение, охрана и использование природной среды на зарубежном Севере // Проблемы Севера. Сыктывкар, 1973. Вып. 18. С. 196—212.

Андреев В. Н. Некоторые данные о делихенизации тундры // Растительность и почвы Субарктической тундры. Новосибирск, 1980. С. 201—205.

Андреев В. Н. Охрана тундровых и лесотундровых фитоценозов в СССР // Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар, 1984. Т. 1. С. 28—36.

Виталь А. Д. Корневые системы растений-задернителей и их значение для восстановления растительного покрова, нарушенного при хозяйственном освоении территорий // Охрана окружающей среды при освоении области многолетнемерзлых пород. М., 1980. С. 128—133.

Груздев Б. И. Естественное восстановление растительности на нарушенных территориях в Большеземельской тундре // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1986. С. 80—81.

Груздев Б. И., Умняхин А. С. Влияние вездеходного транспорта на растительность Большеземельской тундры // Устойчивость растительности к антропогенным факторам и биорекультивация в условиях Севера. Сыктывкар, 1984. Т. 2. С. 19—22.

Дорогостайская Е. В. Сорные растения Крайнего Севера. Л.: Наука, 1972.

Дорогостайская Е. В. К познанию антропофильной флоры Чукотки // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 2. С. 10—14.

Дружинина О. А. Специфика антропогенных смен растительности сообществ тундровой зоны (на примере Воркутинских тундр) // География и рациональное использование. М., 1979. С. 41—42.

Дружинина О. А. Некоторые особенности антропофильной флоры производных сообществ района Воркутинского промышленного комплекса // Влияние антропогенных факторов на природу тундр. М., 1981. С. 28—40.

Дружинина О. А. Анализ антропогенных изменений флоры и растительности Крайнего Севера для целей рекультивации // Устойчивость растительности к антропогенным факторам и биорекультивации в условиях Севера. Сыктывкар, 1984. Т. 2. С. 71—75.

Дружинина А. О. Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 205—231.

Кищинский А. А., Рябова Л. М. Охрана природы Севера — международная проблема // Проблемы Севера. М., 1973. Вып. 18. С. 19—31.

Коробков А. А. Видовой состав растений на сильно нарушенных участках в бассейне Анадыря // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 231—244.

Мартыненко В. А., Груздев Б. И. Флора Тимано-Печорского региона и ее изменение при антропогенных воздействиях // Проблемы ботаники на Европейском Северо-Востоке РСФСР. Сыктывкар, 1981. С. 3—14.

Москаленко Н. Г., Шур Ю. Л. Типичные нарушения природных комплексов севера Западной Сибири по влияниям линейного строительства и прогноз их динамики // Охрана окружающей среды при освоении области многолетнемерзлых пород. М., 1980. С. 71—77.

Павлов А. В., Сергеев Б. П., Скрябин П. Н. Изменение теплообмена грунтов с атмосферой в зоне тундры при техногенных воздействиях // Техногенные ландшафты Севера и их рекультивация. Новосибирск, 1979. С. 12—22.

Петров Д. Ф., Сухарева Н. Б., Бурмакина Н. В., Творогов В. А. Перспективы селекции растений апомиктов для восстановления нарушенных северных фитоценозов // Устойчивость растительности к антропогенным факторам и биорекультивация в условиях Севера. Сыктывкар, 1984. Т. 2. С. 99—103.

Сергеев Е. М., Трофимов В. Г., Баулин В. В. Геологические аспекты рационального использования и охрана окружающей среды севера Западной Сибири в связи с освоением нефтяных и газовых месторождений // Проблемы рационального природопользования и контроля качества природной среды севера Сибири. Якутск, 1979. С. 95—103.

Тихомиров Б. А. Основные этапы развития растительности Севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. № 1. С. 14—19.

Тихомиров Б. А., Дорогостайская Е. В. Проникновение новых растений во флору Арктики в связи с развитием сельского хозяйства // Изв. АН СССР. 1957. С. 601—610.

Brown J., West G. C. Tundra biom reseach in Allaska: the structure and function of cold-dominanted ecosystem U.S. I.B.R. Tundra biom heport. 1970. P. 66—71.

Challinor J. L. Vehicle perturbation effects upon a tundra soilplant system Unpublished T.S. Thesis Berceley. 1970. P. 240.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

М. А. МАГОМЕДОВА

ЛИШАЙНИКИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВОДОРАЗДЕЛЬНОГО ХРЕБТА НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

В 1983—1985 гг. на севере Свердловской области провели обследование зимних пастбищ оленей в целях выявления запасов лишайников, определения оленеемкости пастбищ, разработки рекомендаций по использованию и охране лишайникового покрова при выпасе оленей (Магомедова и др. 1985, 1986; Корытин и др., 1989). Получили материал, позволяющий дать оценку характера и закономерностей распределения лишайников в растительном покрове горных лесов, подгольцового и горнотундрового высотных поясов. Автор признателен коллегам Н. С. Корытину, А. Ю. Ендукину, М. Г. Нифонтовой, при участии которых собирался и обрабатывался материал.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА РАБОТ

Обследовали территорию от долины р. Лозьва на востоке до гребня Центрального водораздельного хребта на западе и от границы Свердловской области на севере до Центральной части хребта Молебный Камень на юге.

Горная полоса в пределах Северного Урала приурочена к участку Центрально-Уральского антиклинория. Представлена тремя плосковерхими хребтами меридионального направления: Центральный водораздельный (Поясовый Камень), средняя высота 700—750 м, наиболее высокие вершины превышают 1000 м (Отортен — 1160, Холат-Сяхл — 1096, Гумпкапай — 1145,6, Ойка-Чахль — 1322,4 м). Вершины хребтов выровнены, выветривание вызывает формирование каменных морей, осыпей, курумов.

В зоне Центрально-Уральского антиклинория на поверхность выведены отложения верхнего протерозоя: в осевой части кварциты, сланцы, к востоку — порфиритоиды, амфиболиты, зеленые сланцы, затем конгломераты, песчаники, кварцито-песчаники (Борисевич, 1968).

Для высокогорий Урала характерен суровый климат с продолжительной морозной зимой, коротким прохладным летом, сильными ветрами, довольно обильными атмосферными осадками, высокой влажностью воздуха и резкими колебаниями температуры в период вегетации (Кувшинова, 1968). Различия в высоте над уровнем моря, массивности гор, крутизне и ориентации склонов, условиях накопления и таяния снега вызывают в высокогорьях Урала пеструю картину режима тепла и влаги.

В высокогорной области преобладают западные, реже северо- и юго-западные ветры. Скорость их заметно возрастает при подъеме и особенно выше границы леса. Количество атмосферных осадков в горах довольно велико, наибольшее приходится на летние месяцы. Преобладают моросящие дожди. Очень наглядны различия климата гор, расположенных на западном и восточном склонах хребта. Горы западного склона и водораздельной линии получают значительно больше осадков, чем находящиеся на восточном склоне.

Облачность в высокогорьях относительно велика. Летом часты утренние туманы. Относительная влажность воздуха днем в летнее время колеблется от 50 до 70 %, а по утрам и в пасмурные дни приближается к точке насыщения. В августе осадки часто выпадают в виде снега. При сравнительной оценке климата отдельных высокогорных поясов необходимо учитывать снижение температуры при увеличении абсолютной высоты местности. По Долгушину (1951), градиент падения среднегодовой температуры составляет 0,5 °С на 100 м высоты, а с июня по сентябрь — 0,7 °С. Продолжительность вегетационного периода (со среднесуточными температурами воздуха выше +5) в горно-тундровом и подгольцовом поясах в значительной степени зависит от ориентации склонов, мощности снежного покрова. Устойчивый снежный покров ложится в высокогорьях Урала в октябре. Наибольшей толщины достигает в феврале — марте. По наблюдениям Л. Д. Долгушина (1940) и П. Л. Горчаковского (1975), в северной части Пермской и Свердловской областей при подъеме на каждые 100 м мощность снежного покрова увеличивается на 17—18 см и толщина нарастает с подъемом горы за счет более обильных снегопадов и более интенсивного образования изморози. В безлесной части гор постоянно дующие ветры вызывают перевевание снега с места на место. В высокогорьях можно наблюдать целую гамму переходов от самых начальных стадий почвообразования до хорошо сформировавшихся бурых лесных почв (Фирсова, 1968). Под лишайниковыми тундрами формируются примитивные аккумулятивные почвы, кое-где фрагменты горно-тундровых почв.

Район исследования находится в бореально-лесной (таежной) зоне в подзоне северной тайги. Для растительности характерна четко выраженная высотная поясность, на восточном склоне прослеживаются следующие высотные пояса: горно-лесной,

подгольцовый, горно-тундровый (Горчаковский, 1957, 1975). В горно-лесном поясе преобладают кедровые леса. Встречаются елово-пихтово-кедровые и березняки. Леса переувлажненные, с мощным моховым покровом и арктическими кустарничками в напочвенном покрове. Горно-лесной пояс поднимается до 700 м.

Леса подгольцового пояса имеют характер криволесий и мелколесий. В их напочвенном покрове велика роль мхов. Характерный элемент растительности — луга. Многочисленны участки россыпей, встречаются фрагменты тундр. Этот пояс достигает 750—800 м над уровнем моря.

Основной элемент растительного покрова высокогорий Урала — горные тундры. Нижняя граница горно-тундрового пояса располагается на высоте 700—800 м. Основной ландшафтообразующий процесс в высокогорьях Урала — морозное выветривание. С этими процессами тесно связано формирование растительного покрова. П. Л. Горчаковский (1975) выделяет шесть основных этапов сукцессионных смен, представленных в указанном районе различными типами тундр.

Первичные лабильные сообщества на крупноглыбовых россыпях. Скальная растительность — один из начальных этапов сукцессий, приводящих к формированию горных тундр. Активное участие в освоении поверхности каменных глыб принимают лишайники (корковые и листоватые). В расщелинах между глыбами на скоплениях мелкозема появляются кустистые лишайники, мхи, некоторые высшие растения.

Каменистые тундры. В связи с особенностями субстрата существует два типа каменистых тундр — на щебне и каменных глыбах с мелкоземом. Щебнистые тундры формируются на гребнях перевалов. В этих тундрах не менее 50 % субстрата оголено. В местах скопления мелкозема развиты первичные группировки некоторых сосудистых растений и мхов. На закрепившихся россыпях на скоплениях мелкозема формируется и разрастается мохово-лишайниковая дернина, захватывая глыбы, покрытые корковыми и листоватыми лишайниками. Соотношение участков тундры и россыпей примерно равное.

Лишайниковые тундры — следующий этап формирования растительности. Покрытие лишайников достигает 60—80 %. Примесь мхов и сосудистых растений невелика. Приурочены к местам с неравномерным и недостаточным увлажнением.

Кустарничково-моховые тундры разных типов занимают в высокогорьях Северного Урала наибольшую площадь. Растительный покров сложен голубикой, брусникой, вороникой, дриадой в сочетании с зелеными мхами и лишайниками. Покрытие высших растений и мхов 40—50 %, лишайников 40 %. Кустарничковые тундры разнообразны по составу и сочетанию компонентов.

Кустарниково-моховые тундры в районе исследования рас-

положены в нижней части горных тундр. Кустарники представлены карликовой березкой и ивами. Лишайники встречаются местами, но с большим запасом фитомассы, крупных размеров. Тундровые участки перемежаются россыпями. Соотношение площади тундр и россыпей зависит от крутизны склонов, горной породы и ряда других причин.

Травяно-моховые тундры формируются на плоских поверхностях террас, древних поверхностях выравнивания (в частности, на привершинных плато), в седловинах — в местах скопления мелкозема, значительно увлажненных. Растительный покров прерывается многочисленными выходами горных пород, глинисто-щебнистыми пятнами. Лишайники обильны по краям тундровых площадок при переходе к россыпям, на возвышенностях микрорельефа.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

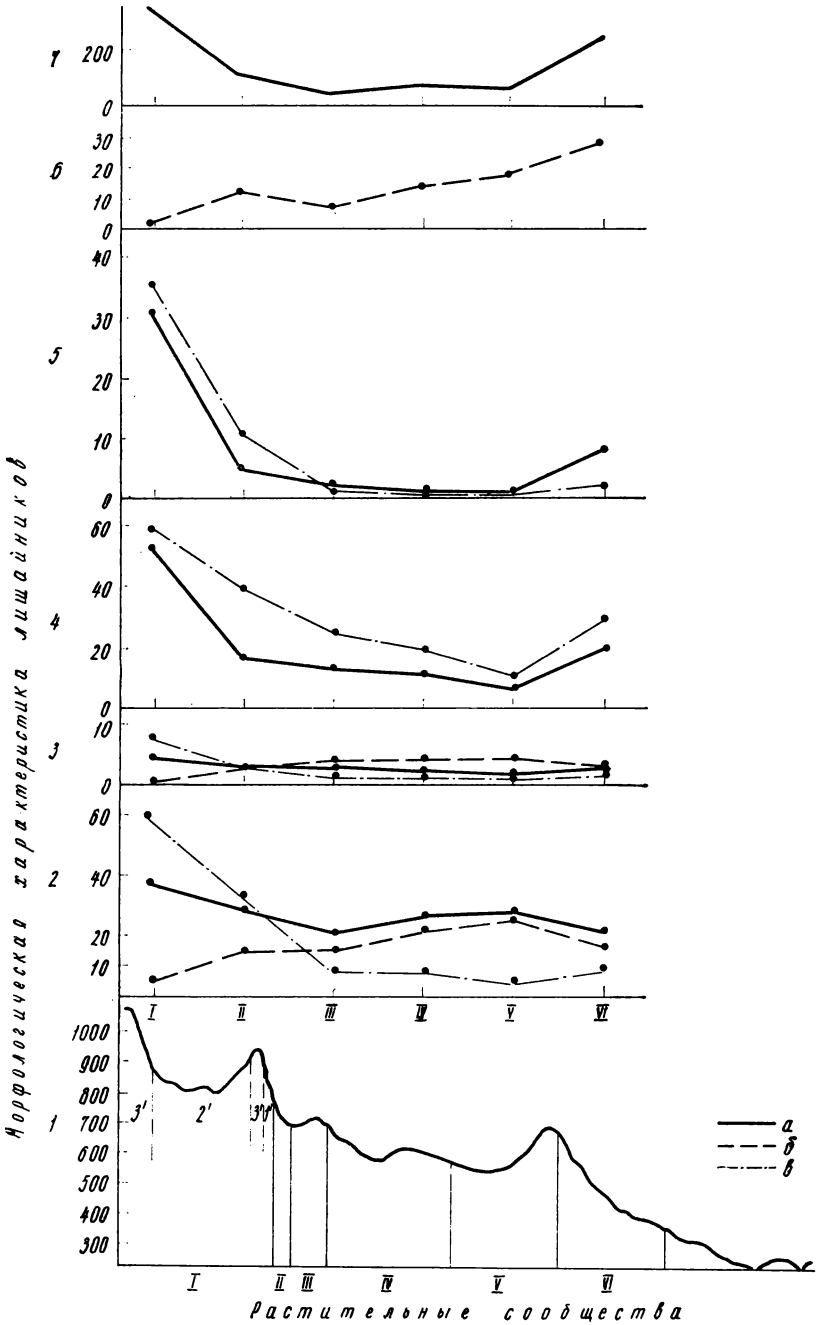
Обследование территории проведено на трех широтных и одном долготном профилях. На экологических профилях отмечали высоту над уровнем моря, характеризовали элементы рельефа, определяли крутизну склонов, фиксировали наличие, площадь и характер россыпей, останцов. Проводили подробное геоботаническое описание, выделяли растительные ассоциации, оценивали занимаемую ими площадь.

При описании лишайниковых синузий использовали квадратсетку (25×25 см). Отмечали местоположение, характер местообитания. Выявляли видовой состав лишайников. Для каждого вида в поле определяли встречаемость, покрытие, жизненность, конкурентоспособность, размеры. Особое внимание было уделено оценке покрытия — наиболее точного показателя пространственной структуры и отношений лишайников в сообществе. Дополнительно исследовали плотность лишайниковой дернины, наличие и характер повреждений слоевищ и подециев. На площадках (25×25 см) брали образцы для определения фитомассы и прироста методом, аналогичным методу укосов высших растений. Выполнено описаний 135 общих геоботанических и 669 лишайниковых синузий. Фитомасса определена на 80 учетных площадках.

Полевое и камеральное определение лишайников позволило выявить 140 видов. Видовая принадлежность некоторых образцов, особенно эпилитных лишайников, пока не определена.

Лишайники в горно-таежном поясе

В горной части описываемой территории северная тайга представлена еловыми, пихтовыми, кедровыми, сосновыми лесами, преимущественно из групп ассоциаций кустарничково-зеленомошных и каменистых (Горчаковский, 1957). В отличие от


Морфологическая характеристика лишайников
7
200
0
6
30
20
10
0
5
40
30
20
10
0
4
60
40
20
0
3
10
0
2
60
40
20
10
I
II
III
IV
V
VI
1
1000
900
800
700
600
500
400
300
3'
2'
1'
а
б
в
Растительные сообщества

Изменения в лишайниковом покрове на восточном склоне Центрального водораздельного хребта вдоль высотного профиля.

Синузии: *а* — эпигейные, *б* — эпифитные, *в* — эпилитные; *I* — горные тундры (*I'*, *2'* — кустарниковые, *3'* — лишайниковые и каменистые), *II* — подгольцовые редколесья, *III* — горные березовые леса, *IV* — горные кедровые леса, *V* — горные еловые, березово-еловые леса, *VI* — горные сосновые леса.

1 — высота, м над ур. моря; *2* — общее кол-во видов; *3* — видовая насыщенность, кол-во видов / учетн. площ.; *4* — внутрисинузиальное покрытие, %; *5* — доля в растительном покрове, %; *6* — запас фитомассы, г/дерево; *7* — запас фитомассы, г/м².

равнинной тайги дренаж здесь лучше, поэтому не выражены крайние звенья эколого-фитоценотического ряда заболачивания группы ассоциаций долгомошных и сфагновых ельников и кедровников.

Сосняки кустарничково-зеленомошные горные на маломощных почвах, подстилаемых щебнем, в напочвенном покрове имеют *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis idaea* L., немногочисленные травянистые растения, мощный слой зеленых мхов, прерываемый изредка на повышениях микрорельефа лишайниковым покровом из *Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris*. На пятнах минерального субстрата с выходами горных пород к ним добавляются *Cladonia uncialis, Stereocaulon paschale, S. tomentosum,* некоторые шиловидные и кубковидные *Cladonia*. Участие лишайников в напочвенном покрове сосняков колеблется от 0 до 47 %, в среднем составляя 8,3 % (см. рисунок). В сухих сосняках лишайники образуют покровы со значительным внутрисинузиальным покрытием, довольно большим запасом фитомассы, но таких участков на склонах Центрального водораздельного хребта мало. Наиболее часто встречаются среди мхов слоевища *Peltigera aphthosa, Nephroma arcticum*. Всего в описаниях отмечен 21 вид эпигейных лишайников (табл. 1) *.

Эпифиты представлены семнадцатью видами (табл. 2). Особенно их много на сосне, березе, лиственнице (табл. 3). Запас фитомассы эпифитов в сосновых лесах оказался максимальным (см. рисунок).

В еловых, пихтово-еловых, березово-еловых лесах в напочвенном покрове лишайников крайне мало — пятнами среди зеленых мхов встречаются *Peltigera aphthosa, Nephroma arcticum*. У основания стволов, пней, на гниющей древесине можно обнаружить *Cladonia botrites, C. carneola, C. digitata, C. cenotea, C. chlorophaea, C. coniocraea, C. deformis, C. fimbriata* и ряд других. Местами на сгнивших стволах, еще на затянутых мхами, разрастаются *Cladina rangiferina, C. arbuscula,* реже *C. stellaris*. В целом напочвенные лишайники занимают менее 1% поверх-

---

* В статье не ставится задача исчерпывающей характеристики лихенофлоры.

Таблица 1

Встречаемость лишайников в напочвенном покрове Центрального водораздельного хребта

Вид	Класс встречаемости					
	В сосновых лесах	В еловых лесах	В кедровых лесах	В березовых лесах	В подгольцовых редколесьях	В горных тундрах
Asahinea chrysantha (Tuck.) C. Culb. et W. Culb	—	—	—	—	—	2
Alectoria ochroleuca (Ehrh.) Nyl.	—	—	—	—	—	4
A. nigricans (Ach.) Nyl.	—	—	—	—	—	2
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	2	—	—	—	1	4
C. delisei (Bory) Th. Fr.	—	—	—	—	—	3
C. ericetorum Opiz	—	—	—	—	—	1
C. islandica (L.) Ach.	3	3	3	3	3	2
C. laevigata Rassad.	3	—	—	—	2	3
C. nivalis (L.) Ach.	—	—	—	—	—	3
C. tilesii Ach.	—	—	—	—	—	1
Cladina arbuscula (Wahlenb.) Rabenh.	4	3	3	3	3	4
C. mitis (Sandst.) Hale et W. Culb.	2	2	2	2	2	2
C. rangiferina (L.) Harm.	4	3	2	2	3	4
C. stellaris (Opiz) Brodo.	3	2	2	2	2	3
Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.	—	—	—	—	—	2
C. bacillaris (Ach.) Nil.	1	—	—	—	—	—
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.	—	—	—	1	—	—
C. botrytes (Hagen) Willd.*	2	1	1	—	—	—
C. carneola (Fr.) Fr.	—	2	—	—	2	—
C. cenotea (Ach.) Schaer.*	2	2	2	—	—	1
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.*	—	2	2	2	—	1
C. coccifera (L.) Willd	—	—	—	2	2	1
C. coniocrea (Flk.) Spreng.*	—	2	2	—	—	—
C. cornuta (L.) Hoffm *	2	1	1	1	1	—
C. crispata (Ach.) Flot.*	3	2	3	2	2	1
C. deformis (L.) Hoffm.*	2	2	3	2	2	—
C. digitata (L.) Hoffm.*	—	2	2	—	—	—
C. ecmocyna (Ash.) Nyl.*	—	2	1	—	—	—
C. macroceras (Flk.) Ahti	—	—	2	—	3	3

Окончание табл. 1

Вид	Класс встречаемости					
	В сосновых лесах	В еловых лесах	В кедровых лесах	В березовых лесах	В подгольцовых редколесьях	В горных тундрах
C. fimbriata (L.) Fr.	2	2	2	3	3	—
C. furcata (Huds.) Schrad.	2	1	1	1	1	1
C. gracilis (L.) Willd.	2	1	1	1	1	1
C. phyllophora Hoffm.*	—	2	—	—	—	—
C. pityrea (Flk.) Fr.*	—	3	3	—	—	1
C. pleurota (Flk.) Schaer.*	—	2	1	—	—	1
C. pyxidata (L.) Hoffm.	3	—	—	—	2	—
C. squamosa (Scop.) Hoffm.*	—	—	1	—	—	—
C. uncialis (L.) Web.	2	—	—	—	—	3
C. verticillata (Hoffm.) Schaer.	2	1	1	2	2	1
Cornicularia divergens Ach.	—	—	—	—	—	3
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	—	—	—	—	—	3
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.	—	—	—	—	1	1
Nephroma arcticum (L.) Torss.	3	4	4	3	2	—
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold.	—	—	—	—	—	1
O. tartarea (L.) Massal.	—	—	—	—	—	1
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	4	4	4	3	3	—
P. canina (L.) Willd.	2	2	2	1	1	—
P. erumpens (Th. Tayl.) Vain.	1	1	1	—	—	—
P. malacea (Ach.) Funck.	—	1	1	—	—	—
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	—	1	1	—	—	—
P. rufenscens (Weis.) Humb.	1	—	—	—	—	—
P. venosa (L.) Baumg.	—	1	—	—	—	—
Solorina crocea Ach.	—	—	—	—	—	2
Sphaerophorus globosus Vain.	—	—	—	—	—	3
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.	3	1	2	1	2	3
S. tomentosum Fr.	1	—	1	1	2	2
S. subcoralloides Nyl.	1	—	1	1	1	1
Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach. ex. Schaer.*	—	—	—	—	—	3

Примечание. 1 — <5 %, 2 — 5—25 %, 3 — 25—50 %, 4 —>50 % описаний.
* Встречаются пятнами.

Таблица 2

Местообитания эпифитных лишайников Центрального водораздельного хребта

Виды	Сосновые леса	Еловые леса	Кедровые леса	Березовые леса	Подгольцовые редколесья	Горные тундры
Bryoria fuscescens (Gyeln.) B. H.	—	е	е	е, б	—	—
B. furcellata (Fr.) B. H.	с, к, е, п	с, к, е, п	с, е, к, п	—	е, с, к, п	—
B. implexa (Hoffm.) B. H.	с, л, б	е, п, б	е, п	е, п	—	—
B. simplicior (Vain.) B. H.	—	е	е	—	—	—
Caloplaca pyracea (Ach.) Th. Fr.	—	п	п	—	—	—
Cetraria chlorophylla (Willd.) Vain.	—	—	с, л	е, л	к, е, п, л	—
C. juniperina (L.) Ach.	—	—	—	—	—	м
C. pinastri (Scop.) S. Gray	с, б, л, е, к	е, п, к, б	к, е, п, с, б	б, е, л, е, п, к	б, с, е, к, я	б, м
C. sepincola (Ehrh.) Ach.	—	—	—	—	б	б, м
Evernia furfuracea (L.) Mann.	—	к, п	к, п	—	б, к, п, я	—
E. prunactri (L.) Ach.	с, б	—	—	с, б	—	—
E. thamnodes L.	с, л, б	—	—	б, е, п	б, л, л	—
Hypogymnia austerodes (Hyl.) Räs.	с	—	—	—	—	—
H. bitteri (Linge) Ahti	с	—	—	—	—	—
H. physodes (L.) Nyl.	с, л, б	е, п к, с	к, с, е, п	б, л, е, п	б, е, к, п, л	б, и
H. tubulosa (Schaer.) Hav.	с	—	—	—	—	—
Lecanora pinasfri (Schaer.) H. Magn.	—	—	—	е	—	—
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.	—	е, п	е, п	—	—	—
Mycoblastus sanguinarius (L.) Norm.	с, б, л	в	—	—	в	—
Parmelia aspera Massal.	—	б	б	—	—	—
P. cetrarioides Del.	б, в	в	в			
P. olivacea (L.) Ach.	б, в	в	б	—	б, в	—
P. sulcata Tayl.	с, б	б	—	б, в	б, в	б
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.	с, л, б	е, п	е, с, п	е, с	е, п	—
P. hyperopta (Ach.) Arnold	с, л	п	к, е	б	б, е, к	—
Pertusaria globulifera (Turn.) Massal.	—	в	в, п	—	—	—
P. amara (Ach.) Nyl.	—	в, б	—	—	—	—
Platismatia glauca (L.) W.	с, б, в	е, п	е, п, в	б, в	б, е, с, м, в	—
Usnea comosa (Ach.) Röhl	е, б, п	с, е п, б	с, е, п, б	с. е, п, б	с, е, п, б	—

Виды	Сосновые леса	Еловые леса	Кедровые леса	Березовые леса	Подгольцовые редколесья	Горные тундры
U. glabrescens (Nyl.) Vain.	—	е, п	е, к	—	—	—
U. dasypoga (Ach.) Röhl	—	е, п	—	—	—	—
U. hirta (L.) Wigg .	с, б, е, л	б, е, п	—	—	—	—
U. longissima Ach. . .	—	е, к, п	к, е	—	—	—

Примечание. с — сосна (*Pinus sylvestris* L.), к — кедр (*Pinus sibirica* Mayn.), п — пихта (*Abies sibirica* Ledb.), е — ель (*Picea obovata* Ledb.), б — береза (*Betula* spp.) л — лиственница (*Larix sukaczowii* Dylis), м — можжевельник (*Juniperus sibirica* Burgsd.) в — валежник, и — ивы (*Salix* spp.)

ности почвы в обследованных ельниках, практически не образуя сомкнутых покровов (покрытие *9*, *8* см. рисунок).

Эпифитная лихенофлора на *Picea obovata* Ledb., *Abies sibirica* Ledb., *Betula pubescens* Ehrh. довольно богата. Кроме широко распространенных во всех типах леса и на всех древесных породах *Hypogymnia physodes, Parmeliopsis ambigua, P. hyperopta, Cetraria pinastri, Bryoria implexa, Usnea comosa, Platismatia glauca*, следует назвать *Brioria fuscescens, B. simplic or, Lobaria pulmonaria, Usnea glabrescens, U. dasypoga, Hypogymnia metaphysodes, Parmelia aspera,* наиболее часто отмечавшиеся в ельниках.

Кедровники кустарничково-зеленомошные — наиболее распространенный тип горных лесов. Лишайники (*Peltigera aphthosa, Nephroma arcticum, Cladina arbuscula, C. rangiferina, Cetraria islandica*) встречаются пятнами среди мощного покрова мхов. На гниющей древесине, у основания пней поселяются многие лишайники рода *Cladonia* (см. табл. 1). Сомкнутых покровов лишайники в горных кедровниках не образуют (покрытие 11,5 %), занимая около 1 % площади этих лесов. Эпифитов в кедровниках довольно много как по числу видов, так и по образуемой ими фитомассе (см. табл. 2, 3). По флористическому составу эпифитных лишайников эти леса сходны с ельниками.

Березовые, елово-березовые леса занимают вершинки возвышенностей (650—700 м над ур. м). В напочвенном покрове доминирует разнотравье (*Vaccinium myrtillus, Deschampsia flexuosa, Geranium albiflorum, Calamagrostis langsdorfii, Veratrum lobelianum*). Лишайники встречаются на мертвой древесине, обнажениях минерального грунта или выходах коренных пород. В этих лесах минимально количество видов эпигейных лишайников, мало эпифитов по числу видов и по фитомассе (см. табл. 1—3, рисунок).

Таблица 3

Количество эпифитных лишайников на коре деревьев

Субстрат	Количество видов					
	В сосновых лесах	В еловых лесах	В кедровых лесах	В березовых лесах	В подгольцовых редколесьях	В горных тундрах
Сосна	14	3	6	4	4	—
Ель	4	16	13	9	9	—
Кедр	2	5	7	1	6	—
Пихта	2	15	11	5	6	—
Лиственница	8	—	1	3	5	—
Можжевельник	—	—	—	—	1	3
Береза	12	7	4	9	10	4
Ивы	—	—	—	—	—	1
Мертвая древесина	3	5	3	2	4	—

Лишайники на немногочисленных выходах горных пород в горно-лесном поясе представлены небольшим числом видов — *Umbilicaria pennsylvanica, U. cylindrica, U. proboscidea, Parmelia centrifuga, P. stygia, P. saxatilis, Cetraria hepatizon,* тремя оставшимися неопределенными видами *Lecideaceae, Rhizocarpon geographicum.* С высотой над уровнем моря в группировках возрастает роль *Umbilicaria, Parmelia centrifuga, Cetraria hepatizon, Stereocaulon paschale, S. tomentosum.* В расщелинах, по краям каменных глыб разрастаются *Cladina rangiferina, C. stellaris, Cladonia digitata, C. macroceras, C. pyxidata, C. coccifera.*

Лишайники в подгольцовом поясе

На Северном Урале в подгольцовом поясе более высоких и массивных гор основными доминантами являются *Betula tortuosa, Larix sukaczewii,* на не столь высоких горах они местами уступают господство другим видам — *Pinus sibirica, Abies sibirica, Picea obovata* (Горчаковский, 1975). В суровых условиях подгольцового пояса сомкнутые древостои не формируются, характерно неравномерное куртинное распределение деревьев. В напочвенном покрове подгольцового пояса чередуются фрагменты мезофильных лугов, кустарниковых тундр с *Betula nana,* крупнотравья.

Березовое криволесье с покровом из *Vaccinium myrtillus.* Моховой покров одевает 20—40 % поверхности. Доминируют мхи *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens.* Лишайники занимают около 50 %. В напочвенном покрове зарегистрированы *Cladina arbuscula, C. rangiferina, Cetraria islandica.* С деревьев собраны *Hypogymnia physodes, Parmelia olivacea, Cetraria pinastri, Evernia furperacea.*

Березовое криволесье с покровом из *Vaccinium uliginosum.* Мхи доминируют те же. Лишайников до 10 %. Обнаружены *Cladina rangiferina, C. arbuscula, C. stellaris, Cetraria islandica, C. cucullata, Cladonia carneola, C. macroceras, Stereocaulon tomentosum, Icmadophyla ericetorum.* На деревьях, кроме отмеченных в предыдущем типе, обнаружены *Parmeliopsis hyperopta, Parmelia sulcata, Cetraria sepinkola.*

Березовое криволесье крупнотравное. Мохово-лишайниковый покров развит слабо: проективное покрытие 20 %, лишайников меньше 5 %. На почве встречены *Peltigera aphthosa, Cetraria islandica.* На деревьях в дополнение к указанным выше — *Evernia thamnodes, Platismatia glauca, Usnea comosa.*

Березово-елово-лиственничное высокотравное мелколесье. Мохово-лишайниковый покров развит слабо (покрытие 10—15 %). Лишайников меньше 5 %. Они встречаются под деревьями, на валежнике. Чаще всего — *Peltigera aphthosa* и *Cetraria islandica.* Из эпифитов добавляется *Cetraria chlorophylla.*

Пихтовое мелколесье с покровом из *Vaccinium myrtillus.* Встречается очень небольшими участками. Моховой покров развит сильно (покрытие до 80 %). Лишайников мало, главным образом *Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris, Cladonia pyxydata, C. verticillata,* встречены эпифиты *Hypogymnia physodes, Parmeliopsis ambigua, Usnea comosa, Evernia furfuracea, Cetraria chlorophylla, C. pinastri, Alectoria nidulifera* и др.

Лиственничное редколесье с покровом из *Vaccinium myrtillus.* Покрытие мохово-лишайникового яруса 30—50 %, однако лишайники образуют лишь незначительную примесь. Обнаружены *Cladina rangiferina, Cladonia amaurocraea, C. coccifera, C. deformis, Cetraria islandica, Stereocaulon paschale;* эпифиты *Hypogymnia physodes, Cetraria chlorophylla, C. pinastri, Evernia furfuracea.*

Лиственничное редколесье с покровом из *Vaccinium uliginosum.* Мхи и лишайники занимают 50—70 % поверхности. В качестве доминанта выступает *Pleurozium schreberi.* Лишайниковые синузии составляют 5 %. Обнаружены *Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. stellaris, Cladonia amaurocraea, C. carneola, C. elongata, Cetraria islandica.*

Кедровое редколесье с покровом из *Vaccinium uliginosum.* В напочвенном покрове зелеными мхами занято 60 %. Лишайники в качестве незначительной примеси. Отмечены *Peltigera aphthosa, Nephroma arcticum, Cladina arbuscula, C. stellaris, C. rangiferina, Cladonia cornuta, C. crispata;* эпифиты *Evernia furfuracea, Hypogymnia physodes, Parmeliopsis hyperopta, Cetraria chlorophylla, C. pinastri.*

Кедровое редколесье с лишайниковым покровом. Описано для Северного Урала П. Л. Горчаковским (1975), им же для гор Чистоп и Ялпинг-Нер (1957); М. М. Сторожевой (1964, для горы Хой-Эква и хребта Еловский Увал. По данным этих авто-

ров, напочвенный покров одевает 50—60 % поверхности и состоит преимущественно из лишайников *Stereocaulon alpinum*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *C. chrysantha*, *Nephroma arcticum*, *Cladonia amaurocraea*. На обследованной нами территории не отмечено.

В целом в подгольцовом поясе зарегистрировано 27 видов напочвенных и 15 эпифитных лишайников. Покрытие эпигейных лишайниковых синузий в среднем 17 %, а доля в растительном покрове — 2,5 % (см. рисунок). На выходах горных пород те же виды, что и в лесном поясе, но все имеют более развитые слоевища.

Добавляются стерильные слоевища корковых лишайников, *Lecanora polytropa*, *Haematomma ventosum*, *Pertusaria lactea*, *Aspicilia cinerea*, *Placynthium nigrum*, *Umbilicaria deusta*, *U. pustulata*, *U. hyperborea*, *Parmelia conspersa*, *P. incurva*, *P. omphalodes*, *C. nigricans*, *Alectoria ochroleuca*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*. Некоторые из них внедряются очень активно, другие отмечены единично.

Лишайники в горно-тундровом поясе

Мы описываем основные типы тундр, где лишайники представляют собой один из главных компонентов растительного покрова (см. табл. 1, 4, рисунок).

Кустарниковые тундры

Распространены в нижней части пояса горных тундр. Занимают около 10 % его территории. В тундрах этого типа зарегистрировано 22 вида лишайников. Видовая насыщенность — три вида на учетную площадку. Участие лишайниковых синузий в сложении растительного покрова составляет 15 %, внутрисинузиальное покрытие (густота, плотность) — 50 %.

Ерниково-мохово-лишайниковая тундра занимает увлажненные (со значительным слоем мелкозема) понижения рельефа; в нижней, переходной к подгольцовому поясу, полосе — на довольно крутых склонах. Задерненность почвы до 100 %. Покрытие высших растений 60 %. Доминируют *Betula nana* L., мхи. Встречаются *Vaccinium vitis idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum* Hagerup., *Festuca supina* Schur., *Carex hyperborea* Drejer., *Polygonum bistorta* L., *P. viviparum* L., *Pachypleurum alpinum* L. и ряд других. Среди лишайников преобладают *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*. Высота более 4 см.

Ерниково-мохово-лишайниковая тундра описана нами на склонах горы Холат-Сяхл и перевала Дятлова. На массиве Гумпкопай не выражена.

Таблица 4

Морфологическая характеристика лишайников в горных тундрах

Тип тундры	Высота над ур. м., м	Встречаемость, %	Доля лишайниковых синузий в растительном покрове, %	Кол-во видов лишайников		Внутрисинузиальное покрытие, %	Фитомасса, г/м²
				Всего	На учетную площадку (видовая насыщенность		
Кустарниковая . .	750—850	10	15	22	3	50	512
Кустарничковая .	820—1050	30	30	20	7	60	412
Лишайниковая . .	950—1050	8	60	18	7	75	430
Каменистая . . .	800—1100	10	20	7	3	30	75

Ерниково-голубично-лишайниковая тундра приурочена к повышениям микрорельефа, местам с усиленным дренажом. Каменистость в пределах тундровых участков 5—10 %. Доминируют *Betula nana* и *Vaccinium uliginosum*. Довольно много *Vaccinium myrtillus, Empetrum hermaphroditum, Carex hyperborea*. Участие лишайниковых синузий в растительном покрове составляет 5—10 %. Внутрисинузиальное покрытие 50 %. Среди лишайников преобладают *Cladina rangiferina, C. arbuscula*, много *Cetraria cucullata, Stereocaulon paschale*. Высота 4 см и более, средний возраст кладин 12 лет. Описанная тундра широко распространена на горе Гумпкопай.

Кустарничковые тундры

Самый широко распространенный тип в районе исследования. Занимают около 30 % территории. В тундрах этого типа зарегистрировано 20 видов лишайников. Видовая насыщенность — семь видов на учетную площадку. Участие лишайников в сложении растительного покрова составляет в среднем 30 %, внутрисинузиальное покрытие — 60 %. В зависимости от соотношения компонентов растительного покрова мы выделили ряд разновидностей тундр этого типа.

Мохово-голубично-лишайниковая тундра встречается на выровненных поверхностях террас, пологих склонах. Россыпи сочетаются с участками тундры в разных пропорциях в зависимости от крутизны. В пределах этих участков почва покрыта растительностью на 80—100 %, доля лишайников составляет 30—50 %. Среди высших растений преобладает голубика (*Vaccinium uliginosum*). Встречаются *Vaccinium vitisidaea, Empetrum hermaphroditum, Arctous alpina, Carex hyperborea, Festuca supina*. Моховый покров сложен политриховыми мхами.

Среди лишайников доминируют виды родов *Cladina* или *Cetraria*, в зависимости от высоты, микрорельефа, крутизны и др. В связи с этим можно выделить мохово-голубично-лишайниковую (кладиновую) и мохово-голубично-лишайниковую (цетрариевую) тундры. Высота лишайников около 4 см. Описана на склонах массива Гумпкопай, террасах горы Холат-Сяхл.

Воронично-лишайниковая тундра занимает склоны перевалов, крутые участки нагорных террас. Приурочена к обдуваемым участкам — либо бесснежным, либо с невысоким снеговым покровом. Размер участков тундры зависит от крутизны склона, степени стабилизации россыпи. Растительность на них занимает до 90 % площади, в том числе лишайниковые синузии — около 50 %. Среди высших растений кроме вороники (*Empetrum hermaphroditum*) встречаются *Vaccinium vitis idaea*, *Festuca supina, Dryas octopetala* L. и др. Мхи те же, что и в тундре, описанной выше.

Лишайниковый покров неравномерный, в целом доминируют лишайники рода *Cetraria*, но в ряде случаев в качестве доминанта выступают *Cladina* или *Alectoria ochroleuca*. Однако нередко эту роль играют лишайники рода *Cladonia*, *Cornicularia divergens* и др. Можно выделить воронично-лишайниковые тундры: кладиновую, кладониевую, цетрариевую, алекториевую, описанные нами многократно на ключевых участках.

Арктоусово-лишайниковая тундра встречается на склонах перевалов разной ориентации, между россыпями на склонах террас, фрагментарно среди других типов тундр, в сочетании с воронично-лишайниковой тундрой на хорошо обдуваемых, малоснежных участках. Доля лишайников в сложении растительного покрова — 50 %. Доминируют лишайники *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. laevigata*, а в микропонижениях *Cladina*.

Лишайниковые тундры

Приурочены к высотам 950—1100 м, занимают до 8 % территории. В тундрах этого типа нами зарегистрировано 18 видов лишайников. Видовая насыщенность — семь видов на учетную площадку. Лишайники занимают в среднем 60 % площади тундровых участков при внутрисинузиальном покрытии 75 % (см. рисунок). Собственно лишайниковые тундры сочетаются с кустарничковыми и каменистыми. В зависимости от условий формирования и современного положения выделяются три типа лишайниковых тундр.

Лишайниковая алекториевая тундра занимает небольшие участки на относительно стабилизированных россыпях, где поверхность россыпей затянута мохово-лишайниковым покровом. Покрытие лишайников 50—70 %. Доминирует *Alectoria ochroleuca*.

Лишайниковая цетрариевая тундра свойственна выпуклым

поверхностям террас и склонов, где не задерживаются влаги и снег, крутым участкам стабилизированных россыпей. Ценотические показатели те же, что и у предыдущей. Значительные территории на вершинах перевалов заняты тундрой с доминированием *Cetraria nivalis*.

Лишайниковая кладиновая тундра сформировалась на относительно стабилизированных участках россыпей в местах, где есть условия для аккумуляции мелкозема. Высота лишайников 4—6 см. В качестве доминанта выступают *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*, обильны *Cladonia amaurocraea*, лишайники рода *Cetraria*, *Cornicularia divergens* и др.

Каменистые тундры

Занимают 10 % обследованной территории, в их составе семь видов лишайников (см. табл. 3). В растительном покрове каменистых тундр они занимают 20 % при внутрисинузиальном покрытии 30 %. По составу, структуре мы выделяем несколько типов каменистых тундр.

Дриадово-лишайниковая каменистая тундра широко распространена по склонам и гребням перевалов. Снег с этих мест сдувается, каменистость почвы обеспечивает дренаж. В связи с этим тундра имеет ксероморфный характер. Каменистость поверхности 50 %, покрытие лишайников 20 %. Доминирует *Cetraria nivalis*. Значительная примесь *Stereocaulon paschale*. Помимо дриады кое-где встречаются арктоус, осоки, овсяница, луазелеурия. Растительный покров несомкнутый, очень легко повреждается, при повреждениях активизируются эрозионные процессы.

Луазелеуриево-лишайниковая каменистая тундра характерна для щебнистых участков по гребням перевалов, на выходах сланцев. Каменистость 30—50 %, лишайников 15—30 %. Доминируют *Cetraria nivalis*, *C. delisei*. Высота лишайников 1—1,5 см. Среди высших растений доминирует *Loiseleuria procumbens* Desv. Характерно наличие солифлюкционных процессов.

Лишайниковая каменистая тундра формируется на крупноглыбовых относительно стабилизированных россыпях за счет разрастания закрепившихся куртинок мхов и лишайников. Лишайники представлены значительным количеством видов. Наиболее типичны *Alectoria ochroleuca*, *Cladonia uncialis*, *C. amaurocraea*, *Cetraria laevigata*, *Stereocaulon alpinum*, *S. subcoralloides*. Внутрисинузиальное покрытие достигает 80—95%, однако площадь, занимаемая лишайниковыми куртинами, в пределах россыпи невелика. Лишайники крупные (5 см и более).

Травяно-мохово-лишайниковые тундры

Встречаются на привершинных плато. Каменистые россыпи покрывают 50—60 % поверхности плато. На тундровых участках

лишайники разрастаются очень плотными куртинами, в сочетании с *Carex* и *Festuca*. Много *Anemone biarmiensis* Juz., *Polygonum bistorta* L. Лишайники занимают 5—30 % площади, высота от 4 до 5—6 см. Видовой состав их довольно разнообразен. Доминируют в зависимости от условий кладины, кладонии, цетрарии или *Alectoria ochroleuca, Cornicularia diversens*.

Участки тундр прерываются россыпями и обнажениями горных пород. Эпилитные группировки лишайников характеризуются большим видовым разнообразием (определен 51 вид), от 0 до 100 % поверхности скал и обломков пород покрыто лишайниками. Эпилитные лишайники реагируют на условия среды. Степень покрытия связана характером породы, степенью выветрелости. Существуют различия в высотном распределении видов и их сочетаний. Лишайники на россыпях не формируют хозяйственного запаса фитомассы, но являются активной формой жизни на огромной по площади поверхности выветривающихся каменистых глыб.

Материалы, анализирующие закономерности распределения лишайников в тундрах, на россыпях и обнажениях горных пород требуют специального, более детального рассмотрения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В горных лесах, подгольцовых редколесьях и тундрах Центрального водораздельного хребта на севере Свердловской области встречается значительное количество (не менее 140) видов лишайников, на обнажениях ряда различных по свойствам горных пород, скоплениях мелкозема, почвах разного состава и степени сформированности, на гниющих растительных остатках, стволах и ветвях деревьев. Распределение лишайников в растительном покрове зависит от наличия соответствующего субстрата, комплекса микроклиматических условий, в ряде случаев — характера антропогенного воздействия (выпаса оленей, рубок, пожаров).

Синузии лишайников, за исключением эпилитных, имеют низкую видовую насыщенность. У многих из них в разных типах леса и подгольцовых редколесьях внутрисинузиальное покрытие небольшое, их роль в формировании растительного покрова очень мала. Радикальным образом меняется положение лишайников в горных тундрах, где они достигают положения доминантов. Сочетание значительной фитомассы на единицу площади и большой территории, занятой лишайниками, создает возможность хозяйственного использования горных тундр для выпаса оленей (Корытин и др., 1989):

Значительный интерес для лихенолога представляют обнажения и россыпи горных пород, где сконцентрировано наибольшее количество видов лишайников и последние по степени освоения поверхности субстрата являются безусловными лидерами. Об-

нажения и россыпи встречаются изредка в сосновых, кедровых, березовых лесах, занимают, в зависимости от характера склонов, довольно большую территорию в пределах подгольцовых редколесий и широко распространены в поясе горных тундр.

Обследованная территория удалена от промышленных центров, труднодоступна, не испытывает значительных антропогенных нагрузок. Здесь сохранились неповрежденные тундры, горные кедровники. В этом горном узле берут начало реки Лозьва, Сосьва, Печора, Вишера и их многочисленные притоки. Леса на склонах имеют огромное водоохранное значение. Однако все ближе к Центральному водораздельному хребту подходят вырубки. Необходим особый статус этой территории как эталона растительного мира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисевич Д. В. Рельеф и геологическое строение // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 19—81.

Горчаковский П. Л. Высокогорная растительность хребта Чистоп на Северном Урале // Землеведение. 1957. № 4. С. 118—141.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975.

Долгушин Л. Д. Некоторые наблюдения над снеговым покровом в северной части Среднего Урала зимой 1939 г. // Проблемы физич. геогр. 1940. Вып. 9. С. 101—505.

Долгушин Л. Д. Некоторые особенности рельефа, климата и современной денудации в Приполярном Урале. М.: Наука, 1951.

Корытин Н. С., Магомедова М. А., Киселев А. А. и др. Запасы кормов и возможности развития оленеводства на Северном Урале // Ускорение социально-экономического развития Урала. Свердловск, 1989. С. 61—62.

Кувшинова К. В. Климат // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 82—117.

Магомедова М. А., Корытин Н. С., Ендукин А. Ю. Лишайниковые тундры горы Халат-Сяхл // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий. Владивосток, 1985. С. 84—90.

Магомедова М. А., Корытин Н. С., Ендукин А. Ю., Нифонтова М. Г. Запас и структура фитомассы лишайников на оленьих пастбищах в высокогорьях Северного Урала // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования. Свердловск, 1986. С. 41—50.

Фирсова В. П. Особенности горного почвообразования на массивнокристаллических породах в таежной зоне Урала // Материалы отчетной сессии лаборатории лесоведения и лесного почвоведения за 1967 г. Свердловск, 1968. С. 18—20.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

А. В. СТЕПАНОВА

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КАЧИМА УРАЛЬСКОГО

По мере хозяйственного освоения Урала идет довольно интенсивно процесс сокращения ареалов естественной растительности и численности отдельных видов. Возникает большая опасность уничтожения редких, особенно эндемичных растений. В связи с этим необходимо глубокое и всестороннее изучение эколого-биологических особенностей эндемиков, в частности ценопопуляций растений в горных сообществах, находящихся в экстремальных условиях и имеющих множество приспособительных реакций к суровым условиям среды.

Gypsophila uralensis Less. относится к семейству Caryophullaceae, колену Diantheae, секции Eugypsophila, ряду Imbricariae. По классификации П. Л. Горчаковского (1969), этот вид относится к группе высокогорных эндемиков Урала. Он возник в результате эколого-морфологической дифференциации и раздробления ареала первичного низинного предка в эпоху эпейрогенеза в плейстоцене и сопровождавших их процессов эрозии, образования обширных скально-щебнистых пространств, зачастую почти полностью лишенных растительности. На таких местообитаниях, весьма разнородных по химизму горных пород, физическим свойствам коры выветривания, режиму увлажнения, термическому режиму, возникали новые формы, приспособленные к специфическим условиям среды. Качим уральский обычно произрастает на высоких горных вершинах в горно-тундровом и подгольцовом поясах, типичные места его обитания — скалистые останцы и некоторые типы горных тундр. Распространен по всему Уралу — от Полярного до Южного.

МЕТОДИКА

В процессе исследования поведения ценопопуляций использовали методику, принятую в работах Проблемной биологической лаборатории. На выделенных участках ассоциации закладывали пробные площади 100 м^2, разделенные на 100 учетных площадок по 1 м^2 каждая. На них учитывали численность и

возрастное состояние особей. Предварительно были описаны возрастные состояния качима уральского. Выделены следующие возрастные группы особей: ювенильные — j, виргинильные — v, молодые генеративные — g_1, средневозрастные генеративные — g_2, старые генеративные — g_3, сенильные — s. Общие принципы выделения этих возрастных групп приведены в статье А. А. Уранова (1975). При учете численности основной счетной единицей служила особь как единое морфологическое целое.

В целях выявления возрастной структуры каждой изучаемой ценопопуляции качима уральского в 1979 г. с постоянных пробных площадей были закартированы все особи с обозначением их возрастных состояний. При повторном ежегодном картировании в начале отмечали наличие или отсутствие растения, возрастное состояние по разработанной методике, число генеративных и вегетативных побегов, площадь подушки и ее отмерших частей.

Погодичную динамику возрастной структуры ценопопуляций качима уральского изучали в 1979—1982 гг. в сравнительном плане в районе Кытлымских гор (Северный Урал) и на Южном Урале (массив Иремель). Кытлымский массив находится в бореально-лесной зоне на границе подзон северной и средней тайги. Массив Иремель, в соответствии с ботанико-географическим районированием Урала, относится к Камско-Печерско-Западноуральской провинции горных пихтово-еловых и елово-пихтовых лесов в южно-таежной подзоне (Горчаковский и др., 1975), а его тундровая растительность — к южно-уральским травяно-моховым горным тундрам.

Ценопопуляция I. Мохово-лишайниково-кустарничковая горная тундра на горе Семичеловечий Камень (Северный Урал), 1037 м над ур. м. Поверхность площадки выровненная, 40 % площади занимают скальные выходы (Семичеловечий Камень полностью сложен из габбро), покрытые пятнами накипных лишайников. По щелям, в местах накопления мелкозема, селятся высшие растения.

Выровненную поверхность площадки занимает тундровая растительность с преобладанием мохово-лишайниково-кустарничковой, которую составляют *Empetrum hermaphroditum, Arctous alpina, Vaccinium uliginosum, Dryas octopetala, Gypsophila uralensis, Anemone biarmiensis, Thymus serpyllum, Saussurea alpina, Carex rupestris, Festuca ovina, Polygonum bistorta,* единично *Campanula rotundifolia, Allium schoenoprasum;* мохово-лишайниковый покров состоит из *Cladina rangiferina, C. stellaris, C. arbuscula, C. uncialis, Cetraria sp., Rhacomitrium hypnoides, Dicranum spadiceum, Rhytidium rugosum.*

Ценопопуляция II. В кустарничково-лишайниковой горной тундре на сопке 3 Перевального хребта (Северный Урал), 1050 м над ур. м. Рельеф плоский со слабым уклоном на запад.

Кустарничково-лишайниковый покров почти сплошь затя-

гивает мелкощебенчатую поверхность габбровых россыпей. Прерывистость его существует в силу таковой субстрата. 15 % площади — каменистые россыпи, дающие приют только для накипных лишайников и немногих мхов. Из древесных присутствует *Salix glauca* и стланиковая форма *Pinus sibirica*. В травостое встречены *Empetrum hermaphroditum, Vaccinium uliginosum, V. myrtillus, Arctous alpina, Gypsophila uralensis, Dryas octopetala, Carex rupestris,* единично *Anemone biarmiensis, Campanula rotundifolia, Allium schoenoprasum, Scorzonera ruprechtiana.* Лишайниковый покров составляют *Cladina rangiferina, C. stellaris, C. arbuscula,* редко *Cladonia uncialis, Cetraria cuculata.* Кое-где —*Alectoria ochroleuca.* Мхи фрагментарно покрывают 10 % поверхности: *Rhacomitrium hypnoides*, редкие зеленые пятна *Dicranum spadiceum, Rhytydium rugosum.*

Ценопопуляция III расположена на юго-восточном склоне горы Большой Иремель (Южный Урал), 1582 м над ур. м. на относительно выровненной поверхности нагорной террасы. 25—30 % площади занимают выходы горных пород, перемежающиеся пятнами, покрытыми кустарничково-травяной растительностью. Фрагментарно ситниково-моховая тундра. Почва маломощная, подстилается кварцитами. Ниже склон покрыт крупноглыбовыми россыпями кварцита. Кустарничково-травяной покров развит хорошо, общее покрытие равно 75 %. Наблюдается высокая мозаичность.

Кустарниковый ярус представлен *Juniperus sibirica*, травяно-кустарничковый — *Gypsophila uralensis, Juncus trifidus, Festuca igoschinae, Luzula sibirica, Anemone biarmiensis, Campanula rotundifolia, Pedicularis oederi, Pachypleurum alpinum, Senecio igoschinae, Hieracium iremelense, Vaccinium uliginosum, Lagotis uralensis, Dryas octopetala, Solidago virgaurea, Myosotis asiatica, Patrinia sibirica, Polygonum bistorta, Cerastium krylovii, Rhodiola rosea.*

Лишайниковый покров развит слабо, распространены в основном *Cladina rangiferina, C. stellaris, C. arbuscula, Cetraria cucullata.* В моховом покрове преобладают *Aulacomnium turgidum, Dicranum scoparium.*

Ценопопуляция IV качима уральского — на горе Малый Иремель (Южный Урал), 1460 м над ур. м. в травяно-кустарничково-моховой горной тундре в зоне контакта поясов горно-тундрового пояса и холодных гольцовых пустынь. Кустарничково-травяной покров развит хорошо. Выходы камней занимают 30 % площади. Основные представители — *Carex hyperborea, Juncus trifidus, Luzula sibirica, Arctostaphylos uva-ursi, Gypsophila uralensis, Empetrum hermaphroditum, Dryas octopetala, Polygonum bistrota, Anemone biarmiensis, Pachypleur um alpinum, Pedicularis oederi, Crepis chrisantha, Senecio igoschinae,* единично *Campanula rotundifolia.* Из кустарников присутствует *Juniperus sibirica.*

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Качим уральский относится к явно моноцентрическому типу биоморфы — полукустарничек, о котором можно говорить как о настоящем растении-подушке (Rauh, 1939); подушковидный рост закреплен наследственно, при изменении внешних условий усиливается или ослабляется, существенно не меняясь. Поверхность подушки слабовыпуклая и поднимается лишь на несколько сантиметров над уровнем почвы, по Pay, — радиально-плоская заполненная подушка.

Под влиянием низких температур, сильных ветров, каменисто-щебнистого субстрата и других факторов, господствующих в условиях горных тундр, происходит постоянное подавление ортотропного роста побегов. В связи с этим особую роль в поддержании дальнейшей жизни и формировании морфологической структуры подушки играют спящие почки и побеги, из них развивающиеся.

Многолетняя часть побегов находится над поверхностью почвы. Структуру составляют партикулы различной величины, образованные основаниями периодически отмирающих многолетних ветвей из вегетативных частей монокарпических побегов. Боковые ветви плотно облиственны, с незначительным приростом, густо располагаются в общей поверхности (плотность подушки зависит от накопления заполняющего материала). Многолетние одревесневшие базальные участки побегов с почками возобновления обычно не выше 3,5—6 см, выше поднимаются лишь соцветия.

Благодаря накоплению органических остатков, субстрат внутри подушки качима уральского и особенно в отмерших ее частях обогащен гумусом. Пористое содержимое подушки обладает большей способностью впитывать влагу, нежели окружающая мелкоземистая почва. Подушка — компактное образование определенной высоты, общая характеристика этой своеобразной биоморфы дана в ряде работ (Зайцева, 1949; Серебряков, 1962; Борисова, 1966).

Семена качима разносятся ветром, обычно задерживаются в трещинах почвы или между побегами растений. Количество семян, образующихся в ценопопуляции, огромно. Одна генеративная особь может образовать от нескольких сотен (100—300) до нескольких тысяч семян. Прорастание надземное, у всходов (*p*) — две ланцетные семядоли, несколько (до четырех) листовых зачатков, стержневой неразветвленный корень. Верхушечная почка открытая (рис. 1). Гипокотиль достигает 4—5 мм, эпикотиль ничтожно мал (менее 1 мм), главная ось не ветвится. Всходы появляются в значительном количестве во второй половине июля. Их календарный возраст — несколько месяцев.

У ювенильных особей (*j*) семядоли засыхают, гипокотиль еще хорошо выражен, имеются как зеленые, так и пожелтевшие

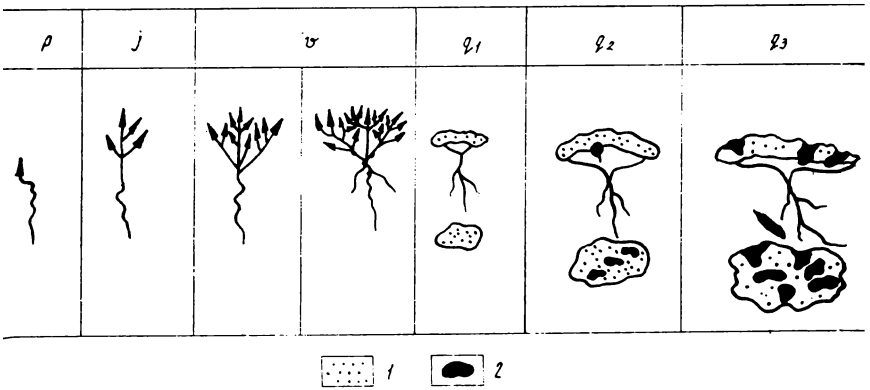


Рис. 1. Схема возрастных состояний качима уральского.
1 — генеративные побеги, *2* — отмершие участки подушки.

и засохшие листья (иногда только зеленые). Это позволяет предположить, что всходы могут появляться в самом начале короткого лета. На стержневом корне образуются боковые ответвления. Начинается ветвление главной оси, боковые побеги очень короткие, с большим числом зеленых листьев (2—5), возникают в пазухах нижних листьев; ветвление не выше второго порядка. В базальной части главного корня наблюдаются поперечные морщины, что свидетельствует о втягивающей деятельности корней. Календарный возраст ювенильных растений — от нескольких месяцев до 6—8 лет. Возраст определяется на основе подсчета общего числа листьев на главной оси и среднего числа зеленых листьев. Предполагалось, что число зеленых листьев на оси характеризует количество ежегодно образующихся листьев. Тогда возраст можно определить следующим образом: $n=L/i$, где n — возраст, L — число листьев на главной оси, i — число листьев на годичном приросте главной оси.

У виргинальных особей гипокотиль не выделяется, главная ось выражена четко и покрыта остатками отмерших листьев. На главной оси образуются побеги II, III порядков, т. е. продолжается ветвление главной оси; побеги располагаются более или менее этажированно. Главная ось отличается от боковых большим диаметром и ортотропным направлением роста. Побег I порядка у виргинильных особей занимает чаще всего центральную часть начавшей формироваться подушки. Побеги, составляющие подушку, укороченные полициклические, моноподиально нарастающие, с акротонным типом ветвления.

Таким образом, у виргинильных особей (V) начинается формирование подушкообразной жизненной формы. Ее характерные признаки: слабое развитие главной оси; радиальное расположение основных скелетных осей; регулярное многократное

ветвление побегов (с акротонным усилением), носящее этажированный характер; слабое и медленное одревеснение побегов; незначительный прирост годичных побегов (несколько миллиметров); сближенное расположение побегов.

Генеративный период: q_1 — системы побегов не теряют физическую связь друг с другом; q_2 — подушка сохраняет правильные округлые очертания, увеличивается ее высота, наблюдается максимальное количество генеративных побегов; q_3 — подушка в плане теряет правильные очертания, форма ее весьма разнообразна и причудлива — результат отмирания слагающих парциалей. В старом генеративном состоянии целостность подушки нарушается. Почек возобновления мало. Число генеративных побегов уменьшается. У полукустарничков старческий период длится долго. Характерная черта в этот период для качима уральского — значительное преобладание отмерших частей в подушке над живым (см. рис. 1). В центральной части подушки образуется некротизированная зона из отмерших партикул. Живые партикулы расположены по периферии. Это накладывает общий отпечаток на жизнедеятельность всего растения. Оно теряет способность цвести и плодоносить. У старых особей формируется меньше почек. Постепенно измельчаются листья и сокращается их число на побеге. Способность к периодическому образованию многолетних ветвей утрачивается. Растение может развивать только очень слабые вегетативные, а чаще переходные (Стешенко, 1956), частично отмирающие побеги. Постепенная потеря жизнеспособности надземных органов качима уральского несомненно связана с ослаблением деятельности корневой системы и ее отмиранием. Целые фрагменты корня разрушаются или выгнивают. Сенильные растения немногочисленны в каждом из описанных местообитаний.

Для понимания устойчивости ценопопуляций качима уральского было проведено изучение динамических аспектов их поведения в некоторой амплитуде экологических и фитоценотических условий. Сделана попытка углубленного исследования механизма динамики их возрастной структуры как биосистемы. Они существуют в основном в виде разобщенных локусов, возникающих в местах, где давление конкурентных видов устранено полностью или ослаблено. Фитогенное поле (Уранов, Смирнова, 1969) качима уральского никогда не бывает сплошным.

На динамику ценопопуляций в совокупности влияют как внешние, так и внутрипопуляционные факторы. Тип возрастного спектра объясняется биологическими свойствами вида (Заугольнова, 1974). Онтогенетическое развитие особей представляет собой процесс эндогенный, и лишь крайне резкие колебания внешних условий могут вызвать сдвиг возрастности ценопопуляций. Отмирание взрослых растений у качима уральского определяется внутрипопуляционными факторами и с внешними воздействиями связано незначительно. Пополнение ценопопуляций

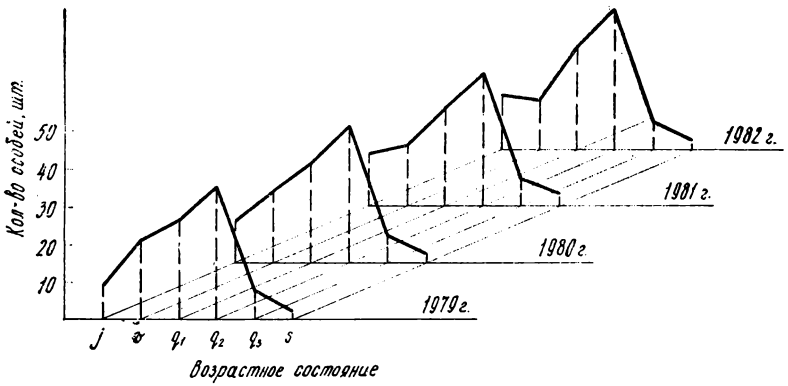


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций в мохово-лишайниково-кустарничковой горной тундре (гора Семичеловечий Камень, Северный Урал).

за счет приживаемости подроста в большей мере испытывает влияние экзогенных факторов. За четыре года наблюдений за четырьмя ценопопуляциями качима уральского выявлено, что главное в их динамике обратимые изменения — флуктуационные, при которых процессы старения и омоложения ценопопуляций чередуются.

В ценопопуляции I качима уральского (рис. 2) в 1979 г. генеративные особи составляли основную ее часть (68 %). Преобладали средневозрастные (33 %), меньше отмечено молодых (27 %) и старых (8 %). На долю ювенильных и имматурных особей приходилось 31 %, сенильных — 2 %. В 1980 г. та же ценопопуляция была представлена всеми возрастными группами, доля генеративных особей составляла 71 %, в том числе средневозрастных — 35, молодых — 28, старых — 8; 28 % составляли ювенильные и имматурные (см. рис. 2). Данная ценопопуляция была средневозрастной, полночленной, характеризовалась нормальным спектром возрастных групп. Особей ювенильного и виргинильного периодов 28 %, это в данном случае говорит о том, что вид размножается семенным путем. По мнению ряда авторов (Работнов 1950 *а, б;* Уранов, 1960; Шорина, 1967), численность ювенильных растений может сильно варьировать из года в год в зависимости от метеорологических условий и поэтому учет их малопоказателен. Тем не менее состав и численность группы ювенильных растений для нас важны, так как позволяют судить об эффективности семенного возобновления вида в различных фитоценозах. Это один из критериев вида в ценозе. В течение четырехлетнего периода наблюдений количество ювенильных особей качима уральского на пробной площади изменилось незначительно. В 1982 г. это возрастное состояние составляло 16 % по сравнению с 8 % в 1979 и в 1980 гг. Объясняется тем, что в 1980 г. произошло пополнение ценопопуля-

ции семенным материалом. Приживаемость всходов невысокая.

В рамках генеративного периода практически не наблюдалось снижения численности от года к году. Доля отмерших особей невелика. В основном отпад произошел за счет сенильных и виргинильных особей. Основная причина этого — метеорологические условия, рекреационные нагрузки.

Таким образом, в результате наблюдения отмечен последовательный переход особей из одного возрастного состояния в другое, что привело к некоторому изменению численности в пределах каждого возрастного состояния. Кажущаяся стабильность объясняется перераспределением особей в возрастных группах. Такую подвижность спектра можно рассматривать как отражение волнового процесса в ценопопуляции качима уральского (Уранов, 1975). Анализ возрастного спектра ЦП в кустарничково-лишайниковой горной тундре позволяет ее отнести к молодой нормальной полночленной (рис. 3). За период наблюдения количество особей на пробной площади увеличилось со 152 в 1980 г. до 176 в 1982 г. Во все годы наблюдений ценопопуляция характеризуется высокой долей ювенильных особей (см. таблицу): 39 % — 1980 г., 38 % — 1982 г.; несколько ниже доля молодых генеративных и средневозрастных генеративных, это составляет соответственно в 1980 г. — 22 и 21 %, 1981 г. — 24 — 22 %, в 1982 г. — 23 и 23 %.

В данной ценопопуляции условия для ювенильных растений благоприятны, число их довольно велико и сравнительно большая часть их приживается. Благоприятные условия для приживания молодых растений в данном местообитании создаются благодаря стерильности лишайникового субстрата, защищенности от губительного влияния низких температур и иссушающего воздействия ветра, а также полного отсутствия антропогенного воздействия.

Ценопопуляция III (Большой Иремель) характеризуется небольшим количеством особей на 100 м^2. За четыре года их численность изменилась незначительно с 86 — в 1979 г. до 97 особей в 1982 г. В соответствии с классификацией А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), ценопопуляция относится к типу средневозрастной нормальной полночленной (рис. 4). Наблюдается постепенное уменьшение количества виргинильных особей с 30 % в 1979 г. до 8 % в 1982 г. (см. таблицу). Но вместе с этим идет накопление особей молодого генеративного состояния: 22 % — в 1979 г. и 32 % — в 1982 г. Кроме того, увеличивается количество особей старого генеративного состояния (3,5 % — в 1979 г.; 6,2 % — в 1982 г.). За все годы наблюдений количество средневозрастных генеративных особей практически не менялось (40 % — в 1979 г., 38 % — в 1982 г.), но это не указывает на действительную стабильность этой группы, так как происходит постепенный переход особей из молодого генеративного состояния в средневозрастное генеративное, а из послед-

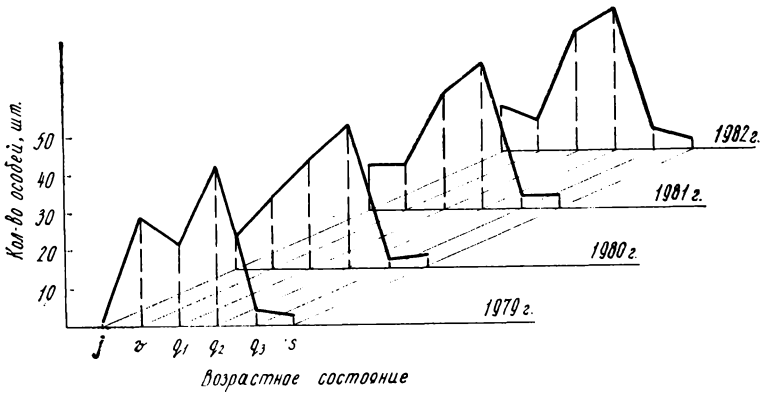


Рис. 3. Возрастные спектры ценопопуляций в кустарничково-лишайниковой горной тундре (I сопка Перевального хребта, Северный Урал).

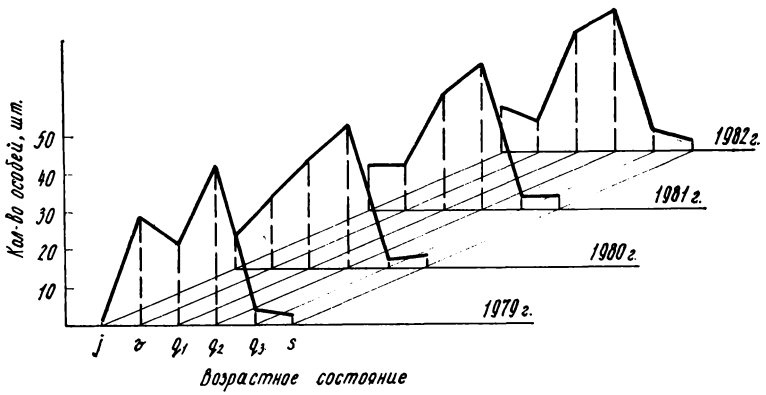


Рис. 4. Возрастные спектры ценопопуляций в травяно-моховой горной тундре (гора Большой Иремель, Южный Урал).

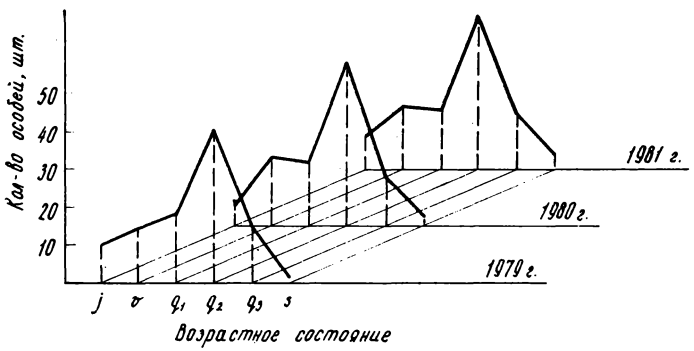


Рис. 5. Возрастные спектры ценопопуляций в кустарничково-травяно-моховой горной тундре (гора Малый Иремель, Южный Урал).

Динамика возрастных спектров качима уральского

Местонахождение ценопопуляций	Год наблюдений	Кол-во особей на 100 м²	pr	j	v	q_1	q_2	q_3	s
Северный Урал									
Гора Семичеловечий Камень (мохово - лишайниково-кустарничковая горная тундра)	1979	104	1	8/7,7	24/23	28/27	34/32,7	8/7,7	2/1,9
	1980	105	12	8/7,6	21/20	29/27,6	37/35,2	8/7,6	2/1,9
	1981	114	5	18/15,8	18/15,8	30/26,3	37/32,4	8/7,0	3/2,6
	1982	116	24	19/16,4	14/12	32/27,6	41/35,3	8/7	2/1,7
Сопка I Перевального хребта (кустарничково-мохово-лишайниковая горная тундра)	1980	152	5	59/38,8	21/13,8	34/22,4	32/21	5/3,3	1/0,7
	1981	157	19	60/38	15/9,6	38/24	34/21,7	8/5,1	2/1,3
	1982	176	0	62/35	24/13,6	40/22,7	40/22,7	6/3,4	4/2,3
Южный Урал									
Гора Большой Иремель (травяно-моховая горная тундра)	1979	86	8	1/1	26/30	19/22	35/40,7	3/3,5	2/2,3
	1980	94	4	8/8,5	17/18	28/29,8	36/38,3	2/2	3/3,2
	1981	98	0	12/12,2	12/12,2	30/30,6	37/37,8	4/4	3/3
	1982	97	0	12/12,4	8/8,3	31/32	37/38	6/6,2	3/3,1
Гора Малый Иремель (кустарничково-травяно-моховая горная тундра)	1979	134	0	15/11,2	20/14,9	26/19,4	54/40,3	18/13,4	3/2,2
	1980	136	10	6/4,4	25/18,4	24/17,6	59/43,4	17/12,5	5/3,7
	1981	146	3	13/8,9	25/17,1	23/15,8	57/39	22/15,1	6/4,1

Примечание. В числителе — абсолютное кол-во особей, шт., в знаменателе — их соотношение, %.

него — в старое генеративное, т. е. происходит перераспределение между группами особей генеративного периода. Высокая доля генеративных особей (66,2 % — в 1979 г., 70,1 — в 1980, 72,4 — в 1981, 76,2 % — в 1982 г.) объясняется большой длительностью нахождения особей качима уральского в генеративном периоде. А постоянное увеличение количества особей этого периода, несмотря на некоторое увеличение особей ювенильного состояния, указывает на постепенное старение этой ценопопуляции (см. рис. 4).

Ценопопуляция IV (гора Малый Иремель), находящаяся в кустарничково-травяно-моховой горной тундре, по классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), относится к типу средневозрастной нормальной полночленной (рис. 5). За годы наблюдений возрастной состав ценопопуляций качима уральского не претерпел существенных изменений, но соотношение возрастных групп в пределах типа спектра, свойственного виду, не оставалось неизменным. Несколько возросло количество особей качима уральского на пробной площади (134 особи — в 1979 г. и 146 — в 1981 г.). Как и в случае с другими ценопопуляциями качима уральского, идет накопление генерирующих особей (73,1 % — в 1979 г., 73,5 — в 1980, 69,9 — в 1981 г.). Наличие особей ювенильного и виргинильного возрастных состояний (см. таблицу) указывает на способность данной ценопопуляции к самоподдержанию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние наблюдения за динамикой возрастного состава ценопопуляций качима уральского в разных ценозах позволили нам сделать заключение о том, что возрастной состав нормальных ценопопуляций характеризуется определенным соотношением возрастных групп. На этом основании у нормальных дефинитивных ценопопуляций качима уральского возможно выделение базового возрастного спектра (Заугольнова, 1976), структура которого в значительной степени определяется биологическими свойствами этого вида. Господство особей генеративной группы в спектре ценопопуляций качима уральского может быть вызвано несколькими причинами: накоплением особей за счет длительности этого возрастного состояния, разной степенью отмирания особей, перерывами в инспермации. Следует отметить, что ни одна из причин не действует в отдельности. Нормальные ценопопуляции качима уральского во всех исследованных местообитаниях совершенно не зависят от заноса семян извне, т. е. способны к самоподдержанию. Они испытывают лишь обратимые циклические изменения численности и возрастного состава и характеризуются относительно постоянным положением максимальных значений в спектре. Наиболее подвиж-

ной оказывается молодая часть спектра, зависящая от степени приживаемости проростков.

Нормальные ценопопуляции качима уральского находятся в равновесном состоянии (дефинитивные), занимают устойчивое положение в ценозе. Наличие молодых генеративных особей указывает на постоянное омоложение ценопопуляций за счет семенного возобновления. Динамические процессы в ценопопуляциях качима уральского находятся в высокой зависимости от наличия более сильных в конкурентном отношении видов в границах фитоценоза. Относительная стабильность плотности ценопопуляций качима уральского связана с биологическими свойствами вида (большой длительностью онтогенеза, преобладанием средневозрастных генеративных особей, длительным пребыванием в этом возрастном состоянии) и носит адаптивный характер. Сопоставляя данные, полученные при исследовании на Северном и Южном Урале, учитывая относительную численность, генеративных и виргинильных растений, плотность ценопопуляции, характер распределения особей по площади ценоза, мы должны признать, что эколого-фитоценотический оптимум для качима уральского соответствует условиям кустарничково-лишайниковой горной тундры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова И. В. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. 1962. Вып. 6. С. 336—344.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1969.

Горчаковский П. Л., Грибова С. А., Исаченко Т. И. и др. Растительность Урала на новой геоботанической карте // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1385—1399.

Зайцева М. Г. Об определении возраста растений-подушек // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. Душанбе, 1949. Вып. 17.

Заугольнова Л. Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucesceus* Wild. ex Schlecht // Ботан. журн. 1974. Т. 58, № 9. С. 1302—1310.

Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 81—91.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1950 *а*. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. С. 465—483.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962.

Стешенко А. П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира // Тр. Ин-та ботаники АН Тадж. ССР. Душанбе, 1956. Т. 4. С. 22—131.

Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 64, вып. 3. С. 25—31.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119—134.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—33.

Шорина Н. И. Жизненный цикл безвременника великолепного в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 70—99.

Rauh W. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der hoheren Pflauzen // Nova Acta Leopold. 1939. N 7, v. 49. S. 45—52.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

Н. П. САЛМИНА, О. Н. МИНЕЕВА

ПОСТРЕКРЕАЦИОННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК РАСТЕНИЙ СЛАБООСТЕПНЕННЫХ ГРУППИРОВОК ГОРЫ КОСЬВИНСКИЙ КАМЕНЬ (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)

Высокогорные фитоценозы издавна в той или иной степени испытывали антропогенные воздействия, связанные с выпасом скота, заготовкой растений, добычей полезных ископаемых и, наконец, туризмом. Это повлекло за собой изменение состояния естественных биогеоценозов, и все очевиднее наша ответственность за их сохранение. Остро встала задача изучения последствий антропогенного вмешательства, выяснения допустимых его пределов, механизмов и продолжительности восстановления с учетом комплекса структурных и биологических особенностей растений конкретных местообитаний. Сравнительная близость горных массивов к крупным промышленным центрам сделала их сегодня весьма доступными для массового туризма (как организованного, так и неорганизованного).

Район исследования — Косьвинский Камень — находится в бореально-лесной зоне на границе подзон северной и средней тайги. В соответствии с вертикальной зональностью распределения растительности в горах Северного Урала (Горчаковский, 1975) выделяется три высотных пояса: лесной, подгольцовый, горно-тундровый с фрагментами холодных гольцовых пустынь. Своеобразие растительности изучаемого выровненного восточного отрога (плеча) горы Косьвинского Камня — в расположении горных тундр на нехарактерном для этой высоты (800—850 м над ур. м.) уровне, обычно занятом лесами. Основной лимитирующий фактор, препятствующий поднятию границы леса выше указанного уровня, — иссушающее воздействие ветров (Горчаковский, Шиятов, 1970; Горчаковский, 1975). Существенную роль играют антропогенные, эдафические и биотические факторы.

Климатические условия характеризуются продолжительной зимой с сильными ветрами и коротким прохладным летом, с

резкими колебаниями температуры воздуха, преобладанием облачных дней в году. Среднегодовая температура воздуха ниже нуля, относительная влажность за период вегетации — в среднем 80 %. Преимущественное направление ветров в районе исследований летом юго-, юго-западное, а зимой северо-, северо-восточное. Максимальное испарение наблюдается летом, минимальное — зимой, когда оно близко к нулю в течение 6—7 месяцев (ноябрь — апрель).

Растительные группировки на дунитах в горно-тундровом поясе Северного Урала и растения, их слагающие, не случайно стали объектами нашего исследования. Дунитовый субстрат весьма неблагоприятный для произрастания растений из-за повышенной сухости, избыточного содержания некоторых микроэлементов (хрома, никеля, кобальта) и низкого содержания кальция (Ефимов, Ефимова, 1967). Дунитовые обнажения вдоль сглаженного гребня отрога слабо покрыты накипными лишайниками. Пятна мелкозема составляют незначительную часть от этой площади и невелики по размерам. Толщина фрагментов мелкозема не превышает 10 см.

Геоботаники в зависимости от выделяемой площади относили эти сообщества к разным типам растительности. К. Н. Игошина (1931) рассматривала их как каменистые горные тундры, а М. М. Сторожева (1978) выделяла эти сообщества как пятнистые тундры с фрагментами кустарничковых, сформировавшихся благодаря определенному мезорельефу, степени увлажненности и мощности мелкозема. Возвышенные обдуваемые участки беспочвенного покрова и повышенной сухости заняты остепненными группировками (Горчаковский и др., 1977).

По данным К. Н. Игошиной (1931), список высших сосудистых растений, произрастающих в этих неблагоприятных условиях, насчитывает 27 видов. М. М. Сторожева (1978) отмечает приуроченность и значительную концентрацию эндемичных (11), реликтовых (4) и редких (4) видов на выходах дунитов.

Хозяйственная деятельность человека долгое время была связана с добычей полезных ископаемых путем открытых горных разработок, практически прекратившихся к началу 50-х гг. С 1960 по 1980 г. основная форма антропогенного воздействия на природные комплексы — рекреация. Роль антропогенного вмешательства в описанном районе рассмотрена ранее на примере некоторых фитоценозов (Коробейникова, 1984; Коробейникова, Минеева, 1985). Указанная территория подвергалась воздействию рекреации как в зимнее, так и в летнее время (вытаптывание вдоль туристических маршрутов, сбор лекарственных и декоративных растений, уплотнение в связи с этим почвы летом и снега зимой). Растительный покров вдоль тропы сильно разрежен.

Исследования проводили в одном типе ассоциаций (остепненные группировки на дунитовых обнажениях) на участках с раз-

ной степенью деградации растительного покрова — сильной (I), средней (II), слабой (III) — вдоль тропы, проходящей по восточному гребню отрога. Попытались изучить изменение флористического состава, численности и возрастной структуры ценопопуляций отдельных видов в зависимости от продолжительности антропогенных воздействий, биометрические показатели особей.

Установлено, что в более благоприятных экологических условиях (бо́льшая толщина почвенного покрова и его увлажненность, меньшая сила действия преобладающих в данном районе ветров) находится участок II, а в менее благоприятных — участок I. Все три площадки находятся в условиях одинакового освещения. Первоначальное исследование провели в 1979 г., а затем — спустя шесть лет после прекращения систематического воздействия рекреации. Покрытие почвы растениями 5—10 %, ярусность не выражена. Отсутствие сомкнутого покрова позволяет более точно провести учет особей отдельных видов растений.

Площадка I заложена на тропе при выходе на плато. Поверхность — выровненная дунитовая россыпь с уклоном на восток в 5°. Встречаются камни диаметром 5×10, 1×1, 15×10 см. Почва щебнистая, сухая, бедная. A_0 (0,5—2 см) — мелкий щебень (1—10 см^2), A_1 (2—4 см) — мелкозем с мелкими камнями (до 5 см в диаметре), B (4—8 см) — суглинок с камнями, B_1 (8—20 см) — камни (5—10 см) вперемежку с мелкоземом, C (глубже 20 см) — каменные глыбы.

Антропогенные изменения: значительного уплотнения поверхностного слоя нет, так как происходит амортизация за счет слоя щебня, но наблюдаются постоянный сдвиг мелких и средних камней, оголение почвенного слоя, разрушение целостности дерновинок, особенно у более взрослых особей смолевки бесстебельной (*Silene acaulis*), оголение и обрыв корешков у ювенильных растений и всходов, изменение возрастного состава популяций у видов, наиболее подверженных рекреационному воздействию, уменьшение количества генеративных побегов. На площадке I встречаются sp. — *Scorzonera ruprechtiana, Thymus pseudalternans, Minuartia helmii,* sol. — *Dianthus acicularis, Bupleurum multinerve, Cerastium igoschiniae;* un. — *Silene repens, Arabis septentrionalis, Alyssum biovulatum, Agropyrum reflexiaristatum.*

Площадка II заложена вдоль тропы в западной части «плеча», оголенной от древостоя. Здесь также сплошного растительного покрова нет. Можно различить три куртины общей площадью 11 м^2, остальное пространство занято дунитовыми россыпями и двумя крупными камнями. Антропогенные изменения: битое стекло, дополнительный нанос камней. В результате растения под камнями угнетаются, вытягиваются и отмирают. Встречаются виды sp. — *Thymus pseudalternans, Silene acaulis;*

sol.— *Dianthus acicularis, Scorzonera ruprechtiana, Festuca ovina, Arabis septentrionalis, Gentiana barbata;* un.— *Silene repens, Minuartia verna, Carex capillaris, Alyssum biovulatum, Polygonum bistorta, Vaccinium uliginosum.*

Площадка III расположена к югу от гребня. Здесь присутствует кедр стланниковой формы (6 экз.) высотой до 20 см, можжевельник сибирский (4 экз.), занимающие 0,38 м². Ассоциация осоковая, лишайниковый покров на куртинах с доминированием *Alectoria ochroleuca,* три куртины общей площадью 210 см² заняты водяникой. Сплошное травяное покрытие только на террасах с перепадом высоты от 10 до 25 см на площади 23,3 м². Площадка находится вблизи стоянки туристов. Встречаются sp.-cop.$_1$ — *Carex capillaris;* sp.— *Thymus pseudalternans, Scorzonera ruprechtiana, Saussurea uralensis, Silene acualis;* sol.— *Polygonum bistorta, Allium schoenoprasum, Vaccinium uliginosum, Dianthus acicularis, Cerastium igoschiniae, Alyssum biovulatum, Bupleurum multinerve;* un.— *Silene repens, Sanguisorba officinalis, Gentiana barbata, Galium septentrionalis, Arabis septentrionalis.* Количественный учет единично встречаемых на площадках *Galium septentrionalis, Sanguisorba officinalis, Rumex arifolius* не проводили, по другим видам распределение дано в табл. 1.

В остепненных группировках горно-тундрового пояса Косьвинского Камня устойчивость к выживанию различных видов высших сосудистых растений неодинакова. Совокупность воздействия летней и зимней рекреации на растительные сообщества горных экосистем приводит к тому, что мелкоукореняющиеся виды первыми выпадают из травостоя. Так, *Alyssum biovulatum* в 1979 г. присутствовал на пробных площадях в небольшом количестве, а в 1985 г., после снятия антропогенного пресса, на всех трех участках вышел в доминанты. Соответственно он являлся доминантом в 1982 г. (sp.-cop.$_1$) на участке по северо-восточному склону, почти не подверженному воздействию рекреации (Коробейникова, Минеева, 1985). Генеративные особи *Alyssum biovulatum* и *Arabis septentrionalis* встречаются в основном в защищенных от вытаптывания местах (у бугра, кочки, камня). В большинстве это молодые особи. При увеличении (с возрастом) диаметра дерновинок опасность рекреационного воздействия возрастает. Особи с диаметром 7—9 см генеративных побегов не имеют. У *Cerastium igoschiniae* корни тонкие, проникают до глубины 14—15 см. При сильной степени деградации (площадка I) наиболее устойчивы растения с хорошо развитой корневой системой — козелец Рупрехта (*Scorzonera ruprechtiana*) и володушка многожильчатая (*Bupleurum multinerve*). Стержневое корневище козельца проникает между обломками камней и гравием до 17—20 см, далее распространяется в горизонтальном направлении, причем корневища диаметром 0,2—0,3 см достигают длины 25—30 см, а диаметром до 1 см —

Таблица 1

Характеристика видов слабоостепненных группировок горы Косьвинский Камень

Вид	Жизненная форма	Плотность, кол-во особей/100 м²			Кол-во вегетативных особей, шт.			Кол-во генеративных особей, шт.			Кол-во генеративных побегов, шт.		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Allium schoenoprasum	*xx*	0/0	3/0	0/36	0/0	0/0	0/34	0/0	3/0	0/2	0/0	12/0	0/2
Alyssum biovulatum	*н*	14/141	13/105	2/80	3/86	0/69	0/54	11/55	13/36	2/35	15/78	29/56	2/53
Agropyrum reflexiaristatum	*v*	5/90	35/300	21/220	5/85	35/240	21/50	0/5	0/60	0/170	0/5	0/60	0/170
Arabis septentrionalis	*x*	88/140	2/275	10/335	75/130	2/205	0/300	13/10	0/70	10/35	13/25	0/91	10/39
Bupleurum multinerve	+	202/600	3/0	0/20	200/580	0/0	0/10	2/20	3/0	0/10	2/30	6/0	0/13
Carex capillaris	*x*	0/0	200/700	500/1810	0/0	540/550	540/1810	0/0	10/150	15/0	0/0	10/189	15/0
Cerastium igoschiniae	*x*	176/385	16/58	0/29	82/150	3/370	0/23	94/235	13/21	0/6	654/985	89/37	0/18
Dianthus acicularis	∅	28/250	8/325	53/200	11/165	0/255	4/150	17/85	8/70	49/50	19/210	24/193	173/99
Minuartia helmii	∅	97/75	0/50	0/33	17/20	0/23	0/17	80/55	0/27	0/16	860/110	0/69	0/105
M. verna	∅	8/65	0/40	2/52	0/45	0/20	0/30	8/20	0/20	2/22	140/80	0/71	2/43
Polygonum bistorta	+	0/0	62/95	2/0	0/0	52/80	0/0	0/0	10/15	2/0	0/0	12/19	6/0
Thymus pseudalternans	∅	82/780	122/1045	91/660	13/440	0/305	0/245	69/340	122/740	91/415	129/439	177/951	374/578
Saussurea uralensis	+	0/0	589/535	0/60	0/0	376/40	0/42	0/0	213/135	0/18	0/0	329/141	0/20
Scorzonera ruprechtiana	*o*	900/2040	69/235	29/615	900/1995	69/230	21/545	0/45	0/5	8/70	0/51	0/8	11/81
Silene acaulis	∅	1/0	15/55	46/20	0/0	11/35	31/20	1/0	4/20	15/0	10/0	48/43	141/0
S. repens	∅	5/115	2/15	3/75	0/95	0/15	0/75	5/20	2/0	3/0	6/43	2/0	3/0

Примечание. В числителе — данные 1979 г., в знаменателе — 1985 г.
xx — луковичные, *н* — полукустарник, *x* — рыхлодерновинные, *o* — длиннокорневищные, (+) — короткокорневищные, *v* — плотнодерновинные, ∅ — полукустарнички.

>50 см. Корневища дают придаточные побеги, которые вновь выходят на поверхность, давая новые молодые растения.

Нами было изучено влияние последствий рекреации на подушечное растение — смолевку бесстебельную (*Silene acaulis*). При вытаптывании площадь дерновинок резко сокращается, нарушается естественная конфигурация подушки, что приводит к изменению микроклимата особи, отмерзанию веточек в зимнее время и снижению способности к генерации, где площадь: S_0 — общая дерновинок (100 %), S_1 — отмершей части, S_2 — живой части дерновинок:

№ площадки	Кол-во дерновинок	S_0 см²	S_1 см²	S_1 %	S_2 см²	S_2 %
I	1	289	249	86,2	40	13,8
II	46	8289	1376	16,6	6913	83,8
III	15	3668	315	8,6	3353	91,4

Количественный анализ данных 1979 г. показывает, что на площадке I, в большей степени подвергшейся действию антропогенного фактора, всего одна дерновинка *Silene acaulis*, причем мертвая часть составляет 86,2 % ее площади. Площадка III наименее подвержена действию рекреации, поэтому особей смолевки здесь в 3 раза больше, чем на площадке II, а доля отмершей части равна 16,6 %.

У *Scorzonera ruprechtiana* проявляется та же закономерность с увеличением рекреационной нагрузки количество генеративных особей уменьшается (от 8 на площадке II до 0 на площадках I и III), а количество вегетативных особей возрастает — 21 (III), 69 (II), 900 (I). В 1985 г. на трех площадках были сделаны для эндемичных видов промеры: высота цветоноса, количество листьев (общее), длина листа (3 и 4) и ширина, количество листьев на цветоносе (табл. 2).

Гвоздика иглистая (*Dianthus acicularis*) лучше всего разрастается на месте тропы, по самому гребню, т. е. на самых обдуваемых местах. Средние размеры куртинок в 1985 г. на площадках I — 9,0×6,5, II — 9,5×7,5, III — 5,5×5,0 см. Сравнение данных, полученных в 1982 г., с таковыми 1985 г. на участках, где интенсивная рекреация отсутствовала только шесть лет, показывает, что высота растения увеличивается от площадки I к III, но не достигает размеров 1982 г. У минуарции Гельма (*Minuartia helmii*) высота над поверхностью субстрата до 5,5 см. Формирует чаще рыхлые подушечки. Диаметр от 2—2,6 до 5 см. Растение не вечнозеленое, ветвление типа дихотомического. Корневая система поверхностная — на глубине 1,5—2 см. Корни редко уходят вглубь до 20—25 см. Формирует рыхлый каудекс. В распределении количества ее генеративных особей (в числителе) и побегов (в знаменателе) в зависимости от пло-

Таблица 2

Некоторые морфологические особенности эндемичных видов в ряде местообитаний горы Косьвинский Камень

Вид	Пробные площади	Высота растения, см	Кол-во побегов, шт.	Кол-во листьев, шт.	Длина листа, см	Ширина листа, см
Saussurea uralensis	1982 г.*	8,0+0,3	1,5+0,1	7,2+0,3	4,3+0,1	1,0+0,003
	II	7,16+0,1	1,2+0,12	9,2+1,1	4,5+0,2	1,07+0,01
	III	6,86+0,2	1,3+0,07	13,2+4,2	4,2+0,1	1,08+0,01
Scorzonera ruprechtiana	1982 г.	8,6+0,3	1,7+0,1	5,3+0,3	5,2+0,2	1,3+0,1
	I	9,35+0,7	—	5,73+1,02	3,5+0,38	0,72+0,04
	II	7,7+1,0	—	7,6+0,92	4,03+0,4	0,85+0,1
	III	11,47+1,3	—	8,05+1,04	4,16+0,52	0,81+0,08
Dianthus acicularis	1982 г.	14,0+0,4	—	7,2+0,6	3,2+0,1	0,09+0,002
	I	7,88+2,39	—	9,5+0,4	2,53+2,1	0,09+0,01
	II	9,76+3,7	—	9,3+0,4	1,18+0,38	0,09+0,01
Minuartia helmii	I	3,4+0,17	—	4,4+0,11	0,46+0,02	Нет свед.
	II	3,5+0,14	—	4,9+0,1	0,49+0,01	»
	III	2,64+0,14	—	4,4+0,2	0,47+0,02	»

Примечание. В числителе — на цветоносе, в знаменателе — на вегетативном побеге; I—III — исследованные площади в 1985 г.
* Данные В. П. Коробейниковой (1982), взяты для сравнения.

щади куртинок (1985 г.) по сравнению с данными 1982 г. имеются небольшие отклонения:

№ площадки	Площадь, см² 1—10	10—20	20—30	Площадь средняя, см²
I	30/49	8/16	2/2	7,1
III	31/38	9/11	—	5,8

Количество соцветий для генеративной особи от 1 до 3 шт. в 1979 г., от 4 до 7 в 1985 г., общее количество цветков в соцветии от 1 до 8 шт.

Тимьян ложночередующийся (*Thymus pseudalternans*) —стелющееся не вечнозеленое растение, побеги укореняющиеся. С наветренной стороны растения больше прижаты к субстрату, часто наблюдаются следы обмерзания или иссушения. Глубина корневых систем в среднем до 15—20, реже до 25 см. Корневые системы очень разветвленные и обильные.

Распределение количества генеративных особей (в числителе) и генеративных побегов (в знаменателе) *Thymus pseudalternans* в зависимости от площади куртинок следующее:

№ площадки	Год	Площадь куртинок, см² 10—100	100—200	200—500	Площадь средняя, см²
I	1979	40/86	—	—	35,1
	1985	30/76	7/20	3/9	80,2
II	1979	33/45	6/10	1/1	32,2
	1985	27/62	10/37	3/8	84,7
III	1979	40/118	—	—	26,3
	1985	27/39	12/22	1/5	77,9

Популяция тимьяна сохраняется за счет молодых и средневозрастных генеративных особей, имеющих площадь куртинок от 10 до 200 см². Спустя шесть лет после интенсивного антропогенного воздействия средняя площадь куртинок увеличилась в 2,2 раза.

Распределение 40 генеративных особей *Thymus pseudalternans* по количеству соцветий следующее:

№ площадки	Год	Кол-во генеративных побегов, шт.	Кол-во генеративных побегов на особи, шт. 1	2	3	4	5	6	7	8
I	1979	75	24	5	6	2	1	1	1	—
	1985	105	11	9	13	3	1	2	—	1
II	1979	56	27	10	2	1	—	—	—	—
	1985	107	10	5	12	1	7	2	—	—
III	1979	93	20	7	7	2	1	1	1	1
	1985	66	22	7	7	1	1	—	—	—

Итак, в 1979 г. большая доля приходится на особи, дающие один генеративный побег. Общее количество генеративных особей и генеративных побегов пропорционально уменьшается с увеличением рекреационной нагрузки. Результаты 1985 г. показывают, что увеличилась доля особей, дающих два и три генеративных побега.

В 1979 г. распределение количества дерновинок ясколки Игошиной (*Cerastium igoschiniae*) следующее:

№ площадки	Кол-во дерновинок с площади, см² 1—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90
I	28	32	26	24	24	6	9	5	10
II	2	—	—	—	—	—	—	—	—
III	1	4	6	2	1	—	—	—	1
Итого	29	36	32	26	25	6	9	5	11

На площадке I с сильной степенью дигрессии общее число особей (174) гораздо выше, чем при средней (площадка III) и слабой (площадка II) степени. Основная масса дерновинок на площадках I и III имеет площадь от 1 до 50 см². В то же время популяция ясколки по смыву на территории пос. Юдинский (восточный склон горы Косьвинский Камень) состоит из хорошо развитых особей с большей площадью дерновинки. Распределение для 50 особей (в числителе — размер площадки, см², в знаменателе — количество особей, шт.) таково:

Пос. Юдинский

1—100	100—200	200—300	300—400	400—500	500—600	600—900
17	16	3	3	6	1	3

Площадка I («плечо»)

1—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—90
9	10	9	7	7	2	6

Сравнительная характеристика растений, образующих куртинки на трех участках, дана в табл. 3.

Исследование показало, что в слабоостепненных группировках горно-тундрового пояса в результате рекреации произошли

Таблица 3

Сравнительная характеристика растений

Вид	Кол-во куртинок на 100 м²			Общая площадь куртинок, см²			Средняя площадь куртинок, см²		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Cerastium igoschiniae	176	16	—	6242	577	—	35,8	36	—
Dianthus acicularis	28	8	53	163	208	439	6	26	8,3
Silene acaulis	1	15	46	289	3668	8289	40	244,5	180
Thymus pseudalternans	82	122	91	2884	3928	2366	35,1	32,2	26
Minuartia helmii	97	—	—	3141	—	—	32,3	—	—

следующие изменения: перемещение каменных обломков приводит к засыпанию растений мелкоземом и крупными камнями; полное уничтожение растительного покрова на месте костровищ и бивуаков, а в результате механического разрушения дерновинок уменьшаются их диаметр, количество генеративных побегов, способность к плодоношению, во многих случаях происходит оголение корней и даже их обрыв, особенно у ювенильных особей и всходов. Уплотнение снега зимой приводит к вымерзанию растений. Сравнение данных 1979 и 1985 гг. дает возможность сделать следующие выводы: произошло увеличение проективного покрытия с 10 до 15 %, уменьшилась доля отмерших частей у растений, увеличилось количество особей и генеративных побегов на одной особи, количество видов сохранилось; в ряду от площадки I к III при наличии нагрузок соотношение между эндемичными видами 6:4:6, а после снятия нагрузки — 6:7:7. Для видов с подушковидной формой роста (*Dianthus, Minuartia, Silene acaulis*) отмечено увеличение площади куртинок за шесть лет в 2 раза. Установлено, что от площадки III к I уменьшается проективное покрытие, увеличивается степень повреждения многолетних растений, что особенно прослеживается у подушковидных (*Dianthus acicularis, Minuartia helmii*), простратных (*Thymus pseudalternans*) полукустарничков, а также рыхло- и плотнодерновинных травянистых поликарпиков (*Cerastium igoschiniae, Agropyron reflexiaristatum*), уменьшается количество генеративных побегов на одно растение. Но не обнаруживается четкой зависимости между степенью рекреационного воздействия и количеством особей или побегов (многолетние длиннокорневищные виды растений) на единицу площади (100 м²). Эта же закономерность распространяется и на произрастающие здесь эндемичные виды: *Dianthus acicularis, Thymus pseudalternans, Minuartia helmii, Cerastium igoschiniae, Saussurea uralensis, Scorzonera ruprechtiana.*

После прекращения рекреационного воздействия изменения на всех площадках носили количественный характер. Доминантами на них как были, так и остались в основном эндемичные виды, а также осока (*Carex*) на II и смолевка (*Silene*) на III площадках. Значительно увеличилось количество особей растений или их побегов на 100 м^2, в том числе и эндемичных видов *(Dianthus acicularis, Cerastium igoschiniae, Minuartia helmii)*, улучшилось их жизненное состояние, особенно на площадке II, где наиболее благоприятен весь комплекс экологических условий.

Таким образом, состояние растительности слабоостепненных группировок горно-тундрового пояса гор Северного Урала определяется в первую очередь экологическими факторами и климатическими условиями того или иного года. Рекреация вследствие интенсивного туризма на указанной территории носит подчиненное значение и выражается в подавлении роста и возобновления растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975.

Горчаковский П. Л., Булатова И. К. Сезонная ритмика растительных сообществ горных тундр Урала. Экология. 1979. № 4. С. 16—22.

Горчаковский П. Л., Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. Методические основы составления крупномасштабных карт фитоценохор бореальных высокогорий // Экология. 1977. № 3. С. 22—29.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Физиономическая и экологическая дифференциация верхней границы леса на Северном Урале // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1970. Вып. 5. С. 14—33.

Ефимов А. А., Ефимова Л. П. Кытлымский платиноносный массив. М.: Наука, 1967.

Игошина К. Н. Высокогорная растительность Среднего Урала // Журн. русск. бот. о-ва. М.; Л., 1931. Т. 16, вып. 1. С. 3—69.

Коробейникова В. П. Воздействие антропогенных факторов на растительность обнажений дунитов в высокогорьях Северного Урала // Экология. 1984. № 3. С. 73—74.

Коробейникова В. П., Минеева О. Н. Особенности произрастания эндемичных уральских растений на обнажениях дунита при антропогенных воздействиях // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск, 1985. С. 100—105.

Сторожева М. М. Растительность дунитовых обнажений Кытлымских гор (Средний Урал) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 4. С. 729—736.

Фамелис Т. В., Никонова Н. Н., Шарафутдинов М. И. Растительность дунитового плеча Косьвинского Камня // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 120—125.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА УРАЛА · 1991

Е. А. ШУРОВА

АДВЕНТИВНАЯ ФЛОРА г. СВЕРДЛОВСКА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

Адвентивная флора Свердловска и его окрестностей насчитывает в настоящее время 130 видов. Представлена преимущественно видами сорных рудеральных сообществ и некоторыми сегетальными сорняками.

При отнесении того или иного вида к адвентивным мы используем восемь критериев, установленных В. В. Туганаевым и А. Н. Пузыревым (1988). Наиболее значимые — два критерия: вид приурочен ко вторичным местообитаниям, и местонахождение его удалено на значительное расстояние от основного ареала. Последнее положение помогает избежать занесения в адвентивные виды растений, находящихся на крайнем пределе своего ареала, где они встречаются крайне редко и в нехарактерных для себя местообитаниях. Поэтому такие полыни, как армянская, австрийская, широколистная, крупноцветная, шелковистая, на Среднем Урале нельзя рассматривать как адвентивные, так как это естественные элементы уральской флоры, хотя и находятся почти на пределе своего распространения. То же самое относится к некоторым видам лапчаток — *Potentilla longipes, P. termegina.*

Ранее подробные списки адвентивных видов города в литературе не были опубликованы, хотя в отдельных флористических сводках по области их учитывали (Говорухин, 1937; Дорогостайская, 1972; Сторожева, 1987). В указанных работах имелись лишь отрывочные сведения о способе иммиграции адвентивных видов и о степени достигнутой ими натурализации. Эти категории успешно применяются рядом авторов при изучении адвентивной флоры (Дорогостайская, 1972; Туганаев, Пузырев, 1988). Обилие видов в сорных группировках отмечалось редко. Мы считаем этот показатель крайне важным, так как по нему можно судить о степени натурализации данного вида и о тенденции его дальнейшего расселения на изучаемой территории. Как правило, эпекофиты (эпек.) имеют обилие (sp., cop.$_1$) в случае сплошных зарослей сорняков из семейств маревых и капустных в пионерных группировках на нарушенных территори-

ях. У эфемерофитов (эф.) обилие низкое; встречаются большей частью единично и очень редко — рассеянно. Обилие адвентивных видов в сорных группировках меняется в зависимости от метеорологической обстановки по годам. Более теплолюбивые южные виды появляются в засушливые годы, например, амброзия полынолистная и щетинник сизый, а ячмень гривастый в такие годы резко увеличивает свою численность.

В адвентивной флоре города преобладают ксенофиты (ксен.) — 84 вида. Эргазиофигофитов (эргф.) — растений, дичающих из культуры, почти вдвое меньше — 46 видов (см. таблицу). Преобладание эфемерофитов (70 видов) — следствие интенсификации воздействия на растительность города и суровости континентального кламата Зауралья. Количество их не постоянно, просматривается тенденция к его увеличению в связи с возрастающими перевозками сельскохозяйственных грузов. Доля агриофитов (агр.) — видов, натурализовавшихся в природных условиях, ничтожно мала, всего три вида: элодея канадская, вязель пестрый и чертополох термера. Сюда же можно отнести клен ясенелистный, распространившийся самосевом не только на территории города, но и в его лесопарках. Преобладают виды американского происхождения (43), ирано-туранские по численности занимают второе место (37). Североамериканский элемент в адвентивной флоре города и его окрестностей представлен в основном растениями-интродуцентами. К этой группе относятся три вида южноамериканского происхождения (настурция, картофель, помидоры). В основном это декоративные травянистые растения — цветы и овощные культуры; древесные — тополь бальзамический, клен ясенелистный; кустарники — арония черноплодная, смородина золотистая, лох серебристый, снежноягодник белый.

Древесные и кустарники хорошо плодоносят в условиях города. Семена вызревают и дают всходы, поселяясь на нарушенных местообитаниях не только в городе, но и в пригороде. Так, тополь бальзамический и клен ясенелистный дают обильный самосев и часто трудно судить, являются ли они посадками или это самосев. То же можно сказать и об ирге колосистой в пригородных лесопарках, куда она заносится птицами из коллективных садов и с искусственных посадок. В целом в этой группе преобладают эфемерофиты (34 вида) — большей частью травянистые растения; эпекофитов девять и один — агриофит элодея канадская — встречается во всех водоемах области.

Ирано-туранский элемент представлен в основном рудеральными и сегетальными сорняками, постоянно присутствующими на сорных местообитаниях в городе и на полях близлежащих овощеводческих совхозов. Поэтому эпекофитов среди них вдвое больше (26 видов), чем эфемерофитов (11 видов), при явном преобладании непреднамеренно занесенных видов-ксенофитов (32 вида); эргазиофигофитов всего пять видов.

Североамериканский элемент в адвентивной флоре г. Свердловска

Вид	Обилие в сорных группировках	Способ иммиграции	Способ достигнутой натурализации
Hordeum jubatum	sp.-gr.	Ксен.	Эпек.
Zea mays	sol.	Эргф.	Эф.
Eschoelschlzia californica	un.	Эргф.	Эф.
Populus balsamifera	sp.-gr.	Эргф.	Эпек.
Amaranthus retroflexus	sp.	Ксен.	Эпек.
A. albus	un.	Ксен.	Эф.
Lepidium densiflorum	sol.	Ксен.	Эпек.
Ribes aureum	sol.	Эргф.	Эф.
Physocarpum opulifolius	sol.	Эргф.	Эф.
Amelanchier spicata	sol.	Эргф.	Эпек.
Aronia melanocarpa	sol.	Эргф.	Эф.
Padus virginiana	sol.	Эргф.	Эф.
Lupinus polyphyllus	sol.	Эргф.	Эф.
Phaseolus vulgaris	sol.	Эргф.	Эф.
Acer negundo	sp.-gr.	Эргф.	Эпек.
Elodea canadensis	cop_1	Ксен.	Агр.
Elaeagnus argentea	sol.	Эргф.	Эф.
Epilobium adenocaulon	sol.	Ксен.	Эф.
Tropaeolus majus	sol.	Эргф.	Эф.
Clarkia elegans	un.	Эргф.	Эф.
Cuscuta campestris	un.	Ксен.	Эф.
Partenocissus inserta	sol.	Эргф.	Эф.
Calystegia inflata	sol.	Эргф.	Эф.
Collomia linearis	sol.	Ксен.	Эпек.
Nicotiana rustica	sol.	Эргф.	Эф.
Physalis ixocarpa	sol.	Эргф.	Эф.
Lycopersicum esculentum	sol.	Эргф.	Эф.
Solanum tuberosum	sol.	Эргф.	Эф.
Datura stramonium	sol.	Ксен.	Эф.
Phacelia tanacetifolia	sol.	Ксен.	Эф.
Phlox paniculata	sol.	Эргф.	Эф.
Cymphrocarpus albus	sol.	Эргф.	Эф.
Cucurbita pepo	sol.	Эргф.	Эф.
Echinocystis lobata	sol.	Эргф.	Эф.
Ambrosia artemisifolia	un.	Ксен.	Эф.
Chamomilla suaveolens	sp.	Ксен.	Эпек.
Cosmos bipinnatus	sol.	Эргф.	Эф.
Erigeron canadensis	sol.	Ксен.	Эф.
Helianthus annus	sol.	Эргф.	Эф.
H. tuberosus	sol.	Эргф.	Эф.
Gaillardia aristata	sol.	Эргф.	Эф.
Galinsoga parviflora	sol.	Ксен.	Эф.
Solidago canadensis	sol.	Эргф.	Эпек.
Tagetes patula	sol.	Эргф.	Эф.
Ирано-туранский элемент			
Avena fatua	sp.	Ксен.	Эпек.
Echinochloa crusgalli	sp.	Ксен.	Эпек.
Puccinellia distans	sp.	Ксен.	Эпек.
Papaver somniferum	sol.	Эргф.	Эф.
Cannabis ruderalis	sol.	Ксен.	Эпек.

Продолжение таблицы

Вид	Обилие в сорных группировках	Способ иммиграции	Способ достигнутой натурализации
Atriplex hortensis	sp.	Ксен.	Эпек.
A. patula	sp.	Ксен.	Эпек.
A. littoralis	sol.	Ксен.	Эф.
Chenopodium album	sp.	Ксен.	Эпек.
C. glaucum	sp.	Ксен.	Эпек.
C. rubrum	sol.	Ксен.	Эф.
Salsola collina	sol.	Ксен.	Эф.
Sisimbrium loeselii	sp.	Ксен.	Эпек.
S. officinale	sol.	Ксен.	Эпек.
Descurainia sophia	sp.	Ксен.	Эпек.
Brassica campestris	sol.	Ксен.	Эпек.
Choriospora tenella	sol.	Ксен.	Эф.
Berteroa incana	sol.-sp.	Ксен.	Эпек.
Erucastrum armoracioides	sol.	Ксен.	Эф.
Lepidium ruderale	sp.	Ксен.	Эпек.
L. latifolium	sol.	Ксен.	Эф.
Thlaspi arvense	sp.	Ксен.	Эпек.
Capsella bursa-pastoris	sp.	Ксен.	Эпек.
Medicago sativa	sp.	Ксен.-эргф.	Эпек.
Melilotus officinalis	sp.	Ксен.	Эпек.
M. albus	sp.	Ксен.	Эпек.
Pisum sativum	sp.	Эргф.	Эф.
Coriandrum sativum	sol.	Эргф.	Эф.
Hippophae rhamnoides	sol.	Эргф.	Эф.
Malva pusilla	sol.	Ксен.	Эпек.
M. crispa	sol.	Ксен.	Эф.
Geranium sibiricum	sol.	Ксен.	Эпек.
Asperugo procumbens	sp.	Ксен.	Эпек.
Lactuca tatarica	sol.	Ксен.	Эпек.
Saussurea amara	sol.	Ксен.	Эпек.
Artemisia absinthium	sol.	Ксен.	Эпек.
A. sieversiana	sp.	Ксен.	Эпек.
Средиземноморский элемент			
Apera spica venti	sol.	Ксен.	Эф.
Aegilops cylindrica	sol.	Ксен.	Эф.
Setaria viridis	sol.-sp.	Ксен.	Эпек.
S. glauca	sol.	Ксен.	Эф.
Urtica urens	sol.	Ксен.	Эпек.
Chenopodium foliosum	sol.	Ксен.	Эф.
Spergula sativa	sol.	Ксен.	Эпек.
Sinapis arvensis	sp.	Ксен.	Эпек.
Dianthus barbatus	sol.	Эргф.	Эф.
Raphanum raphanistrum	sol.	Ксен.	Эф.
Reseda lutea	sol.	Ксен.	Эф.
Fumaria officinalis	sol.-sp.	Ксен.	Эпек.
Lepidium latifolium	sol.-sp.	Ксен.	Эф.
Vicia hirsuta	sol.	Ксен.	Эф.
Euphorbia helioscopia	sol.	Ксен.	Эпек.
Viola arvensis	sol.-sp.	Ксен.	Эпек.
Syringa vulgaris	sol.	Эргф.	Эпек.

Вид	Обилие в сорных группировках	Способ иммиграции	Способ достигнутой натурализации
Galium spurium	sol.	Ксен.	Эпек.
Lycopsis arvensis	sol.	Ксен.	Эф.
Calendula officinalis	sol.	Эргф.	Эф.
Chamomilla recutita	sol.	Ксен.	Эф.
Carduus thoermeri	sol.	Ксен.	Агр.
Европейский элемент			
Papaver rhoeas	sol.	Ксен.	Эф.
Melandrium album	sol.-sp.	Ксен.	Эпек.
Armoracia rusticana	sol.	Эргф.	Эпек.
Hesperis matronalis	sol.	Эргф.	Эф.
Bunias orientalis	sol.	Ксен.	Эпек.
Aquilegia vulgaris	sol.	Эргф.	Эф.
Thalictrum lucidum	sol.	Ксен.	Эф.
Coronilla varia	sol.	Ксен.	Агр.
Lotus corniculatus	sp.	Эргф.	Эпек.
Hyoscyamus niger	sp.	Ксен.	Эпек.
Myosotis arvensis	sol.	Ксен.	Эф.
Pyrethrum parthenium	sol.	Эргф.	Эф.
Senecio viscosus	sol.	Ксен.	Эф.
Сибирский элемент			
Elymus sibiricus	sol.	Ксен.	Эф.
Puccinellia hauptiana	sol.	Ксен.	Эф.
Potentilla supina	sp.	Ксен.	Эпек.
P. virgata	sol.	Ксен.	Эпек.
Caragana arborescens	sp.	Эргф.	Эпек.
Dracocephalum nutans	sp.	Ксен.	Эпек.
Sambucus sibirica	sol.	Ксен.	Эпек.
Lonicera altaica	sol.	Эргф.	Эпек.
Lactuca altaica	sol.	Ксен.	Эф.
Восточноазиатский элемент			
Echinochloa crus-galli	sp.	Ксен.	Эпек.
Polygonum laxmannii	sol.	Ксен.	Эф.
Axyris amaranthoides	sp.	Ксен.	Эпек.
Fagopyrum tataricum	sol.	Ксен.	Эф.
Pirus ussuriensis	sol.	Эргф.	Эпек.
Malus baccata	sol.	Эргф.	Эпек.
Ulmus pumila	sol.	Эргф.	Эф.

Среди средиземноморского элемента (22 вида) как и среди ирано-туранского, превалируют сорные виды. Ксенофитов 19 видов, эргазиофигофитов всего три (сирень, цветы — календула лекарственная и гвоздика турецкая), встречаются на строительных свалках и площадках, газонах и вокруг коллективных садов. Единственный агриофит — чертополох термера встречает-

ся по остепненным склонам холмов, краям дорог. Эфемерофитов 12, эпекофитов 9, в этой группе адвентивных видов почти поровну. Европейский элемент в адвентивной флоре представлен 13 видами, среди них только один вид можно отнести к агриофитам — вязель пестрый, встречающийся на выходах известняка. Сибирский и восточно-азиатский элементы в адвентивной флоре города наиболее малочисленны и насчитывают менее десятка видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск: Свердлгиз, 1937.

Дорогостайская Е. В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л.: Наука, 1972.

Сторожева М. М. Флора и растительность Уктусских гор (Средний Урал). Свердловск: УрО АН СССР, 1987.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1988.

СОДЕРЖАНИЕ

П. Л. Горчаковский, А. В. Абрамчук. Изменение флористического состава пойменных лугов в ходе антропогенной деградации 3
И. М. Скулкин. Изменение состава, структуры и продуктивности пойменных лугов о-ва Бубенский (Нижняя Обь) под влиянием сенокошения 16
Н. И. Игошева. Сезонная и разногодичная динамика продуктивности криофильных лугов 31
Л. М. Морозова. Изменение степной флоры Южного Урала под воздействием выпаса 51
В. В. Сконникова. Зацелинение залежей в степной зоне Челябинской области 66
М. А. Магомедова, Н. С. Корытин, М. Г. Нифонтова, А. Ю. Ендукин. Влияние выпаса оленей на лишайниковый покров сосновых лесов 72
В. П. Коробейникова. Воздействие гусеничного транспорта на растительность Крайнего Севера 80
М. А. Магомедова. Лишайники в растительном покрове Центрального водораздельного хребта на Северном Урале 86
А. В. Степанова. Возрастная структура и динамика ценопопуляций качима уральского 104
Н. П. Салмина, О. Н. Минеева. Пострекреационное изменение морфологических характеристик растений слабоостепненных группировок горы Косьвинский Камень (Северный Урал) 117
Е. А. Шурова. Адвентивная флора г. Свердловска и его окрестностей 128

УДК 633.2.03+502.5

Изменение флористического состава пойменных лугов в ходе антропогенной деградации. Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

На западном склоне Среднего Урала выявлены закономерности изменения флористического состава пойменных лугов на разных стадиях их деградации под влиянием сенокосного и пастбищного использования. Особое внимание уделено увеличению доли участия синантропных видов.

Табл. 6. Библиогр. 6 назв.

УДК 581.526.45+633.274.

Изменение состава, структуры и продуктивности пойменных лугов о-ва Бубенский (Нижняя Обь) под влиянием сенокошения. Скулкин И. М. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Рассмотрено влияние двухлетнего сенокошения на ряд признаков доминантов, видовой состав, запас надземной биомассы и ботанический состав сена шести типичных луговых сообществ низовьев Оби. Показано, что даже кратковременное сенокосное использование пойменных лугов в годы без затопления приводит к неблагоприятным структурным изменениям и существенному снижению продуктивности. Внедрение ценных низовых злаков в крупнозлаковые и осоковые травостои значительно отстает от скорости внедрения полусорного разнотравья.

Табл. 11. Библиогр. 10 назв.

УДК 581.524.31 : 581.526.45

Сезонная и разногодичная динамика продуктивности криофильных лугов. Игошева Н. И. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Проанализирована сезонная и разногодичная динамика высокогорных луговых сообществ, обладающих уникальным ритмом развития. Выявлено, что процессы нарастания и отмирания живой растительной массы криофильных лугов, а также накопление мертвой массы и ее разложение имеют волновой характер. Колебания по годам общего запаса фитомассы изученных луговых сообществ невелики.

Табл. 1. Ил. 8. Библиогр. 10 назв.

УДК 581.526.53(470.56)+581.524.33/34

Изменение степной флоры Южного Урала под воздействием выпаса. Морозова Л. М. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Проанализирован флористический состав степей при разных режимах хозяйственного использования. Прослежено изменение видового богатства, систематической структуры, соотношение жизненных форм растений, экологических и фитоценотических групп с увеличением пастбищных нагрузок. Приведен список растений, подлежащих государственной охране.

Табл. 3. Ил. 3. Библиогр. 19 назв.

УДК 581.526.53 : 502.56

Зацелинение залежей в степной зоне Челябинской области. Сконникова В. В. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Выделены стадии зацелинения с указанием различия в их видовом составе. Установлены общие закономерности и особенности демутации залежей в южностепном Зауралье.
Библиогр. 16 назв.

УДК 582.29 + 581.526

Влияние выпаса оленей на лишайниковый покров сосновых лесов. Магомедова М. А., Корытин Н. С., Нифонтова М. Г., Ендукин А. Ю. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

В северотаежных сосновых лесах восточных предгорий Урала и прилегающих территорий Западно-Сибирской низменности традиционно ведется зимний выпас оленей. Анализировали влияние выпаса на состав, структуру и продуктивность синузий лишайников в сосняках кустарничково-лишайниковых и кустарничково-зеленомошных.
Наиболее значимое воздействие оленей выражается в уменьшении покрытия лишайников, снижении их роли в целом в растительном покрове, от чего зависит и снижение запаса фитомассы. При наличии напочвенных лишайников эпифиты используются умеренно.
Табл. 4. Ил. 1.

УДК 583.26 + 581.43.

Воздействие гусеничного транспорта на растительность Крайнего Севера. Коробейникова В. П. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Приведен краткий обзор данных о масштабах и направленности трансформации экосистем Крайнего Севера СССР в результате воздействия внедорожного транспорта. Показано, что применение существующих вездеходных средств приводит к серьезным нарушениям растительного покрова, восстановление которого (в частности демутация) — процесс длящийся десятки, а иногда и сотни лет.
Библиогр. 23 назв.

УДК 582.29 + 581.526

Лишайники в растительном покрове Центрального водораздельного хребта на Северном Урале. Магомедова М. А. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Анализируется роль лишайников в растительном покрове горных лесов, подгольцовых редколесий и тундр. Показано изменение видового состава, видовой насыщенности, встречаемости, покрытия, запаса фитомассы эпигейных, эпифитных и эпилитных синузий лишайников. Обследованная территория расценивается как эталон растительности высокогорного Урала.
Табл. 4. Ил. 1. Библиогр. 10 назв.

УДК 581.524; 582.669.2 : 502.75

Возрастная структура и динамика ценопопуляций качима уральского. Степанова А. В. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Исследования возрастной и пространственной структуры ценопопуляций *Gypsophila uralensis* Less., проведенные в четырех различных местообитаниях на Северном и Южном Урале, вскрыли ряд интересных закономерностей влияния на структуру ценопопуляций различных эколого-фитоценотических условий.

Для качима уральского была сделана попытка показать связь между характером возрастного спектра и наиболее существенными биологическими свойствами этого вида, проанализировать особенности динамики его ценопопуляций в разных ценотических условиях и определить роль биотических и абиотических факторов в ней, а также механизмы устойчивости этих ценопопуляций.

Табл. 1. Ил. 5. Библиогр. 15 назв.

УДК 581.524.34

Пострекреационное изменение морфологических характеристик растений слабоостепненных группировок горы Косьвинский Камень (Северный Урал). Салмина Н. П., Минеева О. Н. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Указываются особенности и распространение высших растений на дунитовом отроге горы Косьвинский Камень при воздействии антропогенного фактора. Рассмотрен ряд морфологических признаков у уральских эндемиков.

Табл. 3. Библиогр. 10 назв.

УДК 581.9

Адвентивная флора г. Свердловска и его окрестностей. Шурова Е. А. // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала. Свердловск, 1991.

Впервые приводится список адвентивной флоры города, насчитывающий 130 видов высших растений. Даны подразделения видов по способу иммиграции, степень достигнутой натурализации и обилия в сорных группировках. Рассматривается количественное соотношение различных элементов флоры и степень их натурализации.

Табл. 1. Библиогр. 4 назв.