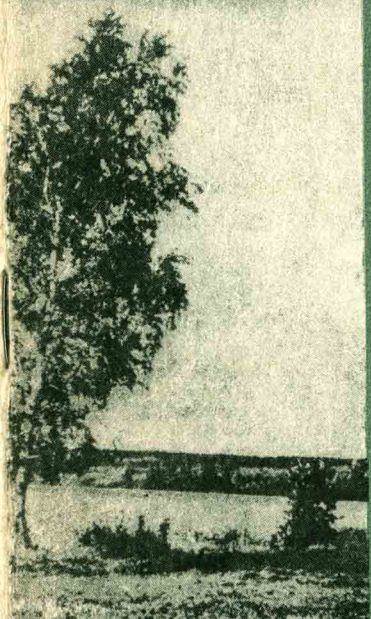


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ
НАУЧНЫЙ
ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЛЕСНЫХ И ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ РАВНИННОГО ЗАУРАЛЬЯ

СВЕРДЛОВСК • 1978

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЛЕСНЫХ И ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ РАВНИННОГО ЗАУРАЛЬЯ

ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ
ТАЛИЦКОГО СТАЦИОНАРА

СВЕРДЛОВСК • 1978

УДК 581.5+591.5

Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Информационные материалы. Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

В 1975—1977 гг. на Талицком стационаре Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР начаты исследования, основное направление которых — изучение структуры, функций и стабильности доминирующих популяций в лесных, луговых и водных экосистемах.

В данных информационных материалах приведены некоторые последние результаты изучения почвенных условий произрастания, фенологии пыления — цветения смежных популяций, возрастных изменений фотосинтеза, роли пожаров в естественном возобновлении сосны и биотопического распределения мелких млекопитающих в Припышминском лесном массиве подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов. По материалам исследований луговых биогеоценозов поймы р. Пышмы рассмотрены суточная динамика углекислотного баланса, численность и биомасса популяций озерника в старицах, сезонные изменения веса мозга у рыжей полевки. Показаны некоторые географические особенности саморепродукции сосны на границах лесной зоны Зауралья. Предложены апробированные на стационаре методы изучения динамики влажности лесного напочвенного покрова, возрастной структуры и дереворазрушающей деятельности базидиальных грибов.

Брошюра может быть полезна экологам широкого профиля, студентам и преподавателям биологических факультетов вузов.

Ответственный редактор **С. Н. Санников**

© УНЦ АН СССР, 1978.

В. П. ФИРСОВА

ПОЧВЫ ПРИПЫШМИНСКИХ БОРОВ И ЗАДАЧИ ИХ ДАЛЬНЕЙШЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Припышминские боры впервые были выделены в самостоятельный район дерново-подзолистых почв в сочетании с серыми лесными по древним террасам благодаря работам Е. Н. Ивановой (1954) и Л. С. Долговой (1954).

Сведения о морфологическом строении, механическом составе и некоторых химических свойствах почв этой территории появились позднее (Надеждин, 1960; Зубарева, 1960; Санников, 1961). Исходя из немногочисленных данных, которыми располагал Б. В. Надеждин, был сделан вывод, что в Припышминских борах господствуют почвы подзолистого типа, но не типичные, а преимущественно дерново-подзолистые, и что дерновый процесс в связи с изменением растительности получает все более интенсивное развитие.

В дальнейшем на территории Припышминских боров было проведено многолетнее (1957—1964 гг.) изучение динамики почвенных и микробиологических процессов в дерново-подзолистых почвах под пологом леса, на вырубках и огнищах. В результате этих исследований получены данные о валовом химическом составе почв некоторых типов сосновых лесов, о качественном составе гумуса и особенностях сезонной миграции водорастворимых веществ. Выдвинута гипотеза, что оподзоливание боровых почв обусловлено прошлыми периодами почвообразования, так как на современном этапе их развития восходящая миграция веществ преобладает над нисходящей, и что дерновый процесс не получает здесь значительного развития вследствие бедности основаниями песчаных почвообразующих пород (Фирсова, 1964а).

На примере почв Припышминских боров был выяснен вопрос о роли отрицательных температур (зимнее промерзание) на накопление азота (Арефьева, 1963; Арефьева, Колесников, 1964), водорастворимых гумуса, кальция, магния и суммы подвижных минеральных веществ (Фирсова, 1964а).

Наряду с выяснением генетической сущности дерново-подзолистых почв, формирующихся в описываемом регионе Зауралья, решались также некоторые вопросы, имеющие прикладное значение. В частности, оценивалось влияние лесохозяйственных мероприятий (рубка леса, огневая очистка лесосек) на физические, химические свойства и микробиологическую активность почв. Установлено, что в легких по механическому составу дерново-подзолистых почвах, подвергшихся действию огня, в первые годы сильно изменяется водный режим, уменьшается объемный вес почвы и увеличивается ее скважность. В последующем (спустя еще 2—3 года) наблюдается

уплотнение почв на огнищах (Фирсова, 1963). Наиболее существенные изменения происходят в химическом составе почв, подвергшихся действию высоких температур: увеличивается содержание зольных элементов не только в результате поступления их при сжигании порубочных остатков и подстилки, но и, очевидно, вследствие повышения подвижности минеральных веществ при нагревании почвенной массы (Фирсова, 1964а, б; 1965). Особый интерес в этом отношении представляют данные З. Н. Арефьевой (1963), З. Н. Арефьевой и Б. П. Колесникова (1964), свидетельствующие о значительном изменении азотного режима почв. На первом этапе после огневой очистки сплошных вырубок наблюдается усиление процесса аммонификации в результате химического окисления органического вещества, на втором — резкое снижение содержания аммиака и образование нитратов.

Под действием огня активизируется микробиологическая деятельность в почвах. Увеличивается количество аммонифицирующих и целлюлозоразлагающих бактерий, создаются условия для развития нитрификаторов, уменьшается количество денитрифицирующих бактерий и грибов (Хренова, 1963; Кулай, 1966). На примере дерново-подзолистых почв Припышминских боров не только был подтвержден четкий ризосферный эффект, но и установлена зависимость соотношения различных групп микроорганизмов от вида и возраста древесной породы.

Таким образом, при помощи огня можно в некоторой степени повышать плодородие лесных дерново-подзолистых почв, и, следовательно, способствовать увеличению продуктивности произрастающих лесов. Как показали исследования С. Н. Санникова (1961), улучшение питательного режима почв гарей сопровождалось увеличением роста и веса сеянцев сосны.

Приведенный обзор литературы показывает, что о почвах Припышминских боров к настоящему времени накоплен значительный материал. Между тем, вопросы взаимосвязи лесной растительности с почвами и особенности круговорота веществ системе почва — растение не получили освещения. В связи с этим дальнейшее исследование почв Припышминских боров, этого уникального по производительности лесного массива, должно быть направлено на изучение следующих проблем: скорости разложения опада и подстилок и роли условий среды в этом процессе; определения запасов азота и зольных элементов в подстилках; выяснения скорости миграции зольных элементов и водорастворимых веществ в системе подстилка — почва; изучения особенностей формирования гумусового профиля почв в разных лесорастительных условиях; дальнейшего исследования влияния лесных пожаров на режим питания древесных растений. В работе необходимо широко использовать новые методы стационарных и лабораторных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Арефьева З. Н. Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах.— Почвы и гидрологический режим лесов Урала. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 36. Свердловск, 1963.

Арефьева З. Н., Колесников Б. П. Динамика аммиачного и нитратного азота в лесных почвах Зауралья при низких и высоких температурах. — Почвоведение, 1964, № 3.

Долгова Л. С. Почвы Зауральской лесостепи в пределах восточных районов Свердловской области. — Почвенно-географические исследования на Урале. Труды Почв. ин-та им. Докучаева, т. 43. М., 1954.

Зубарева Р. С. Лесная растительность Припышминских боров Зауралья. — Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 19, Свердловск, 1960.

Иванова Е. Н. Почвы южной тайги Зауралья. — Почвенно-географические исследования на Урале. Труды Почв. ин-та им. Докучаева, т. 43. М., 1954.

Кулай Г. А. Микрофлора ризосферы сосны и березы. — Лесные почвы Урала. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 55. Свердловск, 1966.

Надеждин Б. В. Об условиях почвообразования в Припышминских борах Свердловской области. — Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 19. Свердловск, 1960.

Санников С. Н. Естественное возобновление сосны и меры содействия ему в Припышминских борах. Свердловск, 1961 (УФАН СССР).

Фирсова В. П. Влияние огневой очистки лесосек на водно-физические свойства почв сосновых лесов юго-востока Свердловской области. — Почвы и гидрологический режим лесов Урала. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 36. Свердловск, 1963.

Фирсова В. П. Динамика водорастворимых веществ в лесных дерново-подзолистых почвах Припышминского борового массива, — Почвоведение. 1964а, № 9.

Фирсова В. П. Влияние огня на физико-химические и микробиологические свойства дерново-подзолистых легкосуглинистых почв Припышминского борового массива. — Сб. докладов III межобластной конф. почвоведов и агрохимиков Среднего Поволжья и Южного Урала. Куйбышевское кн. изд-во, 1964б.

Фирсова В. П. Влияние лесохозяйственных мероприятий на содержание и динамику водорастворимых веществ в дерново-подзолистых почвах. — Почвоведение, 1965, № 6.

Хренова Г. С. Влияние огня на микрофлору лесных почв Припышминских боров Зауралья. — Почвы и гидрологический режим лесов Урала. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 36. Свердловск, 1963.

Л. Н. ДОБРИНСКИЙ, Ю. М. МАЛАФЕЕВ,
Ф. В. КРЯЖИМСКИЙ

МАТЕРИАЛЫ ПО СУТОЧНОЙ ДИНАМИКЕ УГЛЕКИСЛОТНОГО БАЛАНСА ЛУГОВОГО ФИТОЦЕНОЗА

Для каждого фитоценоза характерен определенный тип динамики баланса углекислого газа. В вегетационный сезон он обусловливается главным образом соотношением активно-

сти фотосинтеза растений, с одной стороны, и интенсивности дыхания растений и поступления CO_2 из почвы — с другой. Поток углекислого газа над растительным пологом имеет четкую суточную ритмику: днем атмосферный поток CO_2 направлен вниз, а в ночное время — вверх. В период активного фотосинтеза приток двуокиси углерода из слоя воздуха над растениями является основным источником CO_2 для них. Однако на других этапах вегетационного периода, а также ночью, поток CO_2 из почвы может составлять существенную часть углекислотного баланса растительного сообщества (Гиршович, Кобак, 1968).

Наиболее подробно к настоящему времени изучена динамика баланса углекислого газа в агрофитоценозах (Inoue, 1958; Lemon, 1960; Monteith, 1962; Гиршович, Кобак, 1968; Гиршович, 1968, и др.). Естественные растительные сообщества в этом плане исследованы менее полно. Между тем, работы подобного рода представляют большой практический интерес, поскольку дают возможность судить о продуктивности различных типов фитоценозов. Кроме того, изучение динамики баланса углекислого газа в биогеоценозах в различные фазы динамики численности доминирующих зеленоядных животных позволит получить интегральную количественную оценку влияния консументов на фотосинтетическую активность растительных компонентов.

Полевые работы проводились в июне 1975 г. на Талицком стационаре Института экологии растений и животных, расположенном на юго-востоке Свердловской области в подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов Зауралья. Опытные площадки закладывались на злаково-мелкотравном лугу в пойме р. Пышмы. Общее проективное покрытие травостоя составляло 95—97%. В составе фитоценоза доминировали тимофеевка, герань луговая, тысячелистник, овсец, морковник, кровохлебка, мышиный горошек, клубника полевая, фиалка собачья, чина луговая, вероника колосистая, овсяница овечья.

Динамика углекислотного баланса растительных сообществ изучалась с помощью ранее разработанной нами методики, основанной на использовании инфракрасного газоанализатора ОА-5501 (Добринский, Малафеев, Гашева, 1975; Добринский, Малафеев, 1975). Следует отметить, что исследования проводились в крайне засушливый вегетационный период. Поэтому полученные данные (табл. 1), вероятно, характеризуют нижнюю границу продуктивности злаково-мелкотравных лугов поймы р. Пышмы. Анализ показывает, что наиболее высокая фотосинтетическая активность изученного фитоценоза приходится на 8 *ч*. К 11 *ч*, по-видимому в связи с увеличением водного дефицита в тканях растений, ассимиляция CO_2 снижается в 1,5 раза, а в 14 *ч* отмечается второй, хотя и нечетко выраженный, пик этого процесса.

На основе представленных в табл. 1 материалов были проведены ориентировочные подсчеты количества кислорода, продуцируемого растениями злаково-мелкотравного луга. Оказалось, что в конце июня луговая растительность выделяет около 210 тыс. *л* кислорода на 1 *га* в сутки.

Известно, насколько существенным может быть косвенное влияние консументов на функциональную активность растительных сообществ (Злотин, Ходашова, 1974). Мы сделали попытку количественно оценить масштабы прямого и косвен-

Таблица 1

Суточная динамика баланса CO_2 в фитоценозе злаково-мелкотравного луга* (над чертой — *мл·м²/ч*, под чертой — *мл·г/ч*)

№ опытной площадки	Воздушно-сухая фитомасса, *г*	Время суток, *ч*						
		8	11	14	17	20	23	5
		Освещенность, тыс. *лк*						
		19	32	35	23	9	0,05	5
		Температура воздуха, ° С						
		17	20	26	26	24	22	7
1	352	—1800 / —5,1	—1237 / —3,5	—1462 / —4,1	—1125 / —3,2	—900 / —2,5	+112 / +0,3	+293 / +0,8
2	277	—1575 / —5,7	—675 / —2,4	—787 / —2,8	—675 / —2,4	—787 / —2,8	0 / 0	+180 / +0,6
3	297	—1462 / —4,9	—1237 / —4,2	—1349 / —4,5	—675 / —2,3	—675 / —2,3	+112 / +0,4	+68 / +0,2
4	326	—1575 / —4,8	—1012 / —3,1	—1237 / —3,8	—787 / —2,4	—787 / —2,4	+112 / +0,3	+68 / +0,2
Средний показатель	313	—1597 / —5,1	—1035 / —3,3	—1214 / —3,8	—810 / —2,6	—787 / —2,5	+90 / +0,3	+158 / +0,5

* Почвенный поток CO_2 учитывался путем сложения его абсолютной величины с величиной видимого фотосинтеза. Знак + свидетельствует о преобладании процесса выделения CO_2 над его поглощением, — указывает на обратное соотношение.

ного влияния мышевидных грызунов на продуктивность широкотравного луга, используя в качестве модельного объекта полевку-экономку (*Microtus oeconomus* Pall.).

Площадь опытного участка составляла 1 *м²*, общее проективное покрытие растений 98%. В видовом составе преобладали горец змеиный, василистник, лабазник, чина луговая, герань луговая, осот полевой, хвощ лесной, лютик едкий, щучка дернистая, борщевик сибирский, щавель конский, подмаренник северный, вика лесная, канареечник. Замеры интенсивности

поглощения CO_2 растительным сообществом опытного участка до выпуска на него полевки проводились 25 июня в 16 *ч* (освещенность 24 тыс. *лк*, температура воздуха 20° С). Влияние полевки на фитоценоз оценивалось 29 июня в 9 *ч* (освещенность 23 тыс. *лк*, температура воздуха 24° С).

Таблица 2

Влияние прямой и косвенной деятельности полевки-экономки на углекислотный баланс пойменного широкотравного луга

Участок	Интенсивность поглощения CO_2, *мл·м²/ч*		Разница интенсивности поглощения CO_2 в опыте по сравнению с контролем	
	до опыта	после опыта	*мл·м²/ч*	%
Опытный . . .	2137	395	550*	58
Контрольный	1913	844		

* Расчет баланса CO_2 выполнен исходя из допущения о пропорциональности изменений интенсивности фотосинтеза на смежных участках с примерно одинаковой структурой и видовым составом травостоя.

Установлено, что крупная полевка-экономка (вес 67 *г*) за 40 *ч* пребывания на опытной площадке снижает ассимиляцию CO_2 растительным сообществом широкотравного луга на 550 *мл·м²/ч*, или на 58%. За сутки соответствующие цифры составляют 330 *мл* и 35% (табл. 2). Зная воздушно-сухой вес фитомассы на экспериментальных площадках и суточную потребность полевки в кормах, можно ориентировочно определить масштабы прямого и косвенного влияния грызунов на функционирование растительного сообщества. Расчеты показали, что косвенное влияние полевок-экономок на фотосинтетическую активность фитоценоза (в результате повреждения ими части травостоя) в рассматриваемом случае оказалось в три раза выше их прямого воздействия, выражающегося в поедании определенного количества растительной массы.

Полученные материалы позволяют говорить о том, что в годы высокой численности зеленоядных мышевидных грызунов они могут существенно влиять на динамику углекислотного баланса луговых биогеоценозов, а, следовательно, и на их продуктивность.

ЛИТЕРАТУРА

Гиршович Ю. Е. Методика исследования углекислотного газообмена растительных сообществ. — Труды Главной геофиз. обсерватории, вып. 229. М., Гидрометеоиздат, 1968.

Гиршович Ю. Е., Кобак К. И. Исследования фотосинтетической деятельности агрофитоценоза. — Труды Главной геофиз. обсерватории, вып. 229. М., Гидрометеоиздат, 1968.

Злотин Р. И., Ходашева К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., «Наука», 1974.
Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения суточного баланса углекислого газа в биогеоценозах, — Тезисы докл. II биоценолог. конф. Л., «Наука», 1975.
Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М., Гашева А. Ф. Опыт оценки влияния растительноядных животных на фитоценоз в показателях его фотосинтезирующей активности. М., «Наука», 1975.
Inoue E., a.o. The aerodynamic measurement of photosynthesis over the wheat field.— J. Agric. Met., 1958, vol. 13.
Lemon E. Photosynthess under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field.— Agronomy J., 1960, 52, 12, vol. 52.
Monteith J. L. Measurement and interpretation of carbon dioxide fluxes in field.— Netherl. J. Agric. Sci., 1962, vol. 10, N 5.

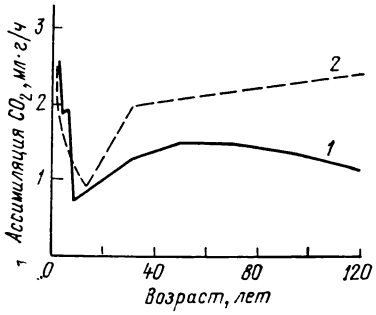
С. Н. САННИКОВ, Л. Н. ДОБРИНСКИЙ, Ю. М. МАЛАФЕЕВ, Н. С. САННИКОВА

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Для расшифровки механизмов выживания, роста, взаимоотношений особей в биоценозах и понимания «адаптивной стратегии» популяций необходим количественный анализ степени соответствия условий внешней среды требованиям организмов на различных стадиях онтогенеза.

Главная трудность в решении проблемы заключается не в регистрации режимов местообитания. Для этой цели разработаны достаточно быстрые и точные методы. Все дело в том, что для большинства природных популяций до сих пор не установлены эколого-физиологические показатели, отражающие возрастную смену их реакций на факторы среды. Так, если говорить о возрастных изменениях в «световой экологии» сосны (*Pinus silvestris* L.), то мы по-прежнему не можем ответить на многие простые, но весьма важные вопросы лесоводства. Например, каковы минимум и оптимум «светового довольствия» для выживания и развития подроста, сформировавшегося в тени лесного полога; какими различиями в теневыносливости и предпочитаемой освещенности характеризуются сеянцы и взрослые деревья, выросшие при полном доступе света и т. п.

Попытка хотя бы в первом приближении дать ответ на эти вопросы и была целью сравнительных определений фотосинтеза у всходов и деревьев сосны различного возраста, проведенных нами в 1975 г. в Еланском лесничестве Талицкого лесхоза (Припышминский лесной массив, подзона сосново-березовых лесов равнинного Зауралья).



Возрастная динамика интенсивности нетто-фотосинтеза и продуктивности ассимиляции хвои сосны. *1* — нетто-ассимиляция (1 *г* сухого вещества на 1 *г* хвои в год); *2* — нетто-фотосинтез CO_2.

Объект и методы. В качестве объекта исследований взяты сеянцы сосны трехмесячного, двух- и четырехлетнего возраста в питомнике и деревья 13, 26 и 120-летнего возраста на смежной опушке леса.

Интенсивность нетто-ассимиляции CO_2 (с вычетом поправки на дыхание растений и «почвенное дыхание») определялась с помощью метода, предусматривающего использование инфракрасного газоанализатора ОА-550Ї (Добринский, Малафеев, 1975). Сеянцы сосны на грядках или срезанные ветви деревьев, помещенные в ведра с водой, накрывались ассимиляционной камерой из органического стекла. Высота камеры 75 *см*, площадь основания 100×100 *см*. Время экспозиции 2 *мин*, повторность 2—3-кратная. Пробы воздуха для определения концентрации CO_2 засасывали из камеры в гофрированные полиэтиленовые фляжки. Контрольные измерения «дыхания почвы» выполняли на поверхности гряд, лишенной растений.

Интенсивность общей солнечной радиации при каждой экспозиции хвои регистрировалась люксметром Ю-16. В течение всего периода наблюдений, проведенных в безоблачную погоду с 16 до 18 *ч* 2 июля, освещенность изменялась в сравнительно узких пределах — от 38 до 50 тыс. *лк*, а температура воздуха оставалась постоянной (24° С).

Работоспособность хвои сеянцев при низкой интенсивности света, предположительно близкой к компенсационному пункту (Lyr и др., 1967), выяснялась в дополнительной серии наблюдений. Затенение в камере создавалось необходимым числом слоев марли. По окончании наблюдений со всех изучавшихся растений собрана хвоя и определен ее воздушно-сухой вес по годам формирования.

Результаты. При близких условиях освещения интенсивность нетто-фотосинтеза (см. рисунок), выраженная в *мл* CO_2, поглощенного 1 *г* хвои за 1 *ч*, оказалась у двулетних всходов (1,8 *мл·г/ч*) примерно в полтора раза, у четырехлетних сеянцев (1,4) в два раза, а у 13-летних сосенок (0,9) в три раза ниже, чем у трехмесячных всходов (2,4). Это подтверждают полученные «весовым» методом данные Раттера (Rutter, 1957) и наши (Санников, 1976) о постепенном снижении ассимиляционной способности хвои ювенильных сосенок в первые 5—12 лет их жизни.

У 26-летнего одиночно растущего дерева нетто-фотосинтез (1,9 *мл*) снова возрос — приблизительно вдвое по сравнению с 13-летним деревцем. И, наконец, у взрослого 120-летнего дерева ассимиляция CO_2 достигла, как и у всходов первого года жизни, 2,4 *мл·г/ч*.

В целом, двухвершинная кривая возрастной динамики фотосинтеза почти полностью совпадает по форме с кривой нетто-ассимиляции, полученной нами ранее (Санников, 1976) на основе экспериментальных и литературных данных о величине прироста сухого вещества деревьев различного возраста, продуцированного 1 *г* хвои за вегетационный период. Провал кривой, в 10—13-летнем возрасте, установленный двумя совершенно разными методами, пока трудно объясним. Возможно, это «декомпенсация», связанная с самозатенением ранее сформировавшейся хвои «светового» типа, резко возросшим после смыкания крон сосенок. Если такая гипотеза подтвердится, то изреживанием молодняков в 6—8-летнем возрасте («осветление») можно предотвратить снижение нетто-фотосинтеза и повысить продуктивность древостоя.

Нетто-фотосинтез (CO_2 *мл·г/ч*) сеянцев сосны разного возраста при различных уровнях освещенности следующий:

Освещенность тыс. *лк*	1 год	2 года	4 года
46—50	2,4	1,8	1,4
8—9	—	1,0	0,7
3—4	0,6	0,25	—

Экстраполируя приведенные фотосинтетические реакции сеянцев на затенение, можно предположить, что компенсационные пункты примерно составляют: для всходов первого года жизни 1,5—2,0 тыс. *лк*, для двулетних всходов 2,5—3,0 тыс. *лк*, для четырехлетних сосенок 5—6 тыс. *лк*. Таким образом, прослеживается существенное снижение с возрастом теневыносливости сеянцев. Это означает, в частности, что причиной отмирания подроста сосны под пологом леса может быть не столько корневая конкуренция древостоя, которая изменяется сравнительно медленно, сколько быстро нарастающая декомпенсация ассимиляционого баланса.

ЛИТЕРАТУРА

Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. Методика изучения суточного баланса углекислого газа в биогеоценозах.— Тезисы докл. II биогеоценолог. конф. Л., «Наука», 1975.

Санников С. Н. Возрастная биология сосны в Зауралье. — Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 101. Свердловск, 1976.

Lyr H., Polster H., Fiedler H.-J. Geholzphysiologie. Jena, VEB Gustav-Fischer Verlag. 1967.
Rutter A. J. Studies in the growth of young plants of *Pinus silvestris* L. I. The annual cycle of assimilation and growth. Ann. of Botany, 1957, vol. 21.

И. В. ГРИШИНА

ФЕНОЛОГИЯ ВЫЛЕТА ПЫЛЬЦЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ НА БОЛОТЕ И СУХОДОЛЕ

Определение степени изоляции, миграции и границ популяций — проблема эволюционной экологии (Шварц, 1969; Stern, Roche, 1974). Одним из видов биологической изоляции популяций, ведущей к их микроэволюционной дивергенции, является разновременность созревания и распространения половых продуктов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

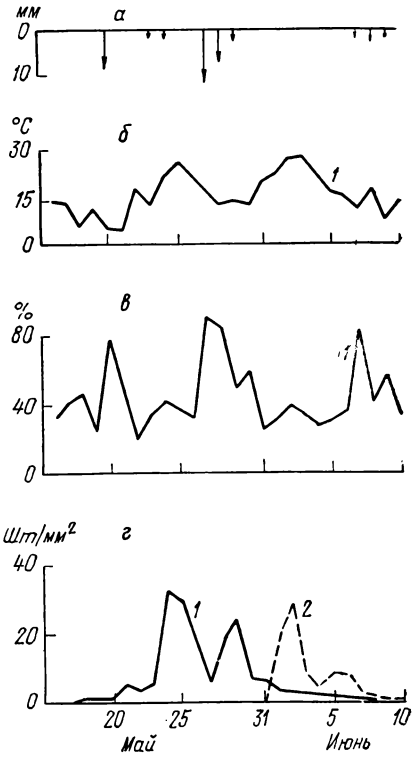
Ранее нами были показаны существенные различия в сроках пыления и «цветения» популяций сосны (*Pinus silvestris* L.) в заболоченных и суходольных типах сосновых лесов Зауралья (Санников, Санникова, Гришина, 1976). Однако интенсивность вылета пыльцы определялась приблизительно — по доле особей, участвующих в пылении — цветении (в процентах к общему количеству деревьев в выборке). Количественная оценка степени изоляции соседних популяций может быть получена лишь на основе показателей концентрации («потока») пыльцы в зоне крон деревьев в период восприимчивости женских мегастробил («effective pollen catch» по Sarvas, 1962). Именно это и составляло цель нашей работы, проведенной в 1975 г. в Припышминском лесном массиве подзоны сосново-березовых лесов [1].

Объект и методы. В качестве объекта были выбраны смежные участки суходольного (вересково-брусничного) и заболоченного (багульниково-сфагнового) сосняков в квартале № 24 Юшалинского лесничества Тугулымского лесхоза. Для улавливания пыльцы использовали пробирки, смазанные тонким слоем вазелина. Пыльцеприемники устанавливали на шестах в зоне крон деревьев в 20—25-кратной повторности и сменяли ежедневно в 21—22 *ч*. О способности женских стробил (на тех же деревьях) к восприятию пыльцы судили по степени раскрытия плодовых чешуй (Котелова, 1956). Количество пыльцевых зерен на 1 *мм*^{2} («пыльцевой поток») подсчитывали под микроскопом МБС-1. Всего было просмотрено 1226

[1] Работа выполнена под руководством С. Н. Санникова.

проб. Результаты учетов обработаны статистически. Погодные условия периода наблюдений учтены по данным Тугулымской метеостанции, расположенной в 20 *км* к востоку от объекта.

Результаты. Пыление на суходольном участке началось 21 мая (см. рисунок), когда сумма среднесуточных температур воздуха, превышающих +5° С, составила 239°. В первые три дня, которые отличались прохладной погодой, поток пыльцы за сутки был не более пяти зерен на 1 *мм*². Затем в связи с резким ростом температуры (до 22—27°, см. рис., *б*) и падением относительной влажности воздуха (до 31—40% в полдень) несмотря на небольшой дождь 24 мая разлет пыльцы достиг максимума (22—47 *шт/мм*²). Сильный дождь, выпавший 27 мая и смочивший пыльцу, сопровождавшийся снижением температуры (до 8°) и высокой атмосферной влажностью (91%), объясняет резкий провал в средней части диаграммы пыления суходольной сосны. В последующие два дня даже на фоне дождей повышение температуры воздуха до 14—18° вызвало новую вспышку пыления. Вылет основной массы пыльцы на суходоле завершился до 30 мая. Незначительный (2—6 *шт/мм*²) постепенно затухающий лёт пыльцы продолжался и позднее, но доля этого шлейфа пыльцевого потока не превысила 10% его общей массы.



Динамика пыления суходольной (*1*) и болотной (*2*) популяций сосны на фоне метеофакторов.

а — осадки; *б* — температура воздуха в 14 *ч*; *в* — относительная влажность в 14 *ч*; *г* — «пыльцевой поток» за сутки (количество пыльцевых зерен на 1 *мм*²). *Стрелками* показаны дожди.

Раскрытие плодовых чешуй у женских шишечек на суходоле началось 23 мая, достигло максимума через три дня и у 87% деревьев закончилось до 31 мая.

На заболоченном участке пыление началось 31 мая — на 11 дней позднее, чем на суходольном. Сумма эффективных температур выше +5° достигла к этому времени 351°, что на 112° больше, чем потребовалось для раскрытия микроспорофиллов на соседней песчаной гриве. На фоне солнечной пого-

ды с высокой дневной температурой (+19—28°) и низкой влажностью воздуха (33—39%) вылет большей части пыльцы на болоте завершился в течение четырех дней — с 1 по 5 июня — с максимумом 2 июня. В дальнейшем (до 9 июня), вероятно, в связи с прохладной погодой поток пыльцы в кронах не превышал 9 — 11 *шт/мм*². После 9 июня, когда выпал небольшой дождь, смывший остатки пыльцы с мужских колосков и хвои, лишь на некоторых приемниках обнаруживались единичные пыльцевые зерна (до 12 июня). Как видно на рисунке, «интегральный пыльцевой поток» за весь период пыления на болоте (480 *шт/мм*²) почти в два раза меньше, чем на суходоле (873 *шт/мм*²).

Плодовые чешуи женских шишечек у деревьев на болоте начали раскрываться 1 июня — на день позднее, чем началось пыление на тех же деревьях. Цветение достигло апогея 3 июня и завершилось одновременно с окончанием вылета пыльцы — 11 июня.

Выводы

1. Вылет пыльцы сосны на суходольном участке (сосняк вересково-брусничный) в 1975 г. начался на 11 дней и достиг максимума на 8 дней раньше, чем на соседнем заболоченном (сосняк багульниково-сфагновый).

2. Мужские микростробилы начали раскрываться, когда сумма температур воздуха выше +5° С составила на суходоле 239°, а на болоте 351°.

3. Разлет подавляющей части пыльцы (93%) у суходольной сосны завершился до начала цветения деревьев болотной популяции, а цветение большинства деревьев (87%) на суходоле закончилось до начала пыления сосны на болоте. Это свидетельствует о значительной степени репродуктивной изоляции рассмотренных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

Котелова Н. В. К вопросу о биологии оплодотворения сосны обыкновенной. — Бюлл. науч.-тех. инф., № 23, 1956 (Московский лесотехн. ин-т).

Санников С. Н., Санникова Н. С., Гришина И. В. Популяционная структура сосны в Зауралье. — Лесоведение, 1976, № 1.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. — Экологические механизмы эволюционного процесса.— Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 65. Свердловск, 1969.

Sarvas R. Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja. Communicationes Instituti foretakis fenniae, vol. 53. Helsinki, 1962.

Stern K., Roche L. Genetics of Forest Ecosystems. Berlin — Heidelberg Springer-Verlag, 1974.

Н. С. САННИКОВА

ЛЕСОВОЗОБНОВИТЕЛЬНАЯ РОЛЬ ПОЖАРОВ В СОСНЯКАХ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

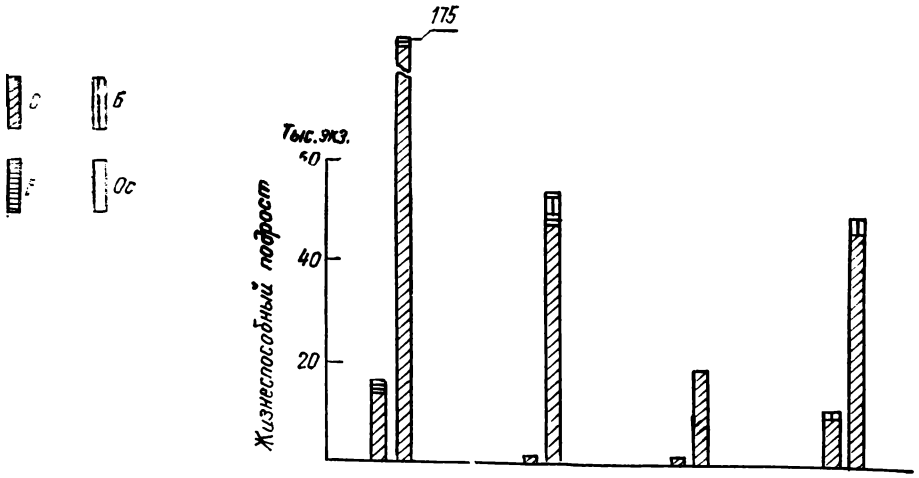
В равнинном Зауралье и Западной Сибири сосновые леса занимают более половины общей площади хвойных лесов. Они подвержены частым низовым пожарам. По мере промышленного освоения лесных массивов количество палов возрастает, хотя благодаря усилиям авиационной и наземной охраны средняя площадь гарей снижается. Частота пожаров в описываемом районе в полтора-два раза выше, чем в Европейской части СССР. Это обусловлено засушливостью климата и особенностями лесотипологической структуры западно-сибирских сосняков: около 60% их площади приходится на долю наиболее пожароопасных боров лишайниковой и зеленомошной групп.

Циклические низовые пожары оказывают разностороннее и долговременное влияние на все компоненты лесных биогеоценозов. Частично разрушая древостой, уничтожая подрост и нередко вызывая нежелательную смену хвойных древесных растений лиственными (при отсутствии источников инспермации первых), они наносят значительный ущерб лесному хозяйству. В то же время во многих случаях, улучшая условия среды для поселения и выживания всходов, устойчивые низовые пожары стимулируют естественное возобновление древесных пород, особенно светлохвойных (Тюрин, 1925; Чудников, 1931; Мелехов, 1937; Ткаченко, 1939; и др.).

Противоречивость мнений лесоводов о возобновительной роли пожаров объясняется различиями в природно-географических условиях и типах леса, составе и структуре древостоев, интенсивности, частоте и давности огневого воздействия, а также резко неодинаковыми условиями обсеменения на гарях. Кроме того, в большинстве ранее проведенных наблюдений отсутствовал сопоставимый контроль.

Целью настоящего сообщения является количественная характеристика возобновительной эффективности низовых пожаров в сосновых лесах Зауралья.

Объект и методы. Сравнительное изучение естественной возобновляемости древесных растений проведено в климатически замещающих энтопически аналогичных (Санников, 1974) типах суходольных сосновых лесов предлесостепной (Припышминские боры) и южной части лесостепной (Кочердыкский и Озернинский боры) подзон равнинного Зауралья. Выборочно-статистический учет подроста выполнен на пробных площадях (на каждой по 20—40 учетных площадок размером 1 $м^2$), подобранных парами,— на прогоревшем и давно (свыше



Подзона	Предлесостепь				Южная лесостепь			
Тип леса	*бр-ч*		*ч*		*мп-лиш*		*мтр-зл*	
Тип биотопа	*нг*	*г*	*нг*	*г*	*нг*	*г*	*нг*	*г*
Возраст древостоя, лет	135	175	175	175	65	65	75	60
Полнота древостоя . . .	0,9	0,9	0,9	0,9	0,5	0,5	0,7	0,3
Семяношение, млн. шт.	0,4	0,6	—	0,4	2,7	0,7	2,9	4,1
Давность пожара, лет	137	12	175	12	65	3	75	6
Толщина подстилки, *см*	7,1	0,9	7,3	2,3	2,5	0,8	1,5	1,0

Рис. 1. Естественное возобновление древесных растений под пологом сосновых лесов.

С — сосна; *Е* — ель; *Б* — береза; *Ос* — осина. Типы леса: *бр-ч* — бруснично-черничный; *ч* — черничник; *мп-лиш* — мертво-покровно-лишайниковый; *мтр-зл* — мелкотравно-злаковый. Типы биотопа: *нг* — негорелый; *г* — пройденный недавним пожаром.

25 лет) негорелом участках — в одном и том же типе леса в древостоях близкого возраста и полноты.

Результаты. В предлесостепных Припышминских борах под пологом 175-летнего сосняка бруснично-черничного на 12-й год после устойчивого низового пожара численность жизнеспособного подроста сосны (172,5 тыс. *экз./га*) в 13 раз, а в сосняке-черничнике (47 тыс.) в 235 раз выше, чем на негорелых участках (рис.1).

Для всех изученных типов леса установлено, что количество всходов гиперболически убывает с увеличением толщины недогоревшего слоя подстилки. Например, в сосняке бруснично-черничном эта связь выражается уравнением вида $y=\frac{60,3}{x^{0,6}}$ (рис. 2). В этом типе леса даже на 12-й год после пожара

грунтовая всхожесть семян и выживаемость однолетних всходов сосны на подстилке толщиной 2,3 *см* в три — четыре раза выше, чем на покрове из гипновых мхов толщиной 7,3 *см*. Повышение всхожести семян и выживаемости всходов по мере уменьшения недогоревшего слоя подстилки в основном объясняются увеличением интегральной эффективной влажности субстрата, вероятно, обусловленным улучшением его водно-капиллярной связи с минеральным горизонтом почвы (Попов, Шубин, 1958). Подавляющая часть всходов сосны под пологом боров-зеленомошников появляется в первые три — пять лет после пала и отличается вдвое более быстрым ростом, чем на непрогоревших участках (Колесников, Санникова, Санников, 1973). Допожарное преобладание ели в составе подроста в сосняке-черничнике (8Е2С) сменяется доминированием сосны (9С1БедОс), а в сосняке бруснично-черничном господство сосны (9С1ЕедБ) становится еще более безраздельным (10СедЕ). Устраняя верхний слой грубогумусной подстилки, ослабляя конкуренцию трав и древостоя, огонь существенно улучшает микроклиматические и почвенные условия среды для прорастания семян, укоренения и роста всходов древесных пород в первые годы после пожара (Санников, 1973).

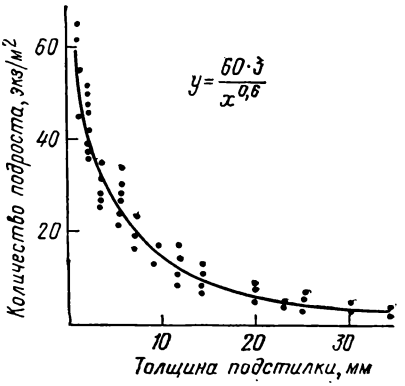


Рис. 2. Зависимость численности подроста от толщины недогоревшего слоя подстилки в сосняке бруснично-черничном.

В пройденных огнем свежих злаково-мелкотравных борах южной лесостепи Притоболья возобновляемость сосны, определенная по общей численности подроста, также повышается, даже в несколько большей степени, чем в предлесостепной подзоне. Однако в связи с хроническим дефицитом почвенной влаги в однолетние всходы «реализуются» на свежеподготовленном огнем субстрате в среднем лишь 4,9% созревших семян в бору мертвопокровно-лишайниковом и от 15 до 20% урожая семян в бору мелкотравно-злаковом (по сравнению с 36—51% в энтопически аналогичных типах леса предлесостепных сосняков). Подрост старше трех-пяти лет выживает только в «окнах» полога древостоя. В сосняках злаково-мелкотравных палы стимулируют довольно обильное (12 тыс. *экз./га*) возобновление березы.

Анализируя коэффициенты возобновительной эффективности пожаров (см. таблицу), представляющие отношение количества подроста на гаревом субстрате к таковому на негорелом, находим, что они максимальны в предлесостепном сосня-

Возобновительная эффективность низовых пожаров под пологом сосновых лесов

Сосняк	Семеношение, млн. семян на 1 *га* в год	Толщина подстилки, *см*	Количество подроста сосны, тыс. *экз./га*		Коэффициент возобновительной эффективности по количеству подроста	
			общее	в т. ч. жизнеспособного	общему	жизнеспособного
Подзона предлесостепи						
Бруснично-черничный	0,4* / 0,6	7,1 / 0,9	21,5 / 345,5	12,8 / 172,5	16	13
Сосняк-черничник . . .	— / 0,4	7,3 / 2,3	0,8 / 91,1	0,2 / 47,0	114	235
Подзона южной лесостепи						
Мертвопокровно-лишайниковый	2,7 / 0,7	2,5 / 0,8	40,0 / 175,0	2,0 / 18,0	4	9
Мелкотравно-злаковый	2,9 / 4,1	1,5 / 1,0	12,6 / 315,0	1,8 / 45,0	25	25

* Над чертой — негарь; под чертой — гарь.

ке-черничнике и лесостепном сосняке мелкотравно-злаковом. Значительно меньше возобновительный эффект огня в сосняке бруснично-черничном (предлесостепь) и мертвопокровно-лишайниковом (лесостепь).

Выводы

1. Во всех изученных типах сосновых лесов предлесостепной и лесостепной подзон Зауралья естественная возобновляемость сосны после пожаров, уничтожающих большую часть неразложившейся подстилки, повышается в несколько — иногда в десятки — раз.

2. Общая численность подроста находится в гиперболической связи с толщиной недогоревшего слоя подстилки, что объясняется улучшением гидротермического режима субстрата по мере увеличения степени выгорания грубого гумуса.

3. При значительной степени выгорания подстилки коэффициент возобновительной эффективности палов, по-видимому, главным образом зависит от влажности минеральных горизонтов почвы, возрастающей от сосняков мертвопокровно-лишайниковых к мелкотравно-злаковым лесостепи и далее к соснякам бруснично-черничным и черничникам предлесостепи.

ЛИТЕРАТУРА

Колесников Б. П., Санникова Н. С., Санников С. Н. Влияние низового пожара на структуру древостоя и возобновление древесных пород в сосняках черничнике и бруснично-черничном.— Горение и пожары в лесу. Труды Ин-та леса и древесины Сиб. отд. АН СССР. Красноярск, 1973.

Мелехов И. С. О лесовозобновлении на гарях. — Сб. работ Архангельского лесотехнич. ин-та, вып. 4. 1937.

Попов Л. В., Шубин В. И. Влияние лесной подстилки на температуру верхнего слоя почвы на вырубках в среднетаежной зоне. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 7, 1958.

Санников С. Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье. — Горение и пожары в лесу. Труды Ин-та леса и древесины. Сиб. отд. АН СССР. Красноярск, 1973.

Санников С. Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса. — Экология, 1974, № 1.

Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М.— Л., Гослестехиздат, 1939.

Тюрин А. В. Основы хозяйства в сосновых лесах. Опыт построения хозяйства по районам на основании исследований в Брянских лесах. М., «Новая деревня», 1925.

Чудников П. И. Влияние пожаров на возобновление лесов Урала. М., Сельхозгиз, 1931.

С. Н. САННИКОВ, А. М. БОЙЧЕНКО

ОСОБЕННОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ НА СЕВЕРЕ И ЮГЕ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ РАВНИННОГО ЗАУРАЛЬЯ

Попытки выявить географические различия в естественном возобновлении сосны и других хвойных древесных растений предпринимались многими авторами (Шиманюк, 1955; Колесников, 1960, 1969; Ронконен, 1971; Львов, 1971; Попов, 1971; Успенский, 1973; Колесников, Коновалов, Исаева, Луганский, 1975). Однако почти все они основаны на сравнении средних статистических данных о численности подроста и самосева в различных типах леса и даже в целых ландшафтных районах, рассматриваемых вне связи со структурой и семеношением древостоев, состоянием субстрата, возрастной и жизненной структурой молодняков и поэтому мало сопоставимых.

Необходимо подчеркнуть, что обилие и жизненность подроста какой-либо древесной породы — показатель не региональный и даже не средний лесотипологический, а ценопопуляционный, характеризующий репродуктивный потенциал, степень адаптации, стабильность и тенденции динамики численности локальной популяции в условиях конкретного биотопа Известна тесная связь обилия подроста с возрастом и полнотой древостоя, а также состоянием субстрата. Ранее нами

было показано (Санников, 1965, 1973; Бойченко, 1972), что в одном и том же типе леса и даже в пределах одного биогеоценоза количество самосева сосны на участках с обнаженным минеральным горизонтом почвы или пройденных палом, иногда в десятки раз выше, чем на ненарушенной грубогумусной подстилке. Эта разница может намного перекрывать различия в возобновляемости сосны между типами леса и подзонами.

Одной из основных причин, сдерживавших развитие географо-экологического анализа лесовосстановительных процессов, являлось отсутствие единой экстразональной биотопической основы — системы рядов географически замещающих типов леса, на базе которой можно было бы проводить межрегиональные сопоставления. Принципы и первый опыт построения такой системы, а также некоторые географо-экологические особенности естественного возобновления сосны в меридиональных рядах энтопически аналогичных типов леса рассмотрены нами на примере сосняков геоморфологической фации надпойменных песчаных террас Зауралья (Санников, 1965, 1970, 1973, 1974).

Целью настоящего сообщения является анализ главнейших различий в естественном возобновлении сосны на рубежах лесной зоны равнинного Зауралья.

Объект и методы. Изучение показателей структуры древостоев и саморепродукции популяций сосны под пологом леса выполнено по общей программе в подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов (Припышминский лесной массив) и в северной части подзоны северной тайги (бассейны рек Северной Сосьвы и Сыни) в четырех рядах энтопически аналогичных типов леса, объединяющих сосняки: 1) на крутых вершинах песчаных увалов; 2) на покатых вершинах и верхних частях склонов; 3) на средних частях пологих склонов; 4) на шлейфах склонов, плоских вершинах и террасах. В каждой из названных подзон и топоэкологических пар аналогов подбирались пробные площади в репродуктивно зрелых древостоях близкого биологического возраста и полноты, пройденные устойчивым низовым палом одного порядка давности (21—22 года в первом ряду аналогов, 9—22 во втором, 17—22 в третьем и 4—9 в четвертом) с примерно одинаковой толщиной недогоревшего слоя подстилки.

На пробных площадях выборочно-статистическими методами учитывались семеношение (на севере — путем сплошного учета шишек и их следов за 8—10 предшествующих лет на 12—15 модельных деревьях; на юге — путем подсчета шишек, опавших на почву после пожара на 50 площадках размером 0,25 $м^2$) и подрост древесных растений (на 20—40 систематически размещенных квадратных площадках размером 1 или 4 $м^2$).

Естественное возобновление сосны под пологом леса на севере и юге лесной зоны в энтопически аналогичных типах сосновых лесов

Показатель	Крутые вершины бугров			Покатые вершины и верхние части склонов		Средние части пологих склонов		Шлейфы склонов, плоские вершины и террасы	
	Предлесотундра (тл-лш)	Северная тайга (бр-лш)	Предлесостепь (бр-лш)	Северная тайга (гл-лш)	Предлесостепь (бр-зм)	Северная тайга (бр-ч)	Предлесостепь (бр-ч)	Северная тайга (гл-бг-дм)	Предлесостепь (ч)***
Древостой									
Возраст, лет	135	110	75	130	100	160	180	130	105
Полнота	0,4	0,5	0,6	0,7	0,7	0,7	0,9	0,6	0,7
Урожай семян, *тыс. га/год*	33*	199	230	213	327	107	684	—	292
Субстрат									
Давность пожара, *лет*	22	21	21	22	9	22	17	4	9
Толщина недогоревшего слоя подстилки, *см*	0,8	0,7	0,8	1,0	1,0	1,2	0,9	3,2	2,7
Подрост сосны									
Общая численность, *тыс/га*	2	212	14	112	105	67	208	6	84
Преобладающий возраст, *лет*	5—10	2—10	1—2	5—15	6—8	15—20	12—17	2—4	6—8
Выживаемость**, %	2	5	0,3	2	4	3	2	1	3
Средняя высота (в 5 лет)	4	5	8	6	15	8	18	8	19
Долговечность, *лет*	—	20	2—3	25	20	50	35	45	35
Видовой состав подроста	10С ед. Лц, Б, Е	10С +Ос	10С	10С ед. К, Лц, Е	10С ед. Б	10С ед. Лц, Е, К, Б	10С ед Е, Б	9Б1С ед. К, Б, Лц	10С ед. Б, Е

* Урожай 1969 г.

** Процент от числа полнозернистых семян.

*** Индексы типов леса (сосняков): тл-лш — толокнянково-лишайниковый; бр-лш — бруснично-лишайниковый; гл-лш — голубично-лишайниковый; бр-зм — бруснично-зеленомошный; бр-ч — бруснично-черничный; гл-бг-дм — голубично-багульниково-долгомошный; ч — черничник.

Результаты. Анализируя полученные данные (см. таблицу) по структуре и семеношению древостоев и возобновлению сосны, можно отметить следующее. В северной части лесной зоны средний урожай полнозернистых семян сосны в первом ряду энтопически аналогичных типов леса на 15%, во втором на 61%, а в третьем в 6,4 раза ниже, чем в подзоне предлесостепи. Различия в величине эффективного урожая еще больше, так как всхожесть семян северососьвинских популяций (76%) существенно ниже, чем в Припышминских борах (85%). На крайнем севере ареала сосны (бассейн р. Сыни, Бойченко, 1970) из-за хронического дефицита тепла урожай всхожих семян лишь в отдельные годы (например в 1969 г.) и в наиболее прогреваемых экотопах достигает 10—15%, но в большинстве случаев не превышает 2—4% от урожая в предлесостепной подзоне. Таким образом, репродуктивный потенциал популяций сосны в подзоне северной тайги заметно, а на северной границе ареала резко падает по сравнению с популяциями, произрастающими в центральной части ареала.

При близких характеристиках биологического возраста, полноты древостоев и толщины недогоревшего слоя подстилки общая численность и выживаемость подроста сосны в борах бруснично-лишайниковых на крутых вершинах песчаных увалов в северной тайге (212 тыс. *экз/га*) в 15 раз выше, чем в предлесостепи, и в 100 раз выше, чем на крайнем севере ареала, где возобновление лимитируется низкими и неустойчивыми урожаями семян (Бойченко, 1970). В отличие от сосняков бруснично-лишайниковых южной части подзоны северной тайги (в верховьях р. Пелым) и их более южных аналогов, где подрост сосны также довольно обилен, но обычно не выживает дольше 1—2 лет (Санников, 1964), высокая численность предварительных генераций молодняков сосны в северной части северотаежной подзоны Зауралья сочетается с их жизненностью и относительной долговечностью (до 20—25 лет). По-видимому, на свежих периодически суховатых песчаных почвах лишайниковых боров севера лесной зоны даже при полноте древостоя 0,5—0,6 влага уже не является решающим минимумфактором.

В ряду типов леса на покатых вершинах и верхних частях склонов увалов общее количество подроста сосны на севере лесной зоны (сосняк голубично-лишайниковый) также несколько выше, чем в топографически аналогичном типе биогеоценоза (сосняк бруснично-зеленомошный) Припышминского лесного массива. Но в следующем ниже по рельефу ряду аналогов на средних частях пологих склонов (сосняки бруснично-черничные) возобновляемость сосны, напротив, в три раза выше на юге рассматриваемого профиля, хотя подрост здесь и отмирает на 15—20 лет раньше, чем в северной части таежной зоны. Более успешная репродукция популяций сосны на све-

жих обеспеченных капиллярной влагой песчаных почвах предлесостепных боров бруснично-черничных, по сравнению с их северными аналогами, связана с обильным семеношением и большей степенью выгорания гипновомохового покрова и грубогумусной подстилки, И, наконец, по тем же причинам в серии топоаналогов на влажных песчано-суглинистых почвах нижних частей склонов возобновляемость сосны на севере лесной зоны (сосняк голубично-багульниково-долгомошный) в 14 раз, а выживаемость подроста, выраженная в процентах от количества полнозернистых семян, в три раза меньше, чем в Припышминских борах (сосняк-черничник). Однако и в этом ряду географически замещающих типов леса предельный возраст выживания подроста также заметно больше в северотаежной подзоне.

Выводы

1. Во всех рассмотренных рядах энтопически аналогичных типов сосновых лесов, особенно на влажных почвах средних и нижних частей склонов увалов, урожай всхожих семян сосны в северной части лесной зоны существенно, а на крайнем севере ареала сосны в десятки раз ниже, чем на юге лесной зоны.

2. При близких значениях биологического возраста, полноты древостоев и толщины недогоревшего слоя подстилки общая численность, выживаемость и долговечность пирогенного подроста сосны на севере лесной зоны в борах на крутых вершинах песчаных бугров во много раз выше, а в сосняках на покатых вершинах увалов также несколько больше, чем в предлесостепи. Вероятно, это обусловлено лучшей влагообеспеченностью северных боровых песков.

3. Напротив, в рядах топографически аналогичных типов леса на средних и нижних частях склонов увалов возобновляемость популяций сосны в предлесостепи в связи с лучшим семеношением и выгоранием подстилки соответственно в 3 и 15 раз выше, чем на севере лесной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Бойченко А. М. Произрастание сосны на северной границе ареала в Зауралье. — Экология, 1970, № 6.

Бойченко А. М. Особенности возобновления сосны на вырубках в северотаежном Зауралье. — Лесоводственные исследования в Западной Сибири. Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, вып. 15. Новосибирск, 1972.

Колесников Б. П. Основные итоги изучения естественного возобновления на концентрированных вырубках в лесах Свердловской области. — Проблемы флоры и фауны Урала. Труды Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 14. Свердловск, 1960.

Колесников Б. П. Леса Свердловской области. — Леса СССР, т. 4. М., Изд-во АН СССР. 1969.

Колесников Б. П., Коновалов Н. А., Исаева Р. П., Луганский Н. А. Зонально-географические и типологические закономерности естественного возобновления в лесах Свердловской области. — Возобновление леса. М., «Колос», 1975.

Львов П. Н. Зонально-географические особенности естественного возобновления древесных пород на вырубках Европейского Севера. — Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках Северо-Запада Европейской части СССР. Тезисы докл. Архангельск, 1971.

Попов Л. В. Географические закономерности лесовозобновления. — Там же.

Ронконен Н. И. Возобновление древесных пород в связи с географическими особенностями вырубок. — Там же.

Санников С. Н. Естественное возобновление в сосняках северной тайги Зауралья. — Труды Комиссии по охране природы Уральского филиала АН СССР, вып. 1. Свердловск, 1964.

Санников С. Н. Экологическая оценка естественного возобновления сосны в Припышминских борах-зеленомошниках. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1965.

Санников С. Н. Некоторые эколого-географические особенности естественного возобновления сосны в Зауралье. — Леса Урала и хозяйство в них. Труды УралЛОС ВНИИЛМ, вып. 5, 1970.

Санников С. Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье. — Горение и пожары в лесу. Красноярск, Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1973.

Санников С. Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса. — Экология, 1974, № 1.

Успенский Е. И. Особенности возобновления ельников Среднего Поволжья. — Лесоведение, 1973, № 4.

Шиманюк А. П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Т. С. ПАВЛОВА, Г. В. ТРОЦЕНКО

СОДЕРЖАНИЕ ВОДНОРАСТВОРИМЫХ ВЕЩЕСТВ В СОПРЯЖЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ ЭКОСИСТЕМЫ ЛЕСНОГО ЛОГА

Изучение геохимических особенностей и взаимосвязей смежных элементов ландшафта, которое являлось целью нашей работы, представляет значительный интерес для современной биогеоценологии.

Объект и методы. Исследование проводилось на территории Припышминского лесного массива, произрастающего на древнеаллювиально-делювиальных песках второй надпойменной терассы. Содержание водорастворимых веществ определялось в профиле трех почв, которые можно отнести к трем типам сопряженных элементарных геохимических ландшафтов, точнее — «микроландшафтов» (Перельман, 1975): автономному (или элювиальному) на водораздельной равнине, примыкающей

к краю оврага; трансэлювиальному — верхняя треть крутого (35—40°) склона лога протяженностью 10—14 *м*; супераквальному — днище лога шириной 8—17 *м*, по которому протекает ручей. Названные типы ландшафта относятся к одной экосистеме лесного лога с общим древесным ярусом из сосны высотой 25—29 *м* 175—180-летнего возраста. В каждом из них проводилось геоботаническое описание растительности и закладывались почвенные разрезы до глубины 120 *см*. Во всех разрезах с одной и той же глубины взяты образцы почв для определения влажности и состава водорастворимых веществ. Определяли pH, сухой и прокаленной остаток, катионы Ca^{++}, Mg^{++}, анионы HCO_3^-, CO_3^{--}, SO_4^{--}.

Результаты. Исследуемая территория испытывает влияние гидрокабонатно-сульфатных вод. Анализ воды ручья и колодца, расположенного в автономном ландшафте, показывает, что вода имеет слабощелочную реакцию, обусловленную присутствием в воде $Ca(HCO_3)_2$, *г/л*.

	pH	Сухой остаток	Прокаленный остаток	Ca^{++}	Mg^{++}	HCO_3^-	SO_4^{--}
Вода ручья . .	8,1	0,32	0,19	0,092	0,008	0,056	0,012
Вода колодца	8,1	0,29	0,17	0,094	0,008	0,056	0,020

В составе воды из катионов преобладает Ca^{++} (0,092 *г/л*), среди анионов HCO_3^- (0,056 *г/л*). Ионов CO_3^{--} в воде не обнаружено. Определяемые ионы по содержанию их в воде образуют такой ряд: $Ca^{++} > HCO_3^- > SO_4^{--} > Mg^{++}$.

В автономном ландшафте травяно-кустарничковый ярус в основном представлен черникой, но значительна примесь других видов (брусники, бора развесистого, грушанки округлолистной, земляники, клевера лугового, линнеи северной, кошачьей лапки двудомной, ожики волосистой, майника двулистного, хвоща лесного). Общее число видов 37, проективное покрытие 40—80%.

Почва автономного ландшафта песчаная со слабо дифференцированным профилем. В верхней части его выделяется подстилка мощностью до 5 *см*, состоящая из слабо разложившейся хвои, опада трав и кустарничков. Ниже расположен маломощный (2—5 *см*) рыхлый гумусовый горизонт, под которым залегает мелкий песок с ржаво-бурыми ортзандовыми прослойками.

Влага в этой почве накапливается в органогенных горизонтах (см. таблицу); ниже по профилю ее количество резко падает. По-видимому, это объясняется десукцией почвы корнями сосны и засушливостью вегетационных периодов 1974—1975 гг. Сухой остаток до глубины 30 *см* представлен в основном органическими водорастворимыми веществами, ниже — минеральными. Биогенное накопление ионов происходит в подстилке, иллювиальное — на глубине 70—120 *см* в ортзандовом слое.

Анализ водной вытяжки из почв

Глубина, *см*	Влажность, %	pH	% от абс. сухой навески		*Мг-экв.* на 100 *г* почвы			
			Сухой остаток	Прокаленный остаток	Ca^{++}	Mg^{++}	SO_4^{--}	HCO_3^-
Автономный ландшафт								
0—3	68	6,3	0,11	0,01	0,08	0,04	0,93	0,01
3—10	26	5,7	0,07	0,02	0,05	0	0,25	0,01
10—30	4	6,1	0,03	0,01	0	0	0,23	0,01
30—50	3	6,6	0,04	0,03	0	0	0,14	0
70—80	6	6,4	0,13	0,09	0,04	0,02	—	0
110—120	5	6,3	0,14	0,12	0,01	0,02	—	0
Трансэлювиальный ландшафт								
0—3	141	6,3	0,08	0,07	0,10	0,02	0,98	0,02
3—10	13	6,1	0,03	0,02	0	0	0,31	0,01
10—30	5	6,1	0,09	0,07	0	0	0,29	0
30—50	7	6,0	0,11	0,05	0,02	0,05	0,52	0
70—80	4	6,0	0,04	0,01	0	0	0,25	0
110—120	3	6,4	0,06	0,04	0	0	0,31	0
Супераквальный ландшафт								
0—3	140	6,8	0,19	0,07	0,06	0,18	0,92	0,03
3—10	13	5,7	0,05	0,01	0	0	1,12	0,01
10—30	3	6,8	0,03	0,01	0	0	0,10	0,01
30—50	7	6,0	0,07	0,03	0	0	0,50	0,01
70—80	99	6,3	0,10	0,05	0,10	0,15	0,33	0,01
110—120	19	6,3	0,03	0,02	0,03	0,03	0,35	0,01

Величина pH по всему профилю близка к нейтральной. Наименьшая величина pH определена в слое под подстилкой (5,7), что можно объяснить подкисляющим действием SO_4^{--}.

Катионы Ca^{++} и Mg^{++} накапливаются в подстилке и в иллювиальном горизонте. В средней части профиля они отсутствуют. Анион SO_4^{--} обнаружен во всем профиле с максимумом содержания в горизонте A_0; HCO_3^- в незначительных количествах определен только в верхних горизонтах.

В трансэлювиальном ландшафте растительность представлена хвощом лесным и щитовником буковым, являющимися здесь доминантами. Кроме них, в состав доминантной группы входят сныть обыкновенная и будра плющевидная. При переходе от поймы ручья к склону обилие ряда видов (вейник Лангсдорфа, лабазник вязолистный, лютик ползучий, щучка дернистая, мать-и-мачеха, фиалка удивительная, майник двулистный) остается неизменным: они распространены рассеян-

но. Такую же оценку обилия здесь имеют некоторые виды, в пойме не встреченные,— вероника дубравная, грушанка округлолистная, мята, смолевка поникшая. Довольно много видов, представленных единичными особями. Всего в состав этого сообщества входит 64 вида, проективное покрытие составляет 60—80%.

По морфологическому строению почва трансэлювиального ландшафта близка к почве автономного. Под подстилкой мощностью 3 *см* и гумусовым горизонтом, маломощным и слабогумусированным, лежит неоднородно окрашенная толща палево-желтого песка, местами слоистая и «сцементированная».

В почвах трансэлювиального ландшафта также наблюдается накопление влаги в органогенных горизонтах, но в значительно больших количествах, чем в почве автономного ландшафта. В отличие от почв автономного ландшафта водорастворимые вещества по всему профилю представлены минеральными, даже в верхней части профиля. На глубине 30—50 *см* наблюдается иллювиальное накопление водорастворимых веществ, в том числе Ca^{++} и Mg^{++}, причем магния содержится в 2,5 раза больше, чем Ca^{++}. Значительное количество SO_4^{--} найдено во всем профиле с максимумом в подстилке и горизонте иллювиального накопления. Ион HCO_3^- обнаружен только в двух верхних горизонтах. Величина pH во всех горизонтах близка к нейтральной (6,0—6,4).

В супераквальном ландшафте (пойма ручья) растительность образует сомкнутый покров (проективное покрытие 100%), который слагается хвощом лесным и щитовником буковым с примесью гигрофитов и мезогигрофитов (лютик ползучий, кизляк кистецветный (бодяк разнолистный, вейник Ландсдорфа, гравилат речной, лапчатка гусиная, лабазник вязолистный, щавель конский, черноголовка обыкновенная, мать-и-мачеха, щучка дернистая, шлемник колпаконосный и др.). Ряд видов встречается единично, а общий флористический список включает 45 видов.

Подстилка состоит из полуразложившихся веточек сосны и хвои, мощность ее около 3 *см*. Гумусовый горизонт (7—10 *см*) песчаный с редкими окрашенными гумусом охристыми пятнами. Ниже лежит неоднородно окрашенный песок с большим количеством охристых пятен. С глубины 68 *см* профиль оглеен, на 70—80 *см* выделяется погребенный слой с полуразложившимися растительными остатками. С уровня 110 *см* сочится вода, зеркало которой устанавливается на глубине около 120 *см*. Водоносным слоем служит сизый крупнозернистый песок.

Рассматриваемая почва имеет два максимума влажности: в верхнем горизонте (0—3 *см*) и в слое 70—80 *см*. Большая влажность последнего (99%) обусловлена подпором грунтовых вод, которые здесь удерживаются лучше из-за накопления

разложившихся растительных остатков, чем в нижележащем слое, состоящем из крупнозернистого песка. В составе водной вытяжки доминируют, как правило, органические вещества (до глубины 80 *см* прокаленный остаток составляет 20—50% от сухого).

Отличительной особенностью в содержании катионов является значительное преобладание Mg над Ca в подстилке и погребенном органическом горизонте и выравнивание количества Ca^{++} и Mg^{++} при соприкосновении с грунтовыми водами. Анионы HCO_3^- и SO_4^{--} содержатся по всему профилю с максимумом в органогенных горизонтах. Ионы CO_3^{--} здесь так же, как в почвах, описанных выше, не обнаружены. Величина pH близка к нейтральной; увеличение кислотности до 5,7 наблюдается под подстилкой. Здесь же определены наибольшие количества анионов SO_4^{--} (1,12 *мг/экв* на 100 *г* почвы), которые и оказывают, по всей вероятности, подкисляющее действие.

При сравнении наших данных с результатами водной вытяжки, взятой из почв сосняка-черничника в том же районе на легкосуглинистых дерново-подзолистых почвах (Фирсова, 1969), отмечаются сходные закономерности в распределении водорастворимых веществ: наибольшее количество их приурочено к подстилке, а с глубиной оно резко падает. Однако абсолютное содержание водорастворимых веществ в почве сосняка-черничника значительно выше, чем в песчаных почвах, обследованных нами.

Исходя из полученных данных, можно отметить, что водный режим почв автономного и трансэлювиального ландшафтов формируется за счет атмосферных осадков. Почвы обоих ландшафтов характеризуются небольшим содержанием водорастворимых веществ. Содержание ионов в водных вытяжках органогенных горизонтов: $SO^{--} > Ca^{++} > Mg^{++} > HCO_3^-$.

Что касается почв супераквального ландшафта, то они, наряду с влиянием на их водный режим атмосферных осадков, испытывают влияние вод ручья. Поэтому в нижних горизонтах этих почв на контакте с грунтовыми водами наблюдается значительное увеличение влажности и некоторое накопление элементов, содержащихся в воде. Содержание ионов в водной вытяжке горизонта A_0: $SO_4^{--} > Mg^{++} > Ca^{++} > HCO_3$. Значительное преобладание Mg^{++} над Ca^{++}, вероятно, объясняется тем, что в условиях сильного выщелачивания Mg^{++} вымывается интенсивнее Ca^{++} (Перельман, 1975).

В заключение отметим, что гидрокарбонатно-сульфатные воды не влияют существенно на содержание водорастворимых веществ в почве, оказывая лишь опосредованное действие (через растительность) на накопление значительного количества SO_4^{--} в органогенных горизонтах.

ЛИТЕРАТУРА

Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М., «Высшая школа», 1975.
Фирсова В. П. Лесные почвы Свердловской области и их изменения под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 63. Свердловск, 1969.

Н. А. ЛОБАНОВА

БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРИПЫШМИНСКИХ БОРАХ

Припышминские боры — это островной массив сосновых лесов с вкраплениями ельников, расположенный на южной границе лесной зоны Западной Сибири, вытянутый сплошной лентой по правому берегу р. Пышмы. Территории, окружающие Припышминский массив, заняты пашнями, посевами многолетних трав, березово-осиновыми колками.

Объект и методы. Распределение мелких млекопитающих по лесным биотопам и уровень их численности изучались в июле 1975 г. в Припышминских борах (Талицкий лесхоз). Всего было отловлено 186 животных, отработано 2200 ловушко-суток. Учет численности проводился общепринятым методом: на выбранных участках размещались учетные линии, состоящие из 100 ловушек. Биотопы выделялись по коренным типам леса с учетом различий в составе фитоценоза, вызванных лесохозяйственной деятельностью (Санников, 1962). Было обследовано девять биотопов.

Результаты. Мелкие млекопитающие описываемого района являются представителями различных ландшафтных зон. Основу фауны составляют красная и рыжая полевки, обыкновенная бурозубка, водяная полевка, полевка-экономка и узкочерепная полевка. Другие виды — лесная и полевая мыши, мышь-малютка, лесная мышовка, хомяк обыкновенный — здесь редки (Шварц и др., 1957).

По нашим наблюдениям, фауна мелких млекопитающих в Припышминском лесном массиве представлена девятью видами. По степени преобладания в общих уловах животных можно расположить следующим образом: рыжая полевка (19%), обыкновенная полевка (19%), красная полевка (19%), бурозубка обыкновенная (16%), узкочерепная полевка (12%), полевка-экономка (11%), арктическая бурозубка (2%), равнозубая бурозубка (1%), лесная мышь (1%). Общая численность

Численность мелких млекопитающих в лесных биотопах (экз. на 100 ловушко-суток)*

Вид	Биотопы								
	С. бр.-ч	С. бр-ч с 7-летней посадкой сосны	С. мтр-зл	Е. зм-мтр	Е. зм-хв	Е. лг.	Е бол-тр	Е. зм-хв с 14-летней посадкой сосны	БС. на вырубке в Е зм-хв
Рыжая полевка	—	—	—	5,0	0,5	3,0	1,0	—	4,0
Красная полевка	1,0	—	4,0	2,0	3,0	—	1,0	—	0,5
Обыкновенная полевка	1,0	13,0	1,0	1,5	—	1,5	—	—	2,0
Полевка-экономка	—	5,0	—	—	—	3,0	5,0	—	0,5
Узкочерепная полевка	—	8,0	—	—	1,0	—	—	9,0	—
Лесная мышь . .	—	—	—	—	—	1,0	—	—	—
Обыкновенная бурозубка	0,5	—	—	1,5	7,0	2,5	1,0	1,0	2,5
Арктическая бурозубка	—	—	—	1,0	—	—	—	—	0,5
Равнозубая бурозубка	—	—	—	—	—	—	1,0	—	—
Всего: . . .	2,5	26,0	5,0	11,0	11,5	11,0	9,0	10,0	10,0

* Условные индексы типов леса см. в тексте.

мелких млекопитающих колебалась от 2,5 до 26 экз., (в среднем 10,3) на 100 ловушко-суток (см. таблицу).

Приуроченность видов к определенным местам обитания хорошо выражена. Ни один из них не встречается во всех рассматриваемых биотопах. Наиболее широко распространены полевки обыкновенная, рыжая и красная. Землеройки составляют пятую часть общей массы отловленных зверьков, но в некоторых биотопах вообще не встречаются. Полевка-экономка приурочена к более увлажненным, заболоченным участкам леса. Для лесных биотопов, измененных хозяйственной деятельностью человека, характерна узкочерепная полевка. Лесная мышь, арктическая бурозубка, равнозубая бурозубка встречались лишь в отдельных биотопах.

Рассмотрим особенности видового состава и численности мелких млекопитающих в обследованных биотопах.

Сосняки-зеленомошники—одна из доминирующих растительных ассоциаций в Припышминских борах. Основу ее в Талицком лесхозе составляют сосняки бруснично-черничные (С. бр-ч) и мелкотравно-злаковые (С. мтр-зл.). Подлесок и подрост здесь слабо выражены. Живой напочвенный покров состоит из гипновых мхов, черники, брусники, злаков и борового мелкотравья. Лесная подстилка грубогумусная. Отсутст-

вие укрытий, бедная кормовая база, сравнительно малоснежная зима и засуха — все это создало неблагоприятные условия для жизни грызунов летом 1975 г. В названных биотопах мелкие млекопитающие представлены ограниченным числом видов: красная и обыкновенная полевки, бурозубка обыкновенная. Последняя отмечена только в одном биотопе. Доминирующим видом является красная полевка. Численность грызунов низкая — 2,5—5 экз. на 100 ловушко-суток.

Ельники занимают 2—4% всей площади Припышминского лесного массива. Они приурочены к пониженным обильно увлажненным местообитаниям. В них хорошо развиты второй ярус древостоя и травостой.

Ельник логовой (Е. лг.) засорен валежником, старыми пнями. Характерна высокая влажность и затененность почвы зарослями крапивы и папоротника. Здесь встречаются почти все лесные виды мелких млекопитающих и их численность составляет 11 экз. на 100 ловушко-суток. В отловах преобладают рыжая полевка (27%), полевка-экономка (27%), обыкновенная бурозубка (23%).

В ельнике зеленомошно-хвощовом (Е. зм-хв) преобладают обыкновенная бурозубка (43,7%) и красная полевка (37,5%), в ельнике зеленомошно-мелкотравном (Е. зм-мтр) — рыжая полевка (45%).

В ельнике болотно-травяном (Е. бол-тр) древостой разрежен, встречаются береза, осина, заросли ивы. Почва влажная. Травяной покров представлен преимущественно осоками. Красная и рыжая полевки, землеройки здесь немногочисленны, а плотность полевки-экономки достигает 5 экз. на 100 ловушко-суток (55%).

Обследовался также участок березово-соснового леса, возникший на сплошной вырубке в ельнике зеленомошно-хвощовом (БС. в Е. зм-хв). Травянистый ярус здесь разнообразен. Преобладают папоротники. Лиственная подстилка довольно мощная. В отловах встречаются все виды, типичные для данного региона, за исключением узкочерепной полевки и лесной мыши. Доминируют рыжая полевка (40%) и обыкновенная бурозубка (25%). Численность их соответственно составляет 4 и 2,5 экз. на 100 ловушко-суток. Другие виды встречаются реже.

Среди обследованных биотопов особое место по видовому разнообразию и плотности заселения занимают посадки сосны на сплошных вырубках в ельниках и сосняках. Благоприятные условия среды этих биотопов: хороший доступ света, задерненность почвы, разнообразный и обильный травяной покров способствуют заселению культур сосны грызунами открытых лесостепных пространств. Общая численность мелких млекопитающих в семилетней посадке сосны на вырубке в сосняке бруснично-черничном достигает 26 экз. на 100 ловушко-суток.

Он и представлен тремя видами полевок: узкочерепной, обыкновенной и полевкой-экономкой. В 14-летней культуре сосны в ельнике зеленомошно-хвощовом доминирует узкочерепная полевка (9 экз. на 100 ловушко-суток). Кроме того, изредка встречается обыкновенная бурозубка.

Выводы

1. В Припышминских лесах, не нарушенных рубками, наибольшей численностью (9—11 экз. на 100 ловушко-суток) и видовым разнообразием мелких млекопитающих характеризуются еловые леса.

2. В сосновых лесах численность грызунов и землероек минимальна (2,6—5 экз. на 100 ловушко-суток), а видовой состав беден.

3. На участках, резко измененных человеком (лесные культуры), численность мелких млекопитающих значительно выше, чем в лесах, близких к естественным, и преобладают лесостепные виды.

ЛИТЕРАТУРА

Санников С. Н. Типы леса Припышминского массива. — Типы леса и таблицы хода роста насаждений сосны, ели, кедра и березы Свердловской области. 1962. (Свердл. аэрофотолесоустр. эксп. ВО «Леспроект»).

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 8. Свердловск, 1957.

В. А. ЯСКИН

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕСА МОЗГА РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

Динамика сезонной изменчивости веса тела и внутренних органов у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus Shreb.*) прослежена как в природных популяциях, так и в условиях вивария (Оленев, 1964; Покровский, Шляпникова, 1976, и др.). Сезонные же изменения веса мозга описаны лишь у насекомоядных (Cabon, 1956; Pucek, 1965, и др.).

При изучении головного мозга мышевидных грызунов нами были обнаружены сезонные изменения среднего веса мозга у полевки-экономки (Яскин, 1976). Настоящая статья посвящена описанию этого явления у представителя полевок другого рода.

Материал и методика. Работа проводилась в пойме р. Пышмы в районе г. Талица. Изучено 232 полевки, пойманные в различные сезоны 1975—1976 гг. Мозг взвешивался на торсионных весах с точностью до 1 *мг* сразу после вскрытия черепа.

Величина относительного веса мозга у животных находится в тесной зависимости от их размеров. Поэтому в данной работе для получения сравнимых показателей по весу и индексу мозга у различных сезонных генераций полевки были разделены на две весовые группы.

1. Полевки с весом тела до 20 *г* (12—20 *г*). В эту группу входят все полевки, отловленные с августа по апрель, а также молодые и полувзрослые особи летних генераций.

2. Полевки с весом тела более 20 *г* (20—36 *г*), которые отлавливались только в летние месяцы. В эту группу вошли перезимовавшие зверьки и часть полевок первых летних генераций.

При сравнении веса мозга самцов и самок достоверных различий не было обнаружено, поэтому материал сгруппирован безотносительно к полу.

Результаты. Перезимовавшие зверьки (возраст не менее семи месяцев), отловленные в апреле 1975 г., уже вступили в стадию быстрого весеннего роста. В то же время вес мозга у них был на 12% ниже, чем у месячных животных с меньшим весом тела, пойманных в июле (см. таблицу). Различия достоверны ($t=4{,}5$). В июне и июле перезимовавшие животные в среднем весили уже 24—28 *г*. Вес мозга у них также вполне достоверно увеличился, но существенно не отличался от веса мозга молодых полевок с весом тела 16—18 *г*.

Августовские и октябрьские выборки представлены уже только молодыми зверьками. При этом вес тела и вес мозга полевок в октябре 1975 г. был заметно ниже, чем в октябре 1976 г. Вес мозга животных, отловленных в феврале 1976 г., по сравнению с июльскими особями 1975—1976 гг. такого же веса оказался меньше на 4—6%. Различия в обоих случаях достоверны ($t=2{,}4$ и $3{,}1$).

В апреле 1976 г. при большем среднем весе животных вес мозга был на 3,8% ниже, чем в феврале ($t=2{,}36$), на 7,7% меньше, чем в июле 1975 г. ($t=4{,}6$), и на 10% меньше, чем в июле 1976 г. ($t=5$). Таким образом, вес мозга зимой претерпевает гораздо бóльшие изменения, чем вес тела.

В мае происходит быстрое нарастание массы тела и массы мозга у перезимовавших животных.

Средний вес мозга молодых полевок к концу лета несколько повышается. В октябре он меньше, чем в июле и августе, а в декабре разница по сравнению с июлем уже достоверна (6,8%, $t=2{,}26$). Вес тела зверьков в декабре также ниже, чем в октябре.

Вес мозга полевок с весом тела менее и более 20 *г*

Время отлова	Колич. особей	Средний вес тела, *г*	Вес мозга, *м.*		Индекс мозга, *мг/г*
			средний	пределы	
Вес тела менее 20 *г*					
1975 г.					
Апрель	8	19,3	501±13,9	447—567	26,0±0,6
Июнь	3	17,8	591	522—649	33,2
Июль	26	16,5	572±7,3	499—632	35,2±0,8
Август	4	15,0	564	515—620	37,9
Октябрь	16	14,5	547±5,2	525—560	37,9±0,9
1976 г.					
Февраль	17	16,7	549±6,5	500—589	32,9±0,4
Апрель	23	17,6	528±6,1	478—578	30,3±0,7
Май	2	17,6	568	566—570	32,2
Июнь	7	17,4	572±12,8	566—608	33,2±2,4
Июль	15	16,8	584±9,4	517—631	35,6±1,5
Август	7	16,8	590±6,0	567—609	35,7±2,0
Октябрь	22	17,0	579±5,5	516—604	34,5±0,9
Декабрь	17	16,0	550±8,8	509—575	35,1±1,0
Вес тела более 20 *г*					
1975 г.					
Июнь	6	28,5	584	524—649	20,9
Июль	19	24,9	581±6,4	518—630	23,9±0,8
1976 г.					
Май	14	24,2	580±8,5	500—623	24,1±0,6
Июнь	13	26,4	613±10,6	549—669	24,0±1,2
Июль	13	25,2	613±8,4	561—653	24,9±1,1

Описанные сезонные изменения веса головного мозга рыжей полевки, по-видимому, можно объяснить как генетической спецификой популяции в различные сезоны года (Шварц, 1969), так и уменьшением мозга (у отдельной особи) в зимний период, отмеченным, например, у насекомоядных (Cabon, 1956; Pucek, 1965).

Приведем некоторые данные, косвенно свидетельствующие об уменьшении мозга (у отдельных особей) полевок в зимний период.

В 1975 г. размножение у рыжей полевки закончилось в в июле, то есть с августа пополнения популяции молодняком не было. В апреле 1976 г. было поймано четыре полевки с весом мозга 478, 482, 491 и 498 *мг*, тогда как в предыдущие месяцы (с августа по февраль) минимальный вес мозга полевок не был ниже 500 *мг*. Крайне малые минимальные значения

веса мозга отмечены и в апреле 1975 г. (447, 474, 484, 496 *мг*). При этом за все летние месяцы двух лет не было отловлено ни одной полевки с весом мозга менее 499 *мг* (см. таблицу).

В 1976 г. размножение рыжей полевки прекратилось в сентябре. В то же время минимальная величина мозга в декабрьской выборке меньше, чем в октябрьской (см. таблицу).

Уменьшение средних величин мозга полевок от осени к весне, по-видимому, можно рассматривать как результат морфофизиологической перестройки всего организма и, в частности, головного мозга, связанной с влиянием меняющихся условий существования и играющей адаптивную роль. Такое изменение мозга полевок можно сравнивать с сезонной изменчивостью мозга и других параметров у землероек, которые, по мнению ряда авторов (Dehnel, 1949; Межжерин, 1964; Pucek, 1965; и др.) также имеют приспособительное значение для перенесения зимних условий.

Кроме описанных сезонных изменений веса мозга полевок, можно отметить также изменение его среднего веса под влиянием неблагоприятных летних условий существования популяции. Лето 1975 г. отличалось необычайной засушливостью. Травянистая растительность в пойме Пышмы была слабо развита. Это угнетающе сказалось на популяции рыжей полевки. Размножение ее в районе исследований полностью прекратилось в августе (Лобанова, 1976). В 1976 г. наблюдались обычные погодные условия. Размножение полевок закончилось в сентябре.

Как видно из таблицы, к концу засушливого лета 1975 г. происходило снижение веса тела и мозга молодых животных. По сравнению с октябрем 1976 г. вес тела полевок в октябре 1975 г. был меньше на 14,7% ($t=4,6$) вес мозга — на 5,5% ($t=4,2$). Вес и индекс мозга взрослых полевок, добытых летом 1975 г., также меньше, чем в 1976 г.

С октября 1975 г. по февраль 1976 г. средний вес тела зверьков заметно увеличился, а вес мозга остался на одном уровне. Индекс мозга уменьшился. Между тем, для мелких грызунов считается обычным уменьшение веса тела в осенне-зимний период (Оленев, 1964; Бойкова, Бойков, 1972; Покровский, Шляпникова, 1976, и др.). В начале зимы 1976 г. в изучаемой популяции рыжей полевки вес тела также снизился.

Необычное увеличение среднего веса тела и сохранение веса мозга на одном уровне в феврале 1976 г. по сравнению с октябрем 1975 г. (см. таблицу), возможно, обусловлено вымиранием самых мелких (с соответственно более мелким мозгом), наиболее угнетенных засухой особей в начале зимы. Как показали исследования Т. С. Гладкиной и Т. М. Мокеевой (1969) на узкочерепной полевке, у зверьков после перенесения экспериментальной засухи понижалась устойчивость к низким температурам.

Полученные данные позволяют сделать вывод о существовании закономерных сезонных изменений веса мозга рыжей полевки. Вес и индекс мозга у полевок зимующей генерации значительно уменьшаются в течение зимы. Весной рост мозга возобновляется.

Существенно меньший вес тела и мозга полевок осенью 1975 г. по сравнению с 1976 г. вероятнее всего обусловлен засухой.

Необходимо дальнейшее изучение возможности использования веса мозга полевок как дополнительного морфофизиологического индикатора состояния популяции.

ЛИТЕРАТУРА

Бойкова Ф. И., Бойков В. Н. Динамика изменений веса тела и основных морфофизиологических показателей у красной полевки в осенне-зимний период в Субарктике. — Экология, 1972, № 2.

Гладкина Т. С., Мокеева Т. М. Особенности реакции географических форм узкочерепной полевки на засуху. — Зоол. ж., 1969, т. 18, вып. 8.

Лобанова Н А. Размножение рыжей полевки в Припышминских борах. — Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1976.

Межжерин В. А. Явление Денеля и его возможное объяснение. Acta theriol., 1964, 8, 6.

Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964.

Покровский А. В., Шляпникова М. С. Экспериментальное изучение экологии двух видов полевок рода *Clethrionomys* (*Cl. glareolus*, *Cl. rutilus*). — Тезисы Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь, 1976.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 65. Свердловск, 1969.

Яскин В. А. Сезонная изменчивость веса мозга полевки-экономки. Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1976.

Cabon K. Untersuchungen über die saisonale Veränderlichkeit des Gehirnes bei der kleinen Spitzmaus (*Sorex minutus* L.). Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, Sect. C. 10, 5, 1956.

Dehnel A. Studies on the genus *Sorex* L. Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, Sect. C. 4, 1949.

Pucek Z. Seasonal and age changes in the internal organs of shrews. Acta Theriol., 1965, vol. 10.

И. М. ХОХУТКИН

ОПЫТ ОПРЕДЕЛЕНИЯ АБСОЛЮТНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОЗЕРНИКА (*LYMNAEA STAGNALIS L.*)

Методы учета биомассы водных организмов в небольших водоемах обычно являются экстраполяционными, что обуслов-

лено как характером сбора, так и различиями типов агрегированности животных бентоса. Поэтому значительный интерес представила появившаяся в 1975 г. (в результате низкого весеннего паводка и летней засухи) возможность обследовать полностью пересохшие пойменные водоемы, на дне которых сохранилось большинство обитавших в них моллюсков.

Объект и методы. В июле — августе 1975 г. исследовалось семь высохших стариц в пойме р. Пышмы (Талицкий район Свердловской области). Площади их составляли соответственно 330, 150, 636, 2070, 612, 210 и 104 *м*^{2}.

На грунте 1-й старицы собраны раковины следующих видов моллюсков: *L. stagnalis* (L.) — 9062 экз., *Pisidium* sp. — 60 экз., *Planorbarius corneus* (L.) — 45 экз. (в том числе 29 взрослых), *Bithynia leachi* (Shepp.) — 11 экз., *L.* ex gr, *palustris* — 2 экз.. *Anisus acronicus* (Fer.), *A. vortex* (L.), *Planorbis planorbis* (L.) — по 1 экз. Найдено также десять раковин *Ostracoda* и одна раковина наземного амфибионтного моллюска *Succinea pfeifferi* Rssm. Прудовики и крупные катушки собраны со всей площади старицы, остальные виды с площади 0,06 *м*^{2} (25×25 *см*). При экстраполяции на всю площадь водоема мы получим цифру порядка 540 тыс. экз. последних видов. Во второй старице собрано 19030 экз. *L. stagnalis*. Другие виды, обнаруженные здесь,— *Viviparus contectus* (Mill.), *L.* ex gr. *palustris, Pl. planorbis*— встречаются единично. Количество прудовиков в отдельных старицах приведено в таблице (для стариц 1 и 2 указаны не все животные). Количество живородок и катушек, а также крупных прудовиков других видов составило в старицах № 5 и 6 соответственно 185 и 219 экз. Эти виды в остальных старицах, так же, как и мелкие, во всех случаях, кроме первых двух стариц, не подсчитывались.

Результаты. Из представленных данных видно, что возрастная структура животных рассматриваемых популяций совершенно различна (см. таблицу). В старицах 1, 3, 5, 6 и 7 преобладают более старые и, следовательно, более крупные моллюски, тогда как в остальных — более молодые и мелкие. Объяснить такую структуру только запаздыванием сбора (более быстрая мацерация молодых раковин) нельзя, так как многие старицы, где состав популяций различен, расположены в непосредственной близости друг от друга (№ 1—3) и пересохли почти одновременно. Вряд ли можно считать также, что во всех случаях в той или иной старице обитает лишь часть популяции, которая может быть изолирована при высыхании. Например, старицы 6 и 7, где преобладают взрослые особи, значительно удалены от всех остальных. В целом, безусловно, все эти водоемы связаны между собой, находясь на относительно небольшой площади (1000 *га*) поймы, и, вероятнее всего, обмен особями здесь существенен. Однако уже при относительно короткой временной изоляции, порядка 4—5 лет,

Численность прудовиков *L. stagnalis* в различных старицах, %

№ старицы	Количество оборотов раковины												Всего животных
	5	$5^1/_4$	$5^1/_2$	$5^3/_4$	6	$6^1/_4$	$6^1/_2$	$6^3/_4$	7	$7^1/_4$	$7^1/_2$	$7^3/_4$	
1	—	—	0,8	3,1	14,9	21,1	22,8	10,4	12,9	10,4	3,4	0,2	4337
2	—	0,02	11,1	23,6	28,1	15,4	3,6	5,8	8,3	2,7	0,9	0,5	18184
3	—	—	5,5	12,3	11,0	8,2	7,2	10,8	14,3	18,3	8,7	3,7	2546
4	1,2	0,8	0,6	19,0	30,4	25,3	13,4	6,0	2,4	0,9	0,04	0,01	13898
5	—	—	—	0,02	0,6	0,1	0,4	0,5	22,6	17,5	49,6	8,7	6201
6	—	—	—	—	0,2	0,7	0,2	1,5	10,0	68,4	15,3	3,7	8229
7	—	—	0,1	0,9	6,9	11,6	15,9	12,6	21,6	22,3	7,6	0,5	1495
Среднее	0,3	0,2	4,1	13,5	19,1	14,0	7,2	5,4	9,7	15,6	9,0	1,9	54863

могут возникать популяции со спецификой размерно-возрастной структуры в каждом водоеме.

Живой вес крупного прудовика достигает 10 *г*. Немного меньше весят взрослые живородки и крупные катушки. Поэтому суммарная биомасса крупных моллюсков в первой старице составит около 91 *кг*, а с учетом веса мелких видов — около 96 *кг*. На 1 $м^2$ придется 292 *г* (2,9 *т/га*). Даже если принять средний вес крупного моллюска в этом водоеме равным 5 *г*, то и тогда получаем 154 $г/м^2$ (1,5 *т/га*). В старице 2, где прудовики мельче, их средний вес можно считать равным 3 *г*. В этом случае их биомасса составит около 57 *кг*, а с учетом остальных видов немного больше, то есть 381 $г/м^2$ (3,8 *т/га*). Для остальных стариц, приняв соответствующий популяционной структуре средний вес моллюсков, получим следующие цифры биомассы всех видов: № 3 — 20 $г/м^2$ (0,2 *т/га*), № 4 — 20 $г/м^2$ (0,2 *т/га*), № 5 — 52 $г/м^2$ (0,5 *т/га*); № 6 — 201 $г/м^2$ (2 *т/га*) и № 7 — 72 $г/м^2$ (0,7 *т/га*). В среднем для всех стариц биомасса бентоса будет колебаться в пределах 40—70 $г/м^2$ (0,4—0,7 *т/га*), составляя около 550 *кг/га* (55 300 экз. крупных и небольшое по весу количество мелких моллюсков на общей площади 4412 $м^2$). Близкие данные получены для двух пойменных прудов (Хохуткин, 1972) в окрестностях Свердловска, где при аналогичном видовом составе доминировала болотная живородка: 145—170 $г/м^2$ (1,5—1,6 *т/га*).

Таким образом, значения биомассы бентоса в водоемах Среднего и Южного Урала (Лазарева, 1972) совпадают с таковыми для южных водоемов Палеарктики. Структура биоценоза определяется биомассой доминирующих видов.

ЛИТЕРАТУРА

Лазарева А. И. Сравнительные данные по биомассе моллюсков водных биоценозов зоны тундры и бореальной зоны СССР.— Оптимальная

плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1972 (УНЦ АН СССР).

Хохуткин И. М. Численность и биомасса болотной живородки в водоемах Среднего Урала. — Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1972 (УНЦ АН СССР).

С. Н. САННИКОВ, А. И. ЗАХАРОВ

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЛАЖНОСТИ ЛЕСНОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

Режим увлажнения напочвенного покрова в лесу, представленного подстилкой, моховым или лишайниковым ярусом,— один из наиболее неустойчивых факторов биогеоценотической среды, нередко лимитирующий темп микробиологических процессов, почвообразования, обмена влаги и минеральных веществ в экосистеме. Информация о сезонных и суточных флюктуациях влажности различных типов лесного напочвенного субстрата совершенно необходима для расшифровки микроэкологических закономерностей семенного возобновления древесных растений, а также для прогноза вероятности возникновения тех или иных экологических последствий лесных пожаров.

Между тем, оперативное определение и тем более непрерывное наблюдение за влажностью напочвенного субстрата — еще нерешенная проблема стационарных экологических исследований. Традиционный «термовесовой» метод определения влажности подстилки весьма трудоемок, ведет к существенным нарушениям среды и лишь условно отражает динамику влаги на одних и тех же парцеллах, так как при повторных наблюдениях берутся новые образцы субстрата с иными водно-физическими свойствами. Электрометрические и другие косвенные экспресс-методы измерения влажности, минеральных горизонтов почвы (Boujoucos, Mick, 1948; Slavik, Slavokova, Jenik, 1957; Попов, 1960; Каширо, 1976 и др.) в таких воздухоемких органогенных средах, как подстилка или моховой покров, мало пригодны.

Методические принципы. Как показали эксперименты (Кравков, 1912; Попов, 1958), верхние неразложившиеся слои растительных остатков и лесной подстилки характеризуются весьма слабой водно-капиллярной связью с нижележащим минеральным горизонтом почвы. Поэтому в первом приближении можно принять, что водный баланс верхних слоев подстилки определяется соотношением поглощенных ею атмосферных осадков — дождя и росы (за вычетом инфильтрации) и испарения. В экологически значимых пределах от наименьшей поле-

вой влагоемкости до равновесной гигроскопической влажности (воздушно-сухого состояния) теоретически вполне возможен расчет текущего увлажнения подстилки на основе данных об осадках и метеофакторах, определяющих скорость процесса испарения с ее поверхности. Таким образом, задача заключается в том, чтобы в условиях экспериментов, близких к естественным, изучить особенности фаз увлажнения осадками и последующих фаз высыхания различных типов лесного напочвенного субстрата (в зависимости от исходной влажности и напряженности метеофакторов испарения), а затем — на основе полученных связей — соединить названные фазы в циклы и перейти к непрерывному наблюдению за влажностью покрова расчетным методом. Именно это и составляло цель данной работы.

Объект и методы. Экспериментальное моделирование процессов увлажнения осадками и высыхания двух типов напочвенного субстрата — хвоевой подстилки и мохового покрова *Pleurozium schreberi*, взятых из-под полога сосняка бруснично-черничного, было проведено в Припышминском лесном массиве (подзона предлесостепных лесов Зауралья).

В качестве основного метода изучения динамики влажности названных субстратов был применен разработанный нами в ходе стационарных исследований (1971—1974 гг.) метод «лизиметров» — низких цилиндрических алюминиевых контейнеров (высотой 2 *см*, диаметром 200 *мм*) с дном из батиста, натянутого с помощью обжимного кольца. Основой для изготовления контейнеров служили почвенные сита. Контейнеры в 15—20-кратной повторности заполняли субстратом в его естественном сложении и устанавливали на сплошной вырубке «заподлицо» с поверхностью однотипного субстрата в ниши, вырезанные цилиндрическим буром. Выравненное дно ниш очищали от корневищ, стандартно уплотняли стальным цилиндром и покрывали диском из фильтровальной бумаги, предотвращающим прилипание минеральных частиц к дну контейнера, но не препятствующим инфильтрации гравитационной и диффузии парообразной влаги. Взвешивание контейнеров периодически (через 1—2 *ч*) производили непосредственно на опытном участке на весах ВЛТК-500, снабженных подсветкой и ветровой защитой. В конце опыта определяли абсолютно сухой вес содержимого лизиметров.

Проверка описанного метода «классическим» термовесовым методом — путем взятия одновременно с каждым взвешиванием контейнеров 10—12 навесок субстрата из окружающего фона (в слое 0—2 *см*) в алюминиевые бюксы (по 5—10 *г* сухого веса) — показала очень тесную сходимость результатов (рис. 1). В 92% случаев разница в оценках относительной влажности мохового покрова, полученных обоими методами, была статистически недостоверна. Несколько более низкие значения влаж-

ности субстрата, определенные лизиметрическим методом в конце циклов высыхания, как выяснено, обусловлены подсыханием содержимого контейнеров с периферии. Эта систематическая ошибка уменьшается при условии аккуратной «упаковки» субстрата в лизиметрах и вокруг них, а также защиты дна контейнеров и ниш от испарения во время частых взвешиваний. При длительных наблюдениях эта ошибка легко устранима путем введения соответствующих поправок.

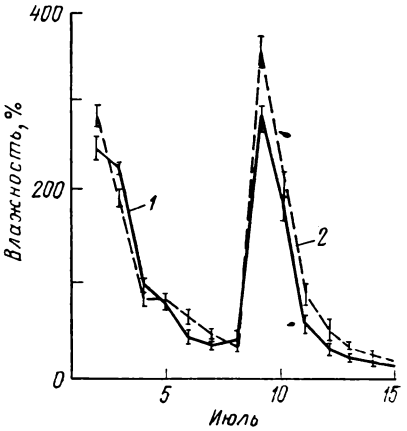


Рис. 1. Влажность верхнего двухсантиметрового слоя мха Шребера под пологом сосняка бруснично-черничного, определенная методами взвешивания лизиметров (*1*) и термовесовым (*2*).

Фаза увлажнения подстилки и мохового покрова вертикальными осадками моделировалась путем искусственного дождевания лизиметров из опрыскивателя типа ОРП-1 интенсивностью не свыше той, которая наблюдается во время естественных ливневых дождей (1—3 *мм*). Испытаны различные дозы осадков — от 0,5 до 12—15 *мм*, для контроля которых и учета инфильтрационной влаги лизиметры (в 10—15-кратной повторности) выдерживались на поддоне (под углом 30—40°) под полиэтиленовой пленкой. Исходная влажность субстрата также менялась в широких пределах — от равновесной гигроскопической (10—15%) до близкой к полной влагоемкости, которая, по нашим определениям, достигает 285% у хвоевой подстилки и 1119% у мохового покрова. Взвешивание контейнеров проведено после стекания избыточной (гравитационной) влаги через один час после дождевания.

Фаза высыхания подстилки и мха изучалась на фоне бездождной погоды в тех же сериях лизиметров (в 10—15-кратной повторности), увлажненных до различного уровня. После сброса инфильтрационной влаги первые три взвешивания выполняли с интервалом через час, последующие — через два часа. Одновременно на участке вели непрерывные наблюдения за температурой и относительной влажностью воздуха, на основе которых вычисляли почасовой интегральный показатель атмосферной засушливости $ПЗ = t(t - \tau)$. С последним, как подтверждено нами, тесно коррелирует ($r = -0{,}80 - 0{,}98$) влажность лесного напочвенного покрова.

Результаты. Номограммы увлажнения и высыхания лесного напочвенного покрова на примере мохово-хвоевой подстилки — доминирующего типа субстрата в сосняках-зеленомошниках Зауралья — приведены на рис. 2.

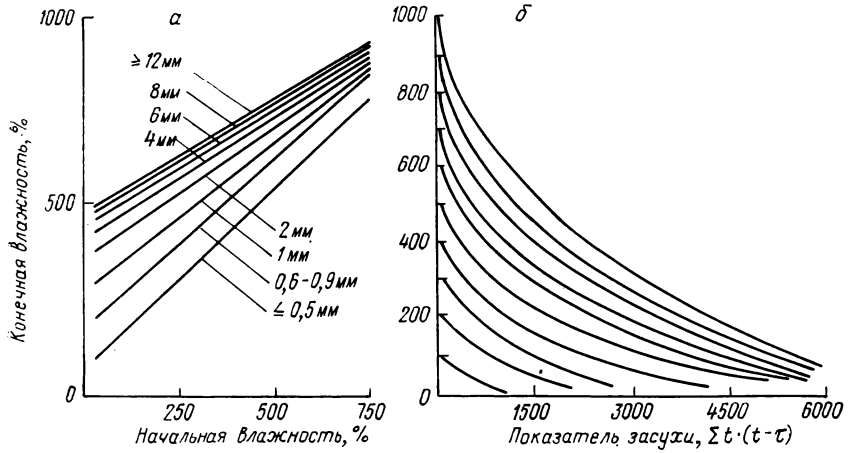


Рис. 2. Зависимость влажности верхнего двухсантиметрового слоя моховохвоевой подстилки от ее начальной влажности и количества осадков (*а*) и ход высыхания этой подстилки в зависимости от начальной влажности и интегрального почасового показателя засухи (*б*).

Фаза увлажнения. При всех изученных дозах осадков (от 0,5 до 12—15 *мм*) и уровнях начального влагосодержания (от 10—15% до наименьшей полевой влагоемкости) зависимость конечной влажности мохового субстрата от исходной (до полива) аппроксимируется уравнением линейной функции $y=kx+b$, где y — конечная, а x — начальная влажность покрова, k и b — эмпирические коэффициенты, зависящие от его начальной влажности и водопоглощающей способности. Коэффициенты корреляции y/x в полученной серии номограмм колеблются от +0,6 при больших дозах полива и высокой исходной влажности субстрата, когда возрастает ошибка в определении инфильтрационной влаги, до +0,99 при слабом дождевании воздушно-сухого мохового покрова, когда инфильтрация отсутствует.

Аналогичные номограммы увлажнения получены нами и для хвоевой подстилки (с коэффициентом корреляции от +0,79 до +0,99). Зная исходную влажность субстрата, пользуясь номограммами, подобными приведенным, легко определить содержание влаги в подстилке сразу после выпадения того или иного количества осадков, зафиксированных осадкомером или плювиографом.

Фаза высыхания. Зависимость влажности мохового покрова или подстилки от интегральной (кумулятивной) величины показателя засухи отражается уравнением экспоненты вида $W_t=W_g+(W_0-W_g)\cdot e^{-kx}$, где W_t — влажность субстрата в определенный момент времени, W_g — его равновесная гигроскопическая влажность, W_0 — начальная влажность (после дож-

дя), e — основание натуральных логарифмов, k — коэффициент регрессии, отражающий водоудерживающую способность субстрата, x — показатель засушливости. При этом наибольшие коэффициенты корреляции (—0,98) между ПЗ (показателем засухи) и текущей влажностью субстрата соответствуют кривым высыхания с максимальным начальным уровнем увлажнения, а наименьшие (—0,80) — предварительно подсушенному покрову. Серии номограмм, описывающих ход высыхания, построены нами для мохового покрова (см. рис. 2, *б*), хвоевой подстилки, кустистых клядоний и могут быть получены для любого другого типа органогенного напочвенного покрова. Они позволяют быстро рассчитывать влажность различных типов субстрата в бездождные периоды.

На основе номограмм увлажнения и высыхания того или иного типа субстрата и элементарных метеоданных (осадки, температура и влажность моздуха) можно перейти к непрерывному наблюдению за его текущей влажностью или реставрировать динамику его увлажнения в любом географическом пункте за любой бесснежный период. Начальной точкой отсчета влажности может служить момент либо сразу после схода снежного покрова, либо после прекращения обильных дождей (более 15 *мм*), когда все субстраты насыщены влагой до наименьшей полевой влагоемкости (260% в хвоевой подстилке, 360% в слоевищах кустистых клядоний и 1010% в гипновомоховом покрове). Для корректировки хода влажности покрова, кроме этих констант, можно использовать также величины равновесной гигроскопической влажности (5—10%), до которых падает содержание влаги в изученных типах субстрата после засух продолжительностью более пяти суток (ПЗ свыше 600—800 для хвоевой подстилки и лишайников и более 800—1000 для гипновомохового покрова).

Величина и время окончания осадков определяются по плювиографу, а почасовой ПЗ$=t\cdot(t-\tau)$ вычисляется по показаниям суточных термографа и гигрографа (еженедельно проверяемого аспирационным психометром).

В период между 18—22 *ч* вечера и 6—8 *ч* утра при $t>\tau$ также ведется непрерывное интегрирование ПЗ. Но на фоне антициклонального типа погоды, когда $t\leqslant\tau$ и выпадает роса, суммирование ПЗ не имеет смысла, а увлажняющее влияние росы (в тонком поверхностном слое субстрата) в детальных микроэкологических исследованиях (например при изучении процессов прорастания семян) должно быть учтено. С этой целью нами также составлены номограммы зависимости увлажнения росой мохового и лишайникового покрова и хвоевой подстилки в зависимости от исходной влажности покрова вечером и количества горизонтальных осадков. Эта серия номограмм аппроксимируется уравнением прямой линии, например, $y=0{,}95\ x+21$ для лишайникового и $y=0{,}97\ x+15$ для мохо-

вого покрова, где y — влажность покрова в 6—7 *ч* утра; x — его влажность в момент $t=\tau$ вечером.

Выводы

1. Верхний неразложившийся слой лесной подстилки характеризуется весьма слабой водно-капиллярной связью с минеральным горизонтом почвы. Поэтому ее водный режим определяется главным образом соотношением атмосферных осадков (дождя и росы) и испарения.

2. Для стационарного изучения динамики влажности подстилки, мохового и лишайникового покрова вполне пригоден метод повторных взвешиваний невысоких (2 *см*) алюминиевых «лизиметров» с дном из батиста, заполненных тем или иным типом субстрата (в ненарушенном сложении) и аккуратно врезанных в естественный фон наравне с его поверхностью. Проверка метода «термовесовым» показала достаточно тесную сходимость результатов.

3. Номограммы фазы увлажнения различных типов напочвенного покрова, полученные на основе экспериментов с искусственным дождеванием лизиметров и наблюдений за количеством естественно выпавшей росы, дают возможность определить конечную влажность изученных субстратов в зависимости от исходной и дозы вертикальных или горизонтальных осадков.

4. Серии номограмм, построенные на основе наблюдений за динамикой влажности тех же типов субстрата в бездождные периоды, позволяют в любой момент фазы высыхания покрова рассчитать его текущую влажность в зависимости от начальной (после дождя) и величины интегрального показателя засухи $ПЗ=\Sigma\cdot t(t-\tau)$.

5. На основе номограмм, описывающих фазу увлажнения осадками и фазу последующего высыхания субстратов, и данных метеостанций (осадки, температура воздуха и точка росы) возможны непрерывное моделирование и реставрация влажности верхнего слоя различных типов лесного напочвенного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Каширо Ю. П. Методы и аппаратура для изучения внешней среды древесных растений на их начальных этапах онтогенеза. — Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 100. Свердловск, 1976.

Кравков С. П. Исследование в области изучения роли мертвого растительного покрова в почвообразовании. — Материалы по исследованию русских почв. вып. 21. Спб., 1912.

Попов Л. В. Опыт изучения капиллярных свойств лесной подстилки. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1958, № 10.

Попов Л. В. Методы определения влажности почв. — Труды Вост.-Сиб. филиала Сиб. отд. АН СССР. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Boujoucos G. J., Mick A. H. A comparison of electrical resistence units for making a continuous measurement of soil moisture under field conditions.— Plant Physiology, 1948, vol. 23, N. 5.

Slavik, Slavikova, Jenik. Ecologie kotlikove obnovy smiseneho lesa. Rozpravy Československe Akad. VED, Rocnik 67, 1957, Sesit. 2.

В. А. МУХИН

К МЕТОДИКЕ ПОЛЕВЫХ ЭКОЛОГО-МИКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Разложение древесины — важнейшее звено в круговороте веществ лесных экосистем. Ведущая роль в разложении древесины принадлежит базидиальным дереворазрушающим грибам. Однако всестороннее изучение этой группы еще не получило широкого распространения. В частности, методы исследования природных популяций базидиомицетов до сих пор недостаточно разработаны.

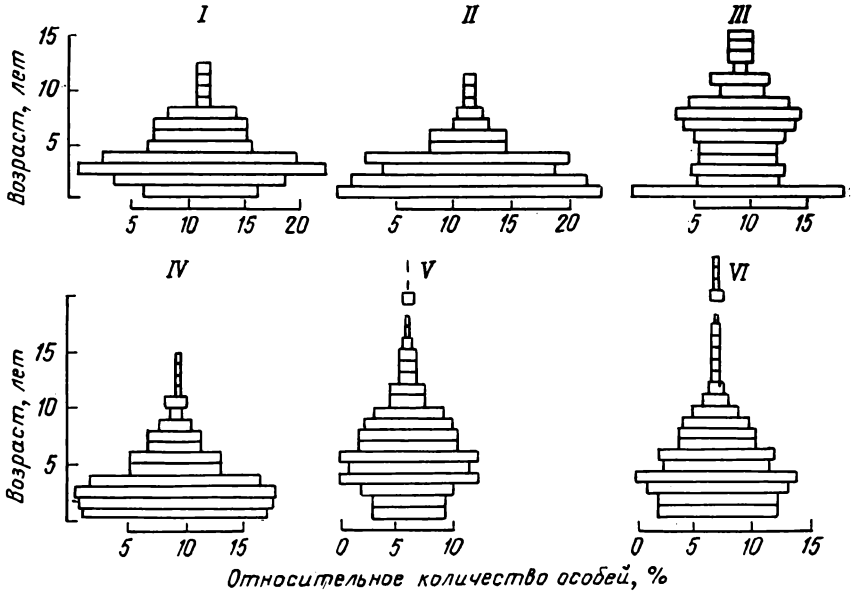
В настоящем сообщении рассматриваются методики анализа возрастной структуры популяций *Fomes fomentarius* (Fr.) Gill. и оперативной оценки скорости разложения древесины березы в естественных условиях.

Изучение возрастной структуры. У карпофоров обыкновенного трутовика наблюдается ежегодная закладка нового слоя трубочек гименофора (Бондарцев, 1953; Ингольд, 1957; Любарский, Васильева, 1975). По количеству слоев можно определить возраст плодового тела и, следовательно, особи в целом. Правда, при этом не удается установить абсолютный возраст индивидуума, так как карпофоры формируются спустя несколько лет с начала развития мицелия. Поэтому по возрасту плодовых тел можно судить лишь об относительном возрасте особи.

Определение возраста карпофора на срезе сопряжено с его разрушением. Этого можно избежать. Существует положительная корреляция между числом слоев трубочек на срезе и числом «валиков» на поверхности плодового тела ($r=0{,}95$; $t=54{,}7$).

В течение жизни мицелий формирует много карпофоров, возраст которых, естественно, сильно варьирует. Например, возраст карпофоров *F. fomentarius*, встреченных на одном валежном стволе березы, составлял соответственно: возраст карпофора, лет: 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10; число карпофоров, экз.: 6 2 6 4 4 1 1 1 — 1. Возраст индивидуума наиболее точно характеризуется возрастом самого старого плодового тела.

Основываясь на этих данных, мы определили возрастную структуру популяции обыкновенного трутовика в березовых



Возрастная структура популяций обыкновенного трутовика в березовых лесах Припышминского региона.

I—III — семенные березняки на пашнях; *IV* — то же в среднем; *V* — порослевые березняки на сплошных вырубках; *VI* — в целом в березняках региона.

лесах Припышминского лесного региона: в березняках, возобновлявшихся семенным (на заброшенных пашнях) и вегетативным (на сплошных вырубках) способами. Результаты исследований представлены на рисунке.

Как можно видеть из рисунка, возрастная структура популяции *Fomes fomentarius* в отдельных ее локусах варьирует от характерной для популяции со стабильной численностью (II) до характерной со снижающейся численностью (I). В целом возрастная структура популяции в березовых лесах исследуемого района имеет форму, свойственную популяциям со стабильной численностью.

Изучение скорости разложения древесины березы. Существующие методики изучения скорости разложения древесины основаны либо на изучении разложения порубочных остатков, либо на наблюдениях за ходом разложения древесины, помещенной в подстилку. Недостатками этих методик является то, что не везде можно найти серию разновозрастных вырубок, относящихся к одному эколого-динамическому ряду, а также то, что исследователь получает результаты лишь по истечении нескольких лет.

Нами предлагается простой метод оценки скорости разложения древесины березы в естественных условиях. В основу его

положено предположение о существовании связи между объемным весом (степенью разрушенности) древесины и возрастом карпофоров *Fomes fomentarius*.

Методика сводится к следующему. В зоне роста наиболее старого карпофора выпиливается участок ствола высотой около 10 *см*. У приготовленных образцов измеряются высота, диаметр нижнего и верхнего срезов. Объем образцов рассчитывается по формуле усеченного конуса или цилиндра. Абсолютно сухой вес образцов древесины определяется высушиванием их при 105° С до постоянного веса. В заключение проводится регрессионный анализ зависимости между объемным весом древесины и возрастом карпофоров. Показателем скорости разложения древесины является величина коэффициента регрессии. Для получения достоверных данных достаточно подготовить 45 образцов.

В результате проведенных исследований установлено, что связь между возрастом карпофора и объемным весом древесины слабая, но достоверная. В порослевых березняках коэффициент корреляции между объемным весом древесины и возрастом карпофоров равен 0,27 ($t=4{,}27$; $n=152$), в семенных 0,35 ($t\neq4{,}57$; $n=234$). Коэффициент регрессии равен 1,65 в семенных березняках, а в порослевых 1,22. Следовательно, разложение древесины березы в первом случае протекает в 1,25 раза быстрее, чем во втором.

Скорость разложения древесины в зоне плодового тела отражает скорость разложения ствола в целом. Так, если потеря вещества составляла в зоне роста карпофора 69%, то в комле она равнялась 64, а в средней и верхней частях ствола соответственно 67 и 79%.

Выводы

1. Предложенные нами методы изучения возрастной структуры популяций обыкновенного трутовика и скорости разложения древесины березы грибами просты, оперативны и обеспечивают получение интегральной информации.

2. В березовых лесах Припышминского лесного региона популяция обыкновенного трутовика в целом имеет стабильную численность.

3. Скорость разложения древесины березы в древостоях семенного происхождения на 25% выше, чем в порослевых березняках.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1953.

Ингольд Ц. Пути и способы распространения грибов. М., Изд-во иностр. лит., 1957.

Любарский Л. В., Васильева Л. Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск, «Наука», 1975.

СОДЕРЖАНИЕ

В. П. Фирсова. Почвы Припышминских боров и задачи их дальнейшего изучения 3

Л. Н. Добринский, Ю. М. Малафеев, Ф. В. Кряжимский. Материалы по суточной динамике углекислотного баланса лугового фитоценоза 5

С. Н. Санников, Л. Н. Добринский, Ю. М. Малафеев, Н. С. Санникова. Возрастные изменения интенсивности фотосинтеза у сосны обыкновенной . . . 9

И. В. Гришина. Фенология вылета пыльцы в популяциях сосны на болоте и суходоле 12

Н. С. Санникова. Лесовозобновительная роль пожаров в сосняках Среднего и Южного Зауралья 15

С. Н. Санников, А. М. Бойченко. Особенности естественного возобновления сосны на севере и юге лесной зоны равнинного Зауралья 19

Т. С. Павлова, Г. В. Троценко. Содержание водорастворимых веществ в сопряженных ландшафтах экосистемы лесного лога 24

Н. А. Лобанова. Биотопическое распределение мелких млекопитающих в Припышминских борах 29

В. А. Яскин. Сезонные изменения веса мозга рыжей полевки 32

И. М. Хохуткин. Опыт определения абсолютной численности и биомассы в популяциях озерника (*Lymnaea stagnalis* L.) 36

С. Н. Санников, А. И. Захаров. Моделирование влажности лесного напочвенного покрова 39

В. А. Мухин. К методике полевых эколого-микологических исследований 45

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ЛЕСНЫХ И ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ РАВНИННОГО ЗАУРАЛЬЯ

Информационные материалы Талицкого стационара

Рекомендовано к изданию ученым советом Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Редактор В. С. Аллаярова
Техн. редактор Н. Р. Рабинович

РИСО УНЦ № 890(н). Сдано в набор 7/IX 1977 г. НС 12156. Подписано к печати 4/VII 1978 г. Формат 60×90 1/16. Усл.-печ. л. 3. Уч.-изд. л. 3,0. Бумага типографская № 1. Тираж 500. Заказ 545. Цена 30 коп.

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 8 Марта, 202.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.